

La influencia de los arbustos sobre la diversidad y abundancia de plantas herbáceas de la Prepuna a diferentes escalas espaciales

RAMIRO P LÓPEZ ^{1,2, ✉} & TERESA ORTUÑO ²

1. *Centro de Análisis Espacial, Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia.*

2. *Herbario Nacional de Bolivia, La Paz, Bolivia.*

RESUMEN. Los arbustos tienen frecuentemente un efecto nodriza importante que favorece el establecimiento de especies herbáceas y, en consecuencia, aumenta la riqueza florística. En este estudio se evaluó la importancia de los arbustos sobre la riqueza específica y abundancia de hierbas en la región de la Prepuna a escalas de parche (parches individuales y tipos de parche), de comunidad (paisaje) y de región. A la escala de parches individuales, la riqueza de especies herbáceas fue mayor bajo arbustos que en sitios abiertos en dos de las cuatro localidades estudiadas. A la escala de tipos de parche, se encontraron más especies asociadas a espacios bajo arbustos en todas las localidades. Las pruebas de rarefacción confirmaron un mayor número de especies bajo arbustos y mostraron la influencia positiva de los arbustos sobre la riqueza de hierbas a escala de comunidad, aunque con variaciones en la magnitud de esta influencia según la localidad. Los patrones encontrados fueron consistentes a través del gradiente latitudinal estudiado, lo que sugiere que, al menos en ciertos años, la incidencia positiva de los arbustos sobre las hierbas no es sólo un fenómeno local. Además, dado que los arbustos albergan diferentes comunidades de hierbas según la localidad, su influencia positiva parece aumentar a escala regional. Este estudio es el primero que documenta el papel beneficioso de los arbustos sobre la riqueza de hierbas en los Andes subtropicales.

[Palabras clave: hierbas, riqueza específica, Andes subtropicales, rarefacción, facilitación]

ABSTRACT. The influence of shrubs on the diversity and abundance of herbaceous plants in the Prepuna at different scales: Shrubs usually have a beneficial effect on herb species richness. In this study, the importance of shrubs/small trees on herb species richness and abundance in the Prepuna biogeographical region was evaluated at the patch (individual patches and all individual patches considered together, i.e., patch types), community (landscape) and regional levels. At individual patch level, a tendency towards more herb species in association with shrub undercanopies was found, although only in two of the four localities studied the differences were statistically significant. At patch type level, more species were found associated to the below shrub microhabitats in all four localities. The analyses conducted with rarefaction runs confirmed a greater species number beneath shrubs and showed the positive effect of the shrubs on species richness at community scale, although showing variations in magnitude in the different localities. The patterns found were consistent across the latitudinal gradient studied, indicating that, at least in certain years, the positive influence of shrubs on herbs is not only a local phenomenon. Moreover, as shrubs harbor different herb communities depending on locality, their positive effect seems to increase at regional scales. This study is the first reporting the beneficial role of shrubs on herb richness in the subtropical Andes.

[Keywords: herbs, species richness, subtropical Andes, rarefaction, facilitation]

✉ Centro de Análisis Espacial, Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia.
prepuna@gmail.com

Recibido: 15 de octubre de 2007; Fin de arbitraje: 17 de diciembre de 2007; Revisión recibida: 2 de enero de 2008; Aceptado: 11 de enero de 2008

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas áridos se caracterizan por poseer paisajes organizados en dos fases, una dominada por espacios abiertos y la otra en la que preponderan los arbustos (y/o pequeños árboles), ya sea aislados o formando grupos más o menos grandes (Montaña 1992; Aguiar & Sala 1999). Las características microclimáticas y edáficas suelen ser diferentes en los microhábitats asociados a estas dos fases (Callaway 1995; Moro et al. 1997; Pugnaire et al. 2004). Las condiciones más mésicas existentes bajo los arbustos permiten que las plántulas de diferentes especies de leñosas y suculentas puedan establecerse en sus respectivas comunidades (Arriaga et al. 1993; Callaway 1995; Pugnaire et al. 1996; López & Valdivia 2007), lo cual no sería posible en suelo desnudo. Esto se conoce como el síndrome nodriza, y se trata de una forma de facilitación (Callaway 1995). Estas diferencias en las características abióticas suelen asimismo influir en la composición y la abundancia de las hierbas, produciéndose diferentes tipos de comunidades herbáceas en función del microhábitat [bajo arbustos o fuera de los arbustos (Went 1942; Mueller 1953; Akpo 1997; Facelli & Brock 2000; Tewksbury & Lloyd 2001)]. Esta capacidad de los arbustos de modificar el ambiente creando microclimas marcadamente diferentes de los presentes en espacios abiertos y de permitir así el establecimiento de una determinada flora asociada a esos microclimas más mésicos hace que los arbustos sean considerados ingenieros del ecosistema (sensu Jones et al. 1997).

La influencia positiva de los arbustos puede ocurrir a nivel de parches individuales [escala de microparcels de muestreo (Pugnaire et al. 1996; Wilby & Sachak 2004)], pero parece ser particularmente evidente a escalas mayores, como la que incluye los tipos de parche [escala del conjunto de especies de todas las microparcels de muestreo de una localidad dada (Cavieres et al. 2002; Badano et al. 2006)]. Estas escalas mayores han sido poco estudiadas y/o resaltadas. La escala regional, en particular, ha sido muy raramente abordada (e.g., Tewksbury & Lloyd 2001). La influencia de los arbustos puede ser más o menos importante a escala de comunidad. Por ejemplo, será escasa cuando no estén presentes especies asociadas

exclusivamente a los espacios bajo canopeo y se irá haciendo cada vez mayor a medida que el número de estas especies exclusivas aumente. Otros factores que pueden influir en la diversidad de hierbas del paisaje son la riqueza de herbáceas a nivel de parches individuales y la magnitud de la cobertura arbustiva. Por otro lado, la influencia de los arbustos puede variar en el tiempo, dado que de un año a otro las condiciones abióticas de las zonas áridas (en particular las precipitaciones) pueden diferir marcadamente. Según la teoría del gradiente de estrés (Bertness & Callaway 1994), se esperaría una influencia facilitadora mayor en años más secos, ya que entonces el microclima más mésico creado por los arbustos podría permitir la supervivencia de algunas individuos. Los pocos estudios que se conocen muestran resultados aún ambiguos (Tielbörger & Kadmon 1997; Wilby & Sachak 2004).

La influencia de los arbustos sobre el establecimiento y diversidad de especies en los Andes subtropicales ha sido escasamente explorada (e.g., de Viana 2001; López et al. 2007). Como parte de una serie de estudios encaminados a develar los factores que intervienen en la estructuración y funcionamiento de las comunidades vegetales de los Andes áridos, con este estudio investigamos la influencia de los arbustos sobre la diversidad y abundancia de hierbas a diferentes escalas espaciales en un primer año de observaciones. Las escalas consideradas fueron las de parche y comunidad. A diferencia de otros estudios, aquí evaluamos también las características de esa influencia en diferentes lugares de una región biogeográfica, por lo que también se analizó esa influencia a una escala regional.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en cuatro lugares situados en la región biogeográfica de la Prepuna (Tabla 1). La región está localizada en los Andes subtropicales (Argentina y Bolivia), entre 2000 y 3200 m de altura (Cabrera & Willink 1973; López 2000). La Prepuna tiene un clima árido a semiárido, con precipitaciones meno-

Tabla 1. Características geográficas, climáticas y de vegetación de las localidades estudiadas.**Table 1.** Geographic, climatic and vegetation characteristics of the studied sites.

Localidad / Coordenadas	Altitud (msnm)	Precipitación media anual (mm)	Tempeatura media anual (°C)	Cobertura vegetación leñosa (%)	Especies leñosas dominantes
Parinolqui 20°43.645' S 65°34.146' W	3100	300 aprox.		22.2	<i>Prosopis ferox</i> , <i>Trichocereus werdermannianus</i> , <i>Oreocereus celsianus</i>
Humahuaca 23°06.373' S 65°22.553' W	3200	191	12.4	30.1	<i>Baccharis boliviensis</i> , <i>Prosopis ferox</i> , <i>Caesalpinia trichocarpa</i> , <i>Trichocereus atacamensis</i>
Payogasta 25°03.850' S 66°03.894' W	2600	129	14-15	15.3	<i>Bulnesia schickendantzii</i> , <i>Prosopis torquata</i> , <i>Cercidium praecox</i> , <i>Larrea divaricata</i>
Los Cardones 25°11.039' S 65°58.860' W	2900	90		6.3	<i>Bulnesia schickendantzii</i> , <i>Larrea divaricata</i> , <i>Plectrocarpa rougesii</i> , <i>Trichocereus atacamensis</i>

res de 100 mm anuales en localidades de la Prepuna argentina y algo mayores de 300 mm en sectores de la Prepuna boliviana (Tabla 1). Dado que las lluvias no se producen en forma de nevadas, la región puede considerarse todavía como un desierto cálido. La vegetación de la Prepuna está constituida por matorrales y bosques bajos más o menos abiertos, en los que se destacan *Prosopis ferox*, *Cercidium andicola*, *Acacia feddeana*, *Bougainvillea spinosa*, *Trichocereus* spp., *Aphyllocladus spartioides*, *Flourensia fiebrigii*, *Gochmatia glutinosa*, *Bulnesia* spp., *Larrea divaricata*, *Senna crassiramea*, *Cleistocactus* spp. y muchas especies de cactus columnares y opuntioideos (Cabrera 1976; López & Beck 2002). Para el estudio se escogieron zonas con vegetación representativa prepuneña (composición florística y estructura propias de grandes sectores de la Prepuna según su latitud) que tuvieran una extensión de al menos varias hectáreas y en los que existiera comparativamente poca influencia humana.

Diseño del muestreo

En cada sitio de trabajo se muestrearon, de manera sistemática, espacios bajo arbustos y espacios abiertos. Ambos microhábitats se seleccionaron a partir de puntos localizados

cada cinco metros a lo largo de una línea de muestreo ubicada al azar. Se eligieron los arbustos de diámetro >1 m más cercanos al punto y los espacios abiertos contiguos a los arbustos. En cada punto de muestreo se colocó una microparcela de 40 x 20 cm y se anotó la presencia/ausencia de cada especie de hierba a fin de calcular su frecuencia (porcentaje de microparcels en que se presentó una determinada especie). En Payogasta se muestrearon 30 arbustos y 30 espacios abiertos; en los Cardones se emplearon 80 microparcels para cada microhábitat. Para Humahuaca y Parinolqui se muestrearon 50 microparcels por tipo de parche. Los distintos tamaños de muestra se determinaron en función de los niveles de riqueza percibidos: allí donde la riqueza parecía muy baja (Payogasta) se optó por muestrear menos. También influyeron algunos aspectos logísticos y de acceso y facilidad de realización del trabajo. Sin embargo, las pruebas de rarefacción utilizadas (ver más abajo) permiten enfrentar el problema de diferente tamaño muestral. No todas las microparcels registraron especies y en los análisis de rarefacción solamente se consideraron las microparcels con presencia de al menos una especie ya que los paquetes estadísticos empleados para estas pruebas solo admiten microparcels con al menos una presencia.

El análisis para la escala de parche se dividió en dos niveles. El primer nivel se refirió a los parches individuales, es decir, el de las microparcelas de 40 x 20 cm, y con él se evaluó la riqueza promedio de especies por microparcela. El segundo nivel, tipos de parche, consideró los valores de riqueza acumulados de una localidad dada, es decir, la suma de las especies de todas las microparcelas. Esta separación del análisis resulta importante porque, en el caso de los valores acumulados de riqueza, se considera la tasa de recambio de especies, que puede ser diferente entre tipos de parche. Esto significa que uno de los dos tipos de parche puede resultar más rico que el otro a la escala de las unidades de muestreo (las microparcelas) pero, a causa de una escasa variación en composición florística de una microparcela a otra, su riqueza acumulada podría ser menor (tendría menor número de especies acumuladas con el aumento en el área). En consecuencia, obtuvimos una lista de especies observadas por tipo de parche (ver Apéndice). No obstante, dado que las listas de especies observadas en cada localidad pueden no representar adecuadamente la riqueza total de sus respectivas comunidades, recurrimos a pruebas de rarefacción basadas en muestras (Gotelli & Colwell 2001) con empleo del estimador de riqueza Chao 2 (Badano & Cavieres 2006 a, b; Badano et al. 2006). Este estimador puede utilizarse para determinar si una muestra representa adecuadamente la riqueza de especies de una comunidad. Además, de esta manera se pueden comparar muestras de diferente tamaño, que es lo que finalmente obtuvimos en algunas de las localidades (diferente n en áreas bajo y fuera de arbustos y entre localidades) debido a la ausencia de especies en algunas microparcelas, parcelas que fueron eliminadas. Para las pruebas de rarefacción se empleó el programa *Estimates 8.0.0*.

La segunda escala es la que aquí llamamos comunidad (también denominada paisaje en otros trabajos). Se define como la escala que engloba tipos de parche múltiples (Wright et al 2002); en nuestro caso hubo solo dos tipos: espacios bajo arbustos y espacios abiertos. Para el caso de la escala de comunidad, Wright et al (2002) propusieron primero estimar los atributos de la comunidad no modificada por la especie ingeniera (en nuestro caso, los arbus-

tos). Esto significa estimar la riqueza de suelo abierto. Luego se deben comparar esos atributos con los presentes en un área similar pero donde se incorporan los parches modificados por los arbustos, considerando las coberturas relativas de ambos tipos de parches (la cobertura de los arbustos es baja en relación con el suelo abierto, y es esencial tomar en cuenta esto para el análisis a esta escala). Este análisis permite determinar cuánto cambia la riqueza de los espacios abiertos si a estos se añaden los parches constituidos por arbustos (véase también Badano & Cavieres 2006 a, b). En otras palabras, a escala de comunidad, lo que se compara son los espacios de suelo abierto con esos mismos espacios pero incorporando los parches arbustivos (considerando su cobertura). Las rarefacciones para el caso de la escala de comunidad se efectuaron sin reemplazo, como lo sugieren Gotelli & Colwell (2001). Se crearon matrices compuestas a partir de las matrices individuales de cada microhábitat. La matriz de arbustos se transpuso una vez a la matriz compuesta y la matriz de espacios abiertos se transpuso tantas veces como fue necesario a fin de que los porcentajes de ambos tipos de matrices representaran las coberturas de los dos microhábitats (ver Tabla 1). Por ejemplo, para el caso de Humahuaca, donde la vegetación leñosa cubre cerca de 1/3 de la superficie, la matriz de arbustos se copió una vez y la de espacios abiertos, dos veces, de modo que la primera representase en torno a un 30%, que corresponde a la cobertura vegetal de esa localidad. Para Payogasta, esa relación fue de uno a cinco (una vez la matriz de arbustos, cinco la de espacios abiertos); para Los Cardones, de uno a quince; y para Parinolqui, de uno a cuatro. Se tuvieron en cuenta las listas de especies y los valores del estimador Chao 2 de diversidad (correspondientes al tamaño muestral de cada microhábitat y lugar) como indicadores de la riqueza específica de cada tipo de parche y localidad. Esta matriz compuesta de paisaje se comparó con las matrices compuestas de arbustos y espacios abiertos, que se configuraron de modo análogo al empleado con las matrices de paisaje (es decir, para el caso de Humahuaca, por ejemplo, se copiaron las matrices de espacios abiertos y de zonas bajo arbustos dos veces; las de Los Cardones se copiaron 15 veces, etc.). Se prefirió este análisis (e.g., a uno en el cual

se extrajeran al azar tantas microparcels por microhábitat como lo exigiese la cobertura arbustiva de cada localidad) debido a que, por la eliminación de las microparcels sin especies el tamaño muestral se redujo de manera importante. Si bien las matrices compuestas produjeron tamaños muestrales mayores, lo que se buscaba en realidad era comparar las tendencias de las curvas de espacios abiertos de la comunidad con las que incorporaban además a los arbustos [i.e., espacios abiertos vs. espacios abiertos + parches de arbustos (ver Jones et al 1997)], y esto se logró con el procedimiento empleado.

Finalmente, para el caso del análisis regional nuestro interés se centró en comparar si los patrones de las distintas localidades diferían o no entre sí, a fin de evaluar si se trataba de fenómenos idiosincrásicos o, más bien, si estos eran consistentes de una localidad a otra, lo que brindaría mayor generalidad a los hallazgos. Para ello, comparamos los patrones de las cuatro localidades. Además, a escala regional resulta informativo comparar la composición florística de las localidades estudiadas.

RESULTADOS

A la escala de parches individuales, en dos de las localidades se encontraron más especies en el microhábitat bajo arbustos y en dos no hubo diferencias significativas (Tabla 2). A nivel de tipos de parche, las listas de especies y el estimador Chao 2 indican que en todos los

lugares se presentaron más especies asociadas a los espacios bajo arbustos, aunque en una de ellas (Los Cardones) las diferencias fueron muy pequeñas (Fig. 1 y Tabla 3). En Payogasta y Los Cardones, el Chao 2 parece señalar, por el marcado traslape de su barra de error con la barra de la curva especies-área, que el esfuerzo muestral fue suficiente para representar la riqueza real de estas zonas. Lo mismo parece ocurrir con el microhábitat "espacios abiertos" de Humahuaca y, en menor medida, con los de Parinolqui. En cambio, la muestra del microhábitat "arbusto" de Humahuaca parece no representar apropiadamente los verdaderos valores de riqueza específica allí presentes en términos absolutos, aunque sí en términos relativos (el número de especies encontrado es claramente menor al estimado, pero las diferencias entre microhábitats se mantienen).

De las 22 especies de hierbas encontradas en Los Cardones, 19 estuvieron asociadas a arbustos y 17 a espacios abiertos (ver Apéndice). Cinco especies se encontraron exclusivamente bajo arbustos, tres solo en sitios abiertos y catorce fueron comunes a ambos microhábitats. Las especies más abundantes, y presentes en ambos microhábitat, fueron *Aristida adscensionis* y *Tribulus terrestris*, especialmente la primera. Mayormente asociados a arbustos resultaron *Tragus andicola*, *Verbesina* aff. *ence-lioides*, *Sclerophylax* cf. *adnatifolia* y una Boraginaceae indeterminada. Más comunes fuera de los arbustos fueron *Neocracca heterantha* y *Enneapogon desvauxii*.

Tabla 2. Número de especies promedio por microparcels (escala de parches individuales; 40x20 cm) en los microhábitats de las cuatro zonas de estudio y resultados de la prueba de significación. * indica diferencias significativas.

Table 2. Average number of species per quadrat (individual patch scale; 40 x 20 cm) in the microhabitats of the four study areas and results of the significance test. * indicates significant differences.

Localidad	Microhábitat		Prueba de T	Nivel de significancia
	Bajo arbustos	Abierto		
Payogasta	1.8	1.0	5.2*	<<0.01
Los Cardones	2.0	1.9	0.8	0.409
Humahuaca	1.3	1.2	0.7	0.516
Parinolqui	2.9	0.8	7.0*	<<0.01

Tabla 3. Riqueza de especies (como número de especies) de las cuatro localidades (escala tipo de parche, i.e., todas las microparcelas de una localidad dada consideradas globalmente). El estimador Chao 2 se refiere al tamaño muestral de cada microhábitat de cada localidad.

Table 3. Species richness (as number of species) of the study areas (patch type scale, i.e., all quadrats of a given locality considered globally). The Chao 2 estimator refers to the sample size of each microhabitat in each area.

	Según lista de especies		Según Chao 2	
	Bajo arbustos	Abierto	Bajo arbustos	Abierto
Payogasta	7	3	8	3
Los Cardones	19	17	20	17
Humahuaca	15	11	25	12
Parinolqui	26	8	31	13

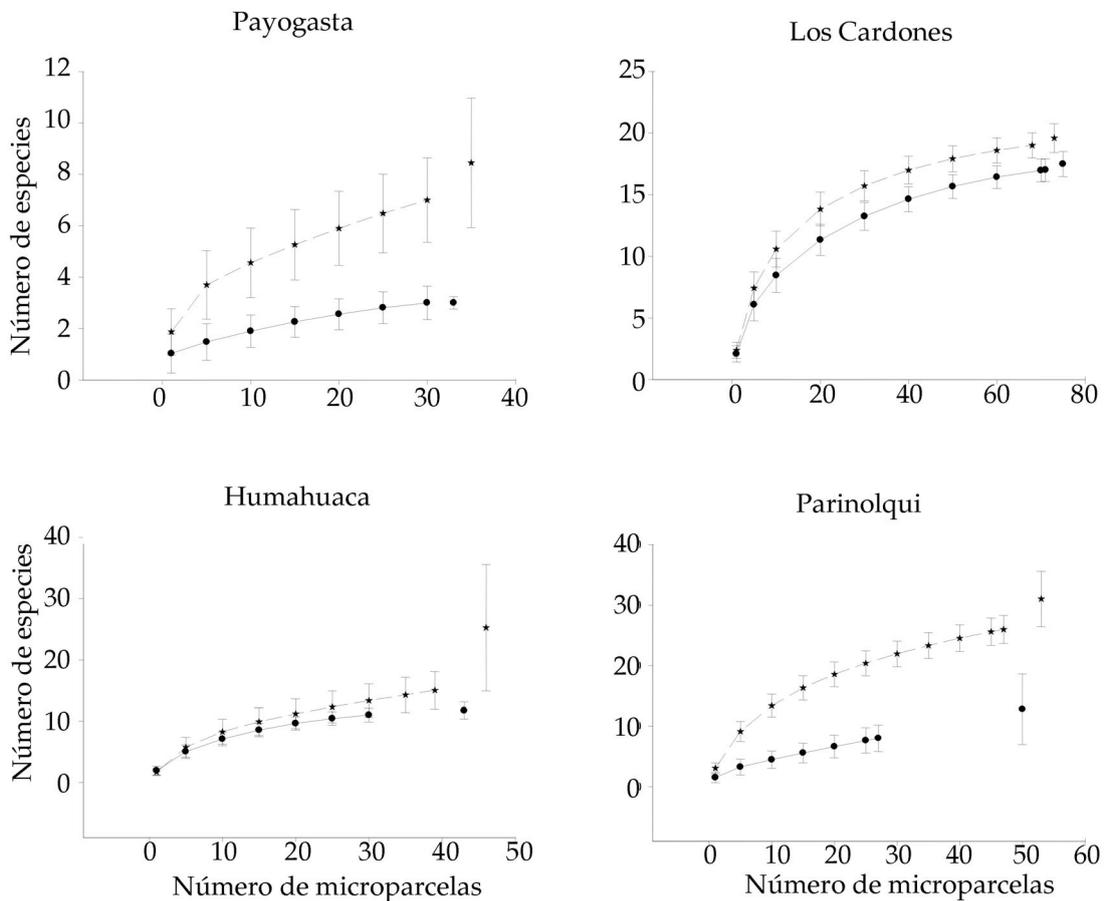


Figura 1. Curvas de rarefacción de la riqueza específica (más una desviación estándar) de hierbas en las localidades estudiadas a la escala tipos de parche. En todos los casos, las curvas inferiores se refieren a los parches de suelo abierto y las superiores, a los parches bajo arbustos. Los símbolos a la derecha se refieren al valor del estimador de riqueza Chao 2 correspondiente al tamaño muestral de cada microhábitat. Nótese que la escala de los ejes difiere entre localidades.

Figure 1. Rarefaction curves of herb species richness (plus one standard deviation) of the localities studied at patch type scale. In all cases, the lower curves refer to the open space patches and the upper ones, to the patches beneath shrubs. The symbols at the right refer to the value of the Chao 2 richness estimator of the sample size of each microhabitat. Note that the scale of the axes differ among sites.

En Payogasta la diversidad fue mucho menor. Solo registramos un total de siete especies, todas ellas bajo arbustos y solo tres en sitios abiertos. Cuatro fueron exclusivas de espacios bajo arbustos y tres resultaron comunes a ambos microhábitats. *Aristida adscensionis* fue común a los dos microhábitats, pero fue dominante en los sitios abiertos. La Boraginaceae indeterminada fue más frecuente bajo arbustos, al igual que *Enneapogon devauxii* que, a diferencia de la población de Los Cardones, no fue registrada en sitios abiertos.

En Humahuaca se encontraron 20 especies, nueve exclusivas de sitios con arbustos, cinco de sitios abiertos y seis presentes en los dos microhábitats. *Eragrostis* sp. y *Enneapogon devauxii* fueron las más frecuentes bajo arbustos, y *E. devauxii* fue abundante en espacios de suelo abierto junto con *Evolvulus sericeus*.

En Parinolqui, el lugar más diverso, encontramos 27 especies de hierbas. Diecinueve fueron exclusivas de sitios con arbustos, ocho se registraron tanto bajo como fuera de arbustos y solo una resultó ser exclusiva de suelos abiertos. *Tarasa* sp., *Aristida adscensionis* y *Evolvulus sericeus* fueron abundantes bajo arbustos, en tanto que *Allionia incarnata* y *Evolvulus sericeus* dominaron los espacios alejados de la vegetación leñosa.

La influencia de los arbustos parece ser importante también a nivel de comunidad (Fig. 2). En las cuatro localidades claramente se encontraron más especies en el paisaje modificado (espacios abiertos + arbustos) que en el no modificado (sólo espacios abiertos). Parece existir una correlación entre la importancia de los arbustos para determinar la riqueza específica y su cobertura. En Humahuaca y Parinolqui, el impacto de los arbustos fue mayor y en Los Cardones, con solo 6% de cobertura, su influencia fue escasa.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este año de observaciones mostraron que los arbustos desempeñan un papel importante en favorecer el aumento de la riqueza de especies herbáceas. Dado que albergaron varias especies de

hierbas que estuvieron ausentes de los sitios abiertos, su influencia resultó más o menos importante a nivel de comunidad, dependiendo de la localidad. Sin embargo, su incidencia positiva se percibió ya a la escala de parches individuales (número promedio de especies por microparcela), pues la tendencia a un mayor número de especies bajo arbustos fue consistente en las cuatro localidades (aunque estadísticamente solamente en dos). Además, dado que el patrón es similar entre un sitio y otro, su influencia resultó también importante a nivel regional.

Los diferentes tamaños muestrales no parecen haber afectado los resultados, pues las pruebas de rarefacción muestran las mismas tendencias que las de los datos de campo: en ambos casos se destaca el papel positivo de los arbustos a diferentes escalas. Solamente el microhábitat bajo arbustos de Humahuaca pareció no haber sido muestreado adecuadamente. De todos modos, las diferencias entre microhábitats de esa localidad resultaron evidentes pese a estas deficiencias de muestreo. De cualquier modo, pese a que los resultados de las observaciones de riqueza de este microhábitat pueden resultar un poco conservadoras, el análisis de rarefacción nos sugirió los valores reales.

Si bien no fue posible encontrar información sobre las precipitaciones del período anterior al de las observaciones, varios indicios sugieren que se trató de un período lluvioso. Por un lado, se observó abundante cobertura de hierbas. Por otro, pobladores de las localidades estudiadas señalaron la mayor cantidad de precipitaciones poco antes del comienzo del estudio, en coincidencia con numerosos daños causados por agua (especialmente caminos cortados) en los lugares de estudio y río abajo de estos. Los datos de precipitación de una localidad ubicada en el límite entre Prepuna y Puna, no muy alejada de la zona de estudio (La Quiaca, 22° S, 3400 m.s.n.m.) registraron, entre noviembre y febrero, 305 mm (www.tutiempo.net), frente a los 256 mm promedio para ese período (www.worldclimate.com).

La composición específica de hierbas de las zonas de estudio resultó ser diferente. Solo

la gramínea *Aristida adscensionis* mostró un carácter más ubicuo en este año de observaciones. Esto sugiere que la influencia de los arbustos aumenta con la escala, ya que en diferentes lugares estos albergaron diferentes comunidades de hierbas, aumentando así la diversidad regional. Resulta notable que las localidades con mayor cobertura (Humahuaca

y Parinolqui) tuvieron más especies asociadas exclusivamente al microhábitat bajo arbustos. Esto podría indicar que en las zonas áridas con alta cobertura de arbustos hay una influencia positiva mayor sobre la diversidad de hierbas que en las que poseen baja cobertura arbustiva. Por otro lado, la abundancia relativa de las especies compartidas por ambos microhábitats

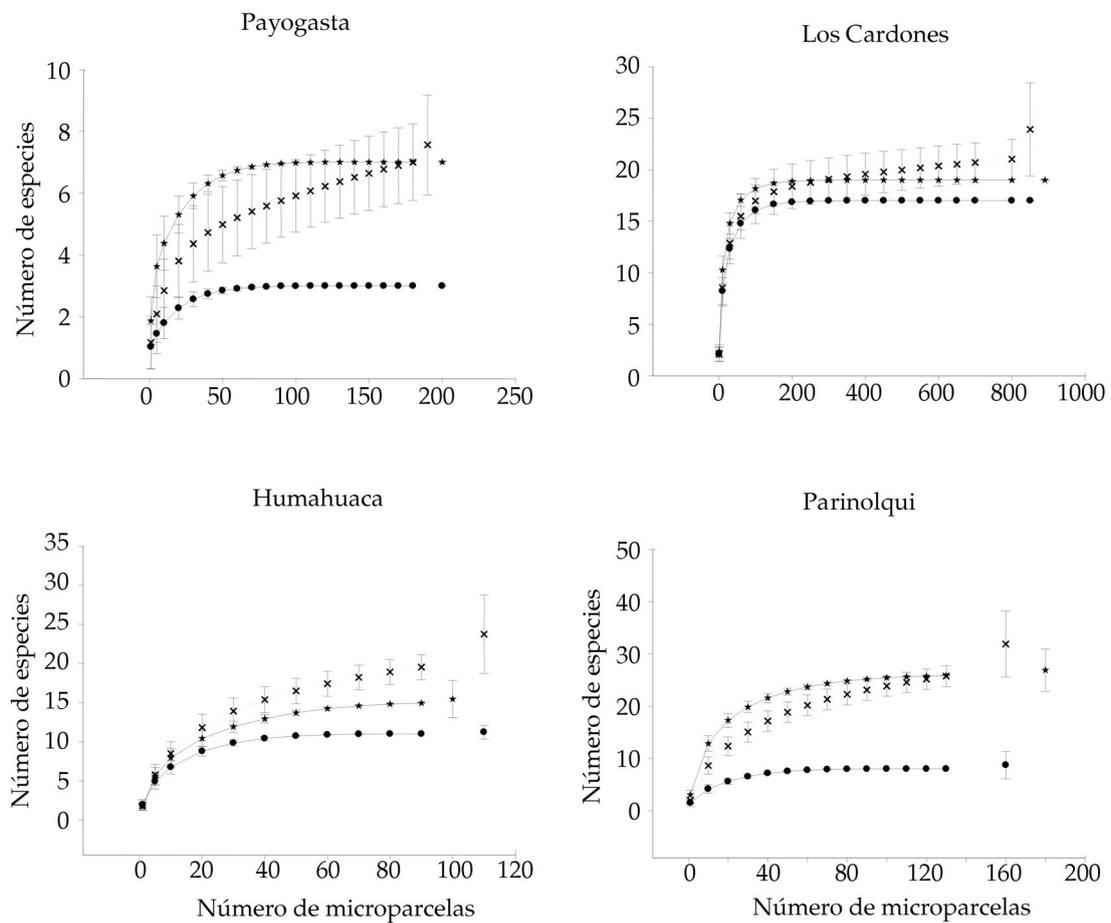


Figura 2. Curvas de rarefacción de la riqueza específica (más una desviación estándar) de hierbas en las localidades estudiadas a la escala de comunidad (paisaje). En todas las localidades, la curva punteada corresponde a la escala de comunidad. En el caso de las curvas con líneas continuas, las curvas inferiores se refieren a los parches de suelo abierto y las superiores, a los parches bajo arbustos. Los símbolos a la derecha se refieren al valor del estimador de riqueza Chao 2. Ténganse en cuenta las diferentes escalas de los ejes de las distintas curvas de rarefacción.

Figure 2. Rarefaction curves of herb species richness (plus one standard deviation) for the localities studied at community (landscape) scale. In all localities, the dotted line corresponds to the community scale. In the case of the solid curves, the lower curves refer to open space patches and the upper ones, to patches beneath shrubs. Symbols at the right refer to the value of the Chao 2 richness estimator. Note different scale of the axes.

(bajo y fuera de arbustos) en los diferentes sitios de estudio mostró importantes diferencias según se tratase de uno u otro microhábitat, lo que sugiere una mayor preferencia de estas especies por las condiciones microclimáticas de uno de los microhábitat. Sin embargo, este patrón podría también estar vinculado a una dispersión asimétrica, en la cual los arbustos podrían actuar como barreras físicas que retienen las semillas de ciertas especies (Aguiar & Sala 1997). Si este fuera el caso, no se podría invocar una interpretación facilitadora para explicar el fenómeno. No obstante, si los arbustos actuaran simplemente como barreras, se esperaría encontrar al menos algunos individuos de las especies retenidas, en microhábitats más abiertos, lo que no ocurrió para varias especies. Por lo demás, el fenómeno de retención de semillas encontrado por Aguiar & Sala (1997) se refiere a la Patagonia, un semidesierto templado con características estructurales (e.g., presencia de gramíneas en mata, forma de vida ausente en la Prepuna) y ecología diferente de la de los semidesiertos subtropicales, y además considera la distribución de las semillas de una sola especie cuyas semillas poseen estructuras accesorias (lemma y pálea) que facilitan su dispersión por viento. La mayoría de las especies de hierbas de la Prepuna carece de estructuras de dispersión (López 2003), por lo cual es poco probable que exista importante movimiento secundario lateral de semillas de herbáceas. El hecho de que estas especies crezcan en ambos tipos de microhábitat podría también interpretarse en términos de una dinámica fuente-sumidero (Wright et al. 2002; Oesterheld & Oyarzabal 2004) en la cual las poblaciones de especies abundantes bajo arbustos sostienen a las poblaciones más reducidas de los espacios abiertos.

Estudios similares realizados en las zonas áridas de Sudamérica sugieren una influencia relativamente escasa de los arbustos en su contribución a la riqueza específica (Gutiérrez, et al. 1993; Rossi & Villagra 2003; Larrea-Alcázar et al. 2006). Sin embargo, los resultados de estos trabajos se refieren a la escala de parches individuales, escala a la cual la riqueza de hierbas no es necesariamente mayor en asociación con espacios bajo arbustos (e.g., Jones et al. 1997; Badano et al.

2006). No obstante, diferentes estudios señalan la importancia, a veces considerable, de los arbustos en la riqueza florística a diferentes escalas, incluida la de parches individuales (e.g., Pugnaire et al. 1996; Akpo et al. 1997; Cavieres et al. 2002). El presente estudio, junto con los recién mencionados, demuestra el papel positivo de los arbustos en aumentar la riqueza de especies de hierbas a nivel de parche, comunidad y a mayores escalas. Las diferencias parecen estar en la intensidad de esa influencia positiva. Además, para un mismo lugar, esa influencia parece variar de año a año (ver Tielbörger & Kadmon 1997), hecho que pretendemos evaluar en el futuro para el caso de la Prepuna.

El papel benéfico de arbustos y árboles sobre la riqueza de hierbas se ha documentado también en otras regiones geográficas, como los desiertos norteamericanos (Muller 1953; Tewksbury & Lloyd 2001; Schade et al. 2003), el desierto del Negev (Munzbergova & Ward 2002), el desierto australiano (Facelli & Brock 2000) y el sudeste de España (Pugnaire et al. 1996). Esta influencia positiva se ha observado incluso en ambiente méxicos, como los Alpes (Choler et al. 2001), el norte de España (Gómez-Aparicio et al. 2005) y el Himalaya (Joshi et al. 2001). Esta influencia positiva de los arbustos sobre la diversidad de hierbas y otras formas de vida ha hecho que puedan ser considerados ingenieros del ecosistema (sensu Jones et al. 1997).

Prosopis ferox, la especie dominante en grandes sectores de las partes más altas de la Prepuna, mostró un papel positivo central para el establecimiento de hierbas, particularmente evidente en el caso de Parinolqui, ya que todos los arbustos de las observaciones correspondieron a esta especie. Por otro lado, parece ser una nodriza potencial de especies de cactus (López et al. 2007) que, además de tener diversos usos (Outon 1991; Torrico et al. 1994), puede emplearse en estudios del paleoclima (Morales et al. 2001).

Nuestro estudio evaluó ciertos aspectos del papel de los arbustos en determinar la riqueza de especies herbáceas. Sin embargo, el tamaño y/o edad (Haase et al., 1996; Callaway & Walker, 1997; Tewksbury & Lloyd, 2001) y la

identidad específica del arbusto (McAuliffe 1986; de Viana 2001; Facelli & Temby 2002) son características que deberán evaluarse, junto con la escala temporal, a fin de conocer su influencia sobre la riqueza de hierbas.

AGRADECIMIENTOS

A N. Sanjinés, C. Aldana y G. Subieta, por su participación en el trabajo de campo. A Parques Nacionales provincia Salta, por darme la posibilidad de trabajar en el parque Los Cardones. A L. Novara, por su ayuda en la identificación de muestras. A M. Semmartin y dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios al manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUIAR, MR & OE SALA. 1997. Seed distribution constrains the dynamics of the Patagonian steppe. *Ecology* **78**:93-100.
- AGUIAR, MR & OE SALA. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:273-277.
- AKPO, LE; PI SAMB & M GROUZIS. 1997. Effet du couvert des arbres sur la structure spécifique de la strate herbacée en savane subhumide soudanaise (Senegal, Afrique de l'ouest). *Candollea* **52**:287-299.
- ARRIAGA, L; Y MAYA; S DÍAZ & J CANCINO. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. *Journal of Vegetation Science* **4**:349-356.
- BADANO, EI & LA CAVIERES. 2006a. Impacts of ecosystem engineers on community attributes: effects of cushion plants at different elevations of the Chilean Andes. *Diversity and Distributions* **12**:388-396.
- BADANO, EI & LA CAVIERES. 2006b. Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity? *Journal of Biogeography* **33**:304-313.
- BADANO, EI; CG JONES; LA CAVIERES & JP WRIGHT. 2006. Assessing impacts of ecosystem engineers on community organization: a general approach illustrated by effects of a high-Andean cushion plant. *Oikos* **115**:369-385.
- CABRERA, AL & A WILLINK. 1973. *Biogeografía de América latina*. OEA, Washington DC.
- CABRERA, AL. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Pp. 1-85. En: WF Kugler (ed.): *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, vol 2(1). ACME, Buenos Aires.
- CALLAWAY, RM. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* **61**:306-349.
- CALLAWAY, RM & LR WALKER. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* **78**:1958-1965.
- CAVIERES, L; MTK ARROYO; A PEÑALOZA; M MOLINA-MONTENEGRO & C TORRES. 2002. Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *Journal of Vegetation Science* **13**:547-554.
- CHOLER, P; R MICHALET & R CALLAWAY. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* **82**:3295-3308.
- DE VIANA, M; MLS SÜHRING & BFJ MANLY. 2001. Application of randomization methods to study the association of *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) with potential nurse plants. *Plant Ecology* **156**:193-197.
- FACELLI, JM & DJ BROCK. 2000. Patch dynamics in arid lands: localized effects of *Acacia papyrocarpa* on soils and vegetation of open woodlands of South Australia. *Ecography* **23**:479-491.
- FACELLI, JM & AM TEMBY. 2002. Multiple effects of shrubs on annual plant communities in arid lands of South Australia. *Austral Ecology* **27**:422-432.
- GÓMEZ-APARICIO, L; JM GÓMEZ; R ZAMORA & JL BOETTINGER. 2005. Canopo vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science* **16**:191-198.
- Gotelli, NJ & RK Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**:379-391.
- GUTIÉRREZ, JR; PL MESERVE; LC CONTRERAS; H VÁSQUEZ & FABIÁN M JAKSIC. 1993. Spatial distribution of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the Canopo of *Porlieria chilensis* (Zygophyllaceae) in arid coastal Chile. *Oecologia* **95**:347-352.
- HAASE, P; FI PUGNAIRE; SC CLARK & LD INCOLL. 1996. Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* **7**: 527-534.
- JONES, CG; JH LAWTON & M SACHAK. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* **78**(7):1946-1957.
- JOSHI, B; SP SINGH; YS RAWAT & D GOEL. 2001. Facilitative effect of *Coriaria nepalensis* on species diversity and growth of herbs on severely eroded hill slopes. *Current Science* **80**(5):678-682.
- LARREA-ALCÁZAR, D; RP LÓPEZ & D BARRIENTOS.

2006. The nurse plant effect of *Prosopis flexuosa* DC (Leg. Mim.) in a dry valley of the Bolivian Andes. *Ecotrópicos* **18**(2):89-95.
- LÓPEZ, RP. 2000. La Prepuna boliviana. *Ecología en Bolivia* **34**:45-70.
- LÓPEZ, RP. 2003. Soil seed banks in the semiarid Prepuna of Bolivia. *Plant Ecology* **168**:85-92.
- LÓPEZ, RP & BECK, S. 2002. Phytogeographical affinities and life form composition of the Bolivian Prepuna. *Candollea* **57**:77-96.
- LÓPEZ, RP & S VALDIVIA. 2007. The importance of shrub cover for four cactus species differing in growth form in an Andean semi-desert. *Journal of Vegetation Science* **18**:263-270.
- LÓPEZ, RP; S VALDIVIA; N SANJINÉS & D DE LA QUINTANA. 2007. The role of nurse plants in the establishment of shrub seedlings in the semi-arid subtropical Andes. *Oecologia* **152**:779-790.
- MCAULIFFE, JR. 1986. Herbivore-limited establishment of a Sonoran Desert tree, *Cercidium microphyllum*. *Ecology* **67**:276-280.
- MONTAÑA, C. 1992. The colonization of bare areas in two-phase mosaics of an arid ecosystem. *Journal of Ecology* **80**:315-327.
- MORALES, MA; R VILLALBA; HR GRAU; PE VILLAGRA; JA BONINSEGNA; A RIPALTA & L PAOLINI. 2001. Potencialidad de *Prosopis ferox* Grises. (Leguminosar, subfamilia Mimosoideae) para estudios dendrocronológicos en desiertos. *Revista Chilena de Historia Natural* **4**:865-872.
- MORO, MJ; FI PUGNAIRE & J PUIGDEFÁBREGAS. 1997. Mechanisms of interaction between a leguminous shrub and its understorey in a semi-arid environment. *Ecography* **20**:175-184.
- MULLER, CH. 1953. The association of desert annuals with shrubs. *American Journal of Botany* **40**(2):53-60.
- MUNZBERGOVA, Z & D WARD. 2002. *Acacia* trees as keystone species in Negev desert ecosystems. *Journal of Vegetation Science* **13**:227-236.
- OESTERHELD, M & M OYARZABAL. 2004. Grass-to-grass protection from grazing in a semi-arid steppe: facilitation, competition, and mass effect. *Oikos* **107**:576-582.
- OUTON, V. 1991. *Prosopis ferox* (Griseb.): usos, importancia e impacto ambiental. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Salta, Argentina.
- PUGNAIRE, FI; C ARMAS & F VALLADARES. 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science* **15**:85-92.
- PUGNAIRE, FI.; P HAASE; M PUIGDEFÁBREGAS; M CUETO; SC CLARK & LD INCOLL. 1996. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* **76**:455-464.
- ROSSI, BE & PE VILLAGRA. 2003. Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understorey species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science* **114**:543-550.
- SCHADE, JD; R SPONSELLER; SL COLLINS & A STYLES. 2003. The influence of *Prosopis* canopies on understorey vegetation: effects of landscape position. *Journal of Vegetation Science* **14**: 743-750.
- TWIKSBURY, JT & JD LLOYD. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* **127**:425-434.
- TIELBÖRGER, K & R KADMON. 1997. Relationships between shrubs and annual communities in a sandy desert ecosystem: a three-year study. *Plant Ecology* **130**:191-201.
- TORRICO, G; C PECA; S BECK & E GARCÍA. 1994. Leñosas útiles de Potosí.
- WENT, FW. 1942. The dependence of certain annual plants on shrubs in Southern Californian deserts. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **69**:100-114.
- WILBY, A & M SACHAK. 2004. Shrubs, granivores, and annual plant community stability in arid ecosystems. *Oikos* **106**:209-216.
- WRIGHT, JP; CG JONES & AS FLECKER. 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases

Apéndice. Frecuencia (%) de las especies por tipo de parche para las cuatro localidades estudiadas.

Appendix. Species frequency (%) for each patch type in the four study sites.

Especie	Los Cardones		Payogasta		Humahuaca		Parinolqui	
	Bajo arbustos (n=68)	Sitios abiertos (n=71)	Bajo arbustos (n=30)	Sitios abiertos (n=30)	Bajo arbustos (n=39)	Sitios abiertos (n=30)	Bajo arbustos (n=47)	Sitios abiertos (n=27)
Acanthaceae								
<i>Stenandrium dulce</i>						3.3		
Amaranthaceae								
<i>Gomphrena</i> sp.	7.4	2.8				3.3	2.1	3.7
<i>Guileminea</i> sp.					2.6	6.7	4.3	
Amaryllidaceae								
<i>Hierononymiella</i> cf. <i>aurea</i>	2.9	4.2	3.3					
Asteraceae								
<i>Gamochaeta</i> sp.							2.1	
<i>Heterosperma</i> sp.	7.4	2.8			2.6		4.3	
<i>Parthenium hysteroporus</i>							12.8	
<i>Pectis sessiliflora</i>								3.7
<i>Schkuhria pinnata</i>		2.8					2.1	
<i>Verbesina</i> aff. <i>encelioides</i>	17.6	2.8						
<i>Verbesina</i> aff.	2.9							
Brassicaceae								
<i>Lepidium aletes</i>							19.1	
<i>Lepidium</i> sp.	1.5							
Caryophyllaceae								
<i>Caryophyllaceae</i> aff.		1.4						
<i>Cardionema</i> sp.							2.1	
<i>Drymaria</i> sp.					2.6			
Chenopodiaceae								
<i>Chenopodium graveolens</i>					17.9		4.3	
Convolvulaceae								
<i>Dichondra argentea</i>							17.0	
<i>Dichondra sericea</i>					2.6	6.7		
<i>Evolvulus sericeus</i>					10.3	46.7	31.9	59.3
<i>Evolvulus</i> sp.						10.0		
Euphorbiaceae								
<i>Euphorbia</i> sp.		1.4					8.5	3.7
Fabaceae								
<i>Astragalus</i> sp.							2.1	
<i>Neocracca heterantha</i>	4.4	31.0						
Liliaceae								
<i>Anthericum</i> sp.							2.1	3.7

Apéndice. Continuación.**Appendix.** Continued.

Especie	Los Cardones		Payogasta		Humahuaca		Parinolqui	
	Bajo arbustos (n=68)	Sitios abiertos (n=71)	Bajo arbustos (n=30)	Sitios abiertos (n=30)	Bajo arbustos (n=39)	Sitios abiertos (n=30)	Bajo arbustos (n=47)	Sitios abiertos (n=27)
Malvaceae								
<i>Tarasa</i> sp.	2.9	1.4					68.1	3.7
Nyctaginaceae								
<i>Allionia incarnata</i>	2.9	5.6					4.3	66.7
Poaceae								
<i>Asistida adscensionis</i>	61.8	60.6	86.7	96.7		23.3	57.4	7.4
<i>Enneapogon desvauxii</i>	14.7	31.0	40.0		33.3	73.3		
<i>Eragrostis nigricans</i>	8.8						10.6	
<i>Eragrostis</i> sp.					38.5	3.3		
<i>Festuca</i> sp.							4.3	
<i>Microchloa</i> sp.					7.7	6.7		
<i>Munroa</i> sp.	5.9	9.9						
<i>Nassella</i> sp.							10.6	
<i>Stipa ichu</i>					5.1			
<i>Stipa</i> sp.					17.9		12.8	
<i>Tragus andicola</i>	26.5	11.3						
Portulacaceae								
<i>Portulaca</i> cf. <i>oleracea</i>			3.3	6.7				
<i>Portulaca</i> sp. 1					2.6		2.1	
<i>Portulaca</i> sp. 2							4.3	
<i>Sclerophylax</i> aff. <i>adnatifolia</i>	27.9	7.0						
Solanaceae								
<i>Solanum</i> sp.					2.6			
Verbenaceae								
<i>Verbena</i> sp.							2.1	
Zigophyllaceae								
<i>Tribulus terrestris</i>	20.6	29.6						
Indeterminadas								
¿Boraginaceae?	16.2	2.8	46.7	3.3				
¿Brassicaceae?							12.8	
Poaceae			3.3					
Poaceae (¿ <i>Eragrostis</i> ?)					2.6			
Asteraceae	1.5							
Caryophyllaceae							2.1	
Especie indeterminada 1	1.5							
Especie indeterminada 2			6.7					
Especie indeterminada 3					2.6			
Especie indeterminada 4						3,3		

