

# Los arbustos de la prepuna y su efecto sobre la composición de hierbas en función de la escala espacial

## Prepuna shrubs and their effect on herb composition in terms of spatial scale

Ramiro Pablo López

Centro de Análisis Espacial (CAE), Instituto de Ecología, Casilla 10077 – Correo Central, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia Email: [prepuna@gmail.com](mailto:prepuna@gmail.com)

### Resumen

Los arbustos de las zonas áridas crean condiciones microclimáticas más favorables bajo sus copas que los espacios abiertos localizados entre arbustos. Varios estudios han documentado la importancia de estos espacios bajo arbustos para el aumento de la diversidad de plantas, pero pocos han estudiado explícitamente la influencia de los arbustos sobre la composición de hierbas de una determinada región. Peor aún, ningún estudio ha abordado esta influencia en función de la escala espacial. En este estudio, hago una comparación entre las comunidades herbáceas de la prepuna asociadas a ambos microhábitats (debajo y fuera de arbustos) en ocho localidades en la estación lluviosa de 2008. Además, evalué la influencia de la escala espacial sobre la similitud de las comunidades de hierbas de ambos microhábitats. Encontré diferencias en la composición de especies presentes bajo arbustos y fuera de éstos. Varias especies se encontraron exclusivamente asociadas a arbustos. En algunas de las localidades estudiadas (principalmente las de menor altitud), las comunidades bajo arbustos tendieron a parecerse más a las comunidades de espacios abiertos de su propia localidad que a las de arbustos de otras localidades. En las localidades de mayor altitud encontré un patrón más complejo. La escala espacial no modificó las relaciones de similitud entre lugares asociados a arbustos y lugares de suelo abierto, lo que indica que estos tienen diversidades beta parecidas. Los arbustos de la prepuna parecen ser muy importantes para muchas especies de hierbas, lo cual tiene implicaciones en la conservación de la diversidad de esta región andina.

**Palabras clave:** Arbustos, Facilitación, Hierbas, Prepuna, Riqueza de especies.

### Abstract

Shrubs in arid regions create more favorable microclimatic conditions beneath their crowns than open, inter-shrub areas. Several studies have documented the importance of these below-shrub spaces for the increase in plant diversity, but few have explicitly studied the influence of shrubs on herb species composition in a given region. Even worse, no studies have addressed this influence in terms of the spatial scale. In this study I compare prepuna herb communities between both microhabitats (below and away from shrubs) at eight localities in the rainy season of 2008. Moreover, I assess the influence of spatial scale on the similarity of herb communities of both microhabitats. I found differences in the species composition established beneath shrubs

and in the open. Several species were found exclusively associated to shrubs. In some localities (especially those located at the lowest altitudes), under-shrub communities tended to resemble more the open-space communities of their own locality than under-shrub communities of other localities. In the highest-altitude localities I found a more complex pattern. Spatial scale did not modify the similarity relations between sites associated with shrubs and those in the open, which suggests similar beta diversities for both microhabitats. Prepuna shrubs seem to be very important for many herb species. This has implications in terms of biodiversity conservation in this Andean region.

**Key words:** Shrubs, Facilitation, Herbs, Prepuna, Species richness.

## Introducción

Las regiones áridas, en especial los desiertos y semidesiertos calientes, se caracterizan por poseer una estructura formada por dos fases. Una está formada por arbustos o pequeños árboles individuales o grupos de arbustos/ arbolitos y la otra (que es la que presenta mayor cobertura), por espacios abiertos entre los arbustos (Montaña 1992, Aguiar & Sala 1999). La intensa radiación solar de estas regiones incide directamente sobre los suelos de espacios abiertos, con lo cual estos alcanzan elevadas temperaturas que pueden superar los 60-70°C (Turner *et al.* 1966, Nobel 1984). Ello representa un obstáculo para el establecimiento de plántulas de plantas leñosas y hierbas. Los arbustos introducen un nivel de heterogeneidad espacial en los ambiente áridos y semiáridos el cual ayuda a crear mejores condiciones microclimáticas (p. e. temperaturas más bajas; Callaway 1995, 2007). Los espacios bajo arbustos también suelen poseer suelos mejor estructurados y más ricos en nutrientes que las áreas abiertas (Callaway 1995, Moro *et al.* 1997). Frecuentemente, los arbustos protegen también a algunas plantas de la acción de los herbívoros (Zamora *et al.* 2004). Además, los arbustos se convierten en obstáculos físicos al movimiento de semillas sobre el suelo (Aguiar & Sala 1997), convirtiéndose en sitios de acumulación de semillas y evitando que éstas sean arrastradas fuera de la comunidad. Algunas especies pueden traer agua desde estratos profundos del suelo hasta la superficie mediante el fenómeno

del levantamiento hidráulico (Caldwell 1998). Finalmente, los arbustos suministran lugares de percheo a las aves dispersoras de semillas.

Varios estudios han documentado que los espacios bajo arbustos pueden tener más especies de hierbas que los espacios abiertos, o que al menos son capaces de albergar especies que no crecen en áreas fuera de los arbustos, con lo cual aumentan en mayor o menor medida la riqueza específica de las zonas donde crecen (Went 1942, Pugnaire *et al.* 1996, Tewksbury *et al.* 2001, López & Ortuño 2008). Este efecto positivo de los arbustos se denomina facilitación (Callaway 1995, 2007, Hacker & Gaines 1997, Bruno *et al.* 2003). No obstante, los arbustos no solo facilitan a las plantas que crecen bajo sus copas, sino también compiten con ellas por agua y minerales (Holzapfel & Mahall 1999). El balance entre facilitación y competencia puede además cambiar de un año a otro en función de las precipitaciones (a mayor facilitación en años secos, mayor competencia en años húmedos). Algunas especies de arbustos también producen sustancias aleloquímicas que pueden potencialmente inhibir el crecimiento de otras plantas en sus inmediaciones (Cazón *et al.* 2000). Todo esto supone que la influencia de los arbustos sobre la composición y abundancia de hierbas es un fenómeno muy complejo y probablemente presenta peculiaridades según la región de que se trate.

A diferencia de las regiones húmedas, las zonas áridas de Bolivia han recibido muy poca atención y es poco lo que se conoce sobre su estructura y dinámica (p. e. Butrón

2005, López *et al.* 2007). Pese a la reconocida importancia de los arbustos como generadores de heterogeneidad espacial, ningún estudio ha abordado explícitamente su efecto sobre la composición de las comunidades de hierbas de las zonas semiáridas de los Andes subtropicales. Yo lo hice en una de las regiones más áridas de Bolivia, la prepuna, y me propuse responder a las siguientes preguntas: 1) ¿Se asocian diferentes comunidades de hierbas a los microhábitats existentes bajo arbustos y a los de espacios abiertos?; 2), ¿difieren entre sí las comunidades de hierbas de un microhábitat dado (por ejemplo, las de áreas bajo arbustos) cuando se comparan diferentes localidades?; y 3) ¿existen indicios de que las diferencias (si las hay) cambian a escalas mayores? En este último caso se podría esperar, por ejemplo, que diferentes tasas de recambio de especies en espacios bajo arbustos y en lugares sin vegetación implicarían que la influencia de los arbustos cambia según la escala espacial de observación (por escala espacial entiendo la consideración de la influencia de superficies de territorio de diferentes extensiones sobre la composición florística entre espacios debajo y fuera de arbustos; ver Métodos). A diferencia de un estudio anterior en la prepuna (López & Ortuño 2008), aquí trabajé en siete nuevas localidades en un año diferente y realicé una evaluación más enfocada en la composición de especies y la influencia de la escala.

### Zona de estudio

El estudio se realizó en la prepuna boliviana, en los Andes del extremo sur de Bolivia. La prepuna es una región biogeográfica reconocida inicialmente solo para Argentina (Cabrera & Willink 1973). Posteriormente, López (2000) identificó un tipo menos árido de Prepuna en el sur de Bolivia (20-22° latitud sur) entre 2.300 y 3.200 m (en los departamentos de Chuquisaca, Potosí y Tarija), la cual fue luego reconocida como una de las ecorregiones de Bolivia por Ibisch *et al.* (2003). Posiblemente se trate de la

ecorregión más árida de todas las representadas en Bolivia. Las precipitaciones oscilan entre 200 y 350 mm anuales, son estrictamente estivales y solo se producen en forma de lluvia, lo que la incluye en la categoría de semidesierto cálido (temperaturas medias: 15-19°C). La tabla 1 y figura 1 muestran los lugares de estudio evaluados que muestran otros atributos de la Prepuna boliviana.

### Métodos

En la estación lluviosa de 2008 (febrero), ocho localidades con vegetación relativamente poco alterada de la Prepuna boliviana fueron seleccionadas para el estudio (Tabla 1). Poco alterada implica que no existen pueblos cercanos y que actualmente existe escasa actividad y presencia humana, excepto por el pastoreo, principalmente caprino. En el pasado (siglo 19 y primeras décadas del siglo 20) esta actividad fue muy probablemente mayor, junto con la extracción de leña, que hoy es reducida. Hay que reconocer, sin embargo, que la vegetación actual es muy probablemente secundaria.

En cada una de las localidades, cada 10 m se establecieron 10 líneas paralelas de 50 m. Se consideraron dos microhábitats para el muestreo: espacios bajo arbustos y espacios abiertos fuera de los arbustos (localizados a al menos 50 cm – generalmente mucho más – de la periferia de las copas más cercanas). Para las observaciones se eligieron los arbustos con diámetro de copa > 1 m más cercanos al punto muestral. Debajo de las copas se colocaron microparcels de 40 x 20 cm y se registró la presencia de todas las especies de hierbas allí enraizadas. La microparcels se ubicó luego en el centro del espacio abierto más cercano a cada arbusto y allí se anotó igualmente la presencia de todas las hierbas. Cuando no se encontraron hierbas, las microparcels se reubicaron en otros lugares del espacio abierto (o en otros espacios abiertos cercanos en caso de que no existieran hierbas en el primer espacio) hasta que al menos un individuo fuese registrado. En

**Tabla 1.** Los lugares de estudio dentro de la Prepuna boliviana.

Localidad	Coordenadas	Altitud	Cobertura arbustiva/arbórea	Especies leñosas y suculentas dominantes
Alto Impora	21°23.239' S 65°17.993' W	3.150	44.6	<i>Acacia feddeana</i> , <i>Bulnesia rivas-martinezii</i> , <i>Prosopis ferox</i> , <i>Opuntia sulphurea</i>
Cascabel	20°45.052' S, 65°37.857' W	3.140	45	<i>Bougainvillea spinosa</i> , <i>Cercidium andicola</i> , <i>Flourensia fiebrigii</i> , <i>Oreocereus celsianus</i> , <i>Prosopis ferox</i> , <i>Trichocereus tacaquirensis</i>
Parinolqui	20°43.645' S 65°34.146' W	3.100	22.2	<i>Oreocereus celsianus</i> , <i>Prosopis ferox</i> , <i>Trichocereus werdermannianus</i> ,
Tomayapo	21°21.119' S 65°03.268' W	3.000	25.8	<i>Bougainvillea spinosa</i> , <i>Cercidium andicola</i> , <i>Opuntia sulphurea</i> , <i>Prosopis ferox</i>
Parinolqui I	20°41.813' S 65°29.333' W	3.000	44.7	<i>Acacia feddeana</i> , <i>Cercidium andicola</i> , <i>Prosopis ferox</i> , <i>Flourensia fiebrigii</i> , <i>Trichocereus tacaquirensis</i>
San Pedro	20°44.017' S 65°12.266' W	2.700	24.1	<i>Acacia feddeana</i> , <i>Bulnesia rivas-martinezii</i> , <i>Coursetia brachyrhachis</i> , <i>Flourensia fiebrigii</i> , <i>Gochmatia cardenasii</i>
Cruz Huasa	20°46.878' S 65°13.860' W	2.400	20.4	<i>Acacia feddeana</i> , <i>Cercidium andicola</i> , <i>Coursetia brachyrhachis</i> , <i>Deuterocohnia strobilifera</i> , <i>Opuntia sulphurea</i>
Villa Abecia	21° 04.624 S, 65° 13.141 W	2.350	25	<i>Acacia feddeana</i> , <i>Cercidium andicola</i> , <i>Larrea divaricata</i> , <i>Prosopis ferox</i> , <i>Senna crassiramea</i>

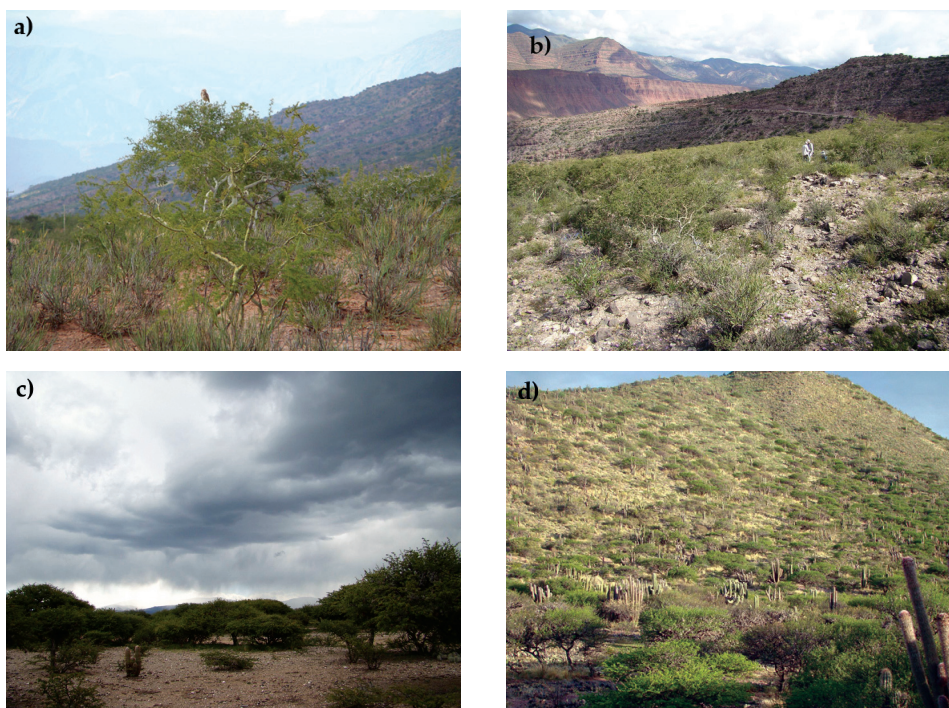
cada una de las localidades se muestrearon 50 espacios bajo arbustos y 50 en áreas abiertas. Este tamaño muestral se basó en un estudio anterior en la Prepuna (López & Ortuño 2008) que mostró que la mayoría de las especies pudieron ser detectadas con 50 microparcelas de 40 x 20 cm.

### Análisis de datos

El análisis se llevó a cabo primero a nivel de localidades, separando las listas de especies de las zonas bajo arbustos de las de espacios abiertos. Cada conjunto de especies de uno de los microhábitats de una localidad dada se consideró una comunidad diferente (dos comunidades por localidad, 16 comunidades

en total). Empleamos técnicas de ordenación para establecer relaciones entre las diferentes comunidades. Los datos se evaluaron mediante un análisis de correspondencia “detrended”, que es un método de ordenación recomendado por diferentes fuentes (p.e., Ludwig & Reynolds 1988) y el cual ya nos dio buenos resultados en estudios previos (López *et al.* 2006). Para ello utilizamos la matriz de abundancia (frecuencia relativa de las especies en cada una de las comunidades).

Tres escalas espaciales se consideraron a fin de establecer las semejanzas entre espacios bajo arbustos y suelo abierto: localidad, piso altitudinal y región. Para el caso de localidad, se calcularon los índices de similitud Bray-Curtis (= Sorensen cuantitativo) entre espacios



**Figura 1.** Algunos de los lugares estudiados, que muestran diferentes facetas de la estructura de la vegetación. a. Villa Abecia, b. San Pedro, c. pampa de Parinolqui, d. Cascabel.

bajo arbustos y abiertos de cada una de las ocho localidades y se obtuvo un promedio de los ocho valores obtenidos. Para la escala de pisos altitudinales, uní las listas de especies, considerando cada microhábitat por separado, de las localidades de menor altitud (Cruz Huasa, Villa Abecia y San Pedro) y obtuve el índice de similitud entre áreas bajo arbustos y abiertas. Otro tanto se realizó para las comunidades de zonas altas (Cascabel, Parinolqui, Parinolqui I, Impora, Tomayapo). El índice de semejanza para esta escala se obtuvo del promedio de ambas zonas altitudinales. Para el caso regional, comparé la composición florística del conjunto de todas las localidades de espacios bajo arbustos con la composición combinada de todas las localidades de suelo abierto empleando el mismo índice de similitud de los casos anteriores.

El diseño fue por tanto de tipo anidado: microparcels en localidades, localidades en pisos y pisos en región. Para cada nivel, se sumaron las especies de todas las microparcels por microhábitat (p. e. para Cruz Huasa arbustos, se consideraron todas las especies de las 50 microparcels bajo arbustos; para el piso de la parte baja de la Prepuna en microhábitats abiertos, se consideraron todas las especies de las 150 microparcels correspondientes a esta zona).

## Resultados

Diferentes comunidades de hierbas estuvieron asociadas a cada uno de los dos microhábitats estudiados en las ocho localidades (Tabla 2). Sin embargo, en la mitad de las localidades se vio una tendencia en que las comunidades de

**Tabla 2:** Las especies encontradas en la zona de estudio. Las anuales (a) poseen 34 especies y las perennes (p), 37. Los números indican su abundancia (frecuencia relativa: número de presencias de un total de 50 microparcelas). Arb indica los espacios bajo arbustos; Sue, los espacios de suelo abierto. Casc=Cascabel, Par=Parinolqui, Pa\_I=Parinolqui I, Imp=Alto Impora, Tom=Tomayapo, SnPed=San Pedro, Vab=Villa Abecia, Cruz=Cruz Huasa.

Familia	Especie	Hid- bito	Via foto- sintética	CascAb	CascSue	ParAb	ParSue	Pa_I_ Arb	Pa_I_ Sue	ImpAb	ImpSue	TomAb	TomSue	SnPedAb	SnPedSue	VAbAb	VAbSue	CruzAb	CruzSue	TO- TAL
Nyctaginaceae	<i>Allionia incarnata</i>	P	C4	4	13	3	19	4	9	1	28	0	0	19	36	31	38	8	9	222
Liliaceae	<i>Anthericum</i> sp.	P		6	1	3	5	1	6	3	4	1	1	6	2	3	0	5	1	48
Gramineae	<i>Aristida adscensionis</i>	a	C4	14	18	7	1	24	19	1	7	3	7	0	0	19	1	22	32	175
Gramineae	<i>Aristida</i> sp.	P	C4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	7	3	2	7	3	27
Sterculiaceae	<i>Agavea boliviana</i>	P		0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	1	9
Gramineae	<i>Bohreriochloa</i> sp.	P	C4	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Gramineae	<i>Chloridosum simplex</i>	a	C4	2	3	2	1	0	0	0	0	2	4	0	0	0	0	0	0	14
Chenopodiaceae	<i>Chenopodium graveolens</i>	a	C3	0	0	21	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	22
Compositae	<i>Coryza</i> sp.	P	C3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Gramineae	<i>Cottca pappophoroides</i>	P	C4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Convulvaceae	<i>Dichondra argentea</i>	P	C4	4	1	0	0	0	0	4	5	0	0	0	0	0	0	0	0	14
Gramineae	<i>Digitaria californica</i>	P	C4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Gramineae	<i>Leptochloa dubia</i>	a	C4	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Caryophyllaceae	<i>Drymaria</i> sp.	a	C3	1	0	9	0	5	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30
Gramineae	<i>Eriopogon desvauxii</i>	P	C4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	4
Gramineae	<i>Engrostis</i> sp. (CruzHuasa)	a	C4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Gramineae	<i>Engrostis nigricans</i>	a	C4	0	0	3	1	5	0	3	0	16	11	0	0	0	0	0	0	39
Gramineae	<i>Eriogonum areuacuum</i>	a	C4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Gramineae	<i>Eriogonum areuacuum</i>	a	C4	0	0	0	0	2	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	7
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i> sp.	P	C4	1	1	3	0	1	0	4	10	10	9	0	0	0	0	3	1	25
Convulvaceae	<i>Evoholus</i> sp.(subarb)	P		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Convulvaceae	<i>Evoholus sericans</i>	P	C4	4	8	0	1	14	19	0	0	0	0	12	4	0	0	0	0	62
Indet.	Indet. (Galinsoga_lk)	a		0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Amaranthaceae	<i>Gomphrena phacotricha</i>	a	C4	2	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Amaranthaceae	<i>Gomphrena cf pallida</i>	P	C4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Amaranthaceae	<i>Gomphrena tomentosa</i>	P	C4	1	2	7	10	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	14
Gramineae	<i>Danthionia secundiflora</i>	P	C3	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Gramineae	Indet. (Gram_perenne)	P		0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Gramineae	Indet. (Gram_pubescens)	a		0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Amaranthaceae	<i>Gutierrezia cf densa</i>	P		1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Amaranthaceae	<i>Gutierrezia</i> sp.	P		0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Boraginaceae	<i>Heliotropium abbreviatum</i>	a	C3	0	0	4	2	2	2	4	6	7	3	0	0	0	0	0	0	28
Boraginaceae	<i>Heliotropium campestre</i>	P	C3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	5	9
Indet.	Indet. (Herb_fl_lila)	a		0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
Indet.	Indet. (Herb_gram_lk)	a		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1

Los arbustos de la prepuna y su efecto sobre la composición de hierbas en la escala espacial

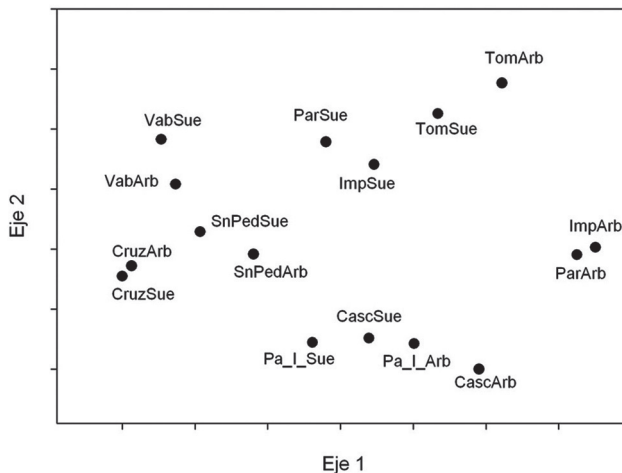
Familia	Especie	Há- bito	Via foto- sintética	CascAb	CascSue	ParAb	ParSue	Pa_L_ Atb	Pa_L_ Sue	ImpAb	ImpSue	TomAb	TomSue	SnrPdAb	SnrPdSue	VAbAb	VAbSue	CruzAb	CruzSue	TO- TAL
Compositae	<i>Heterosperma nana</i>	a		33	7	22	1	13	0	20	2	4	0	0	0	0	0	0	0	84
Convolvulaceae	<i>Hipococcyx minima</i>	P		0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Cruciferae	<i>Lepidium aleites</i>	P	C3	3	0	17	1	0	0	0	0	5	2	0	0	0	0	0	0	28
Iridaceae	<i>Mastigostylis</i> sp.	P		0	1	0	0	6	1	0	0	4	3	6	1	3	4	0	0	29
Gramineae	<i>Microchloa indica</i>	a	C4	0	4	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Gramineae	<i>Munroa</i> sp.	a	C4	0	1	0	0	0	0	1	1	2	4	0	0	27	23	0	0	59
Hydrophyllaceae	<i>Nana dichotoma</i>	a	C3	0	0	1	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Leguminosae	<i>Neoracca heterantha</i>	a		0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	2	3	0	0	11
Indet.	Indet. (Oenothera-k)	a		0	0	0	0	0	0	1	0	4	1	0	0	0	0	0	0	6
Ovaliaceae	<i>Oxalis</i> sp.	a		0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
Gramineae	<i>Pappophorum caespitosum</i>	P	C4	12	21	2	0	5	6	0	0	7	1	2	0	0	0	0	0	56
Gramineae	<i>Pappophorum</i> sp.	P	C4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2
Compositae	<i>Parthenium hysteriopsis</i>	P		0	0	6	0	0	0	16	8	0	0	2	0	0	0	0	0	32
Compositae	<i>Pectis sessiliflora</i>	a		1	4	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	29	42	81
Portulacaceae	<i>Portulaca oleracea</i>	a		6	1	4	0	0	0	0	0	0	1	0	5	0	0	0	0	17
Portulacaceae	<i>Portulaca</i> sp. 1 ( <i>fl. ancha</i> )	P		1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Portulacaceae	<i>Portulaca</i> sp. 2	P		4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
Polygalaceae	<i>Polygala</i> sp.	a		0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	20	18	8	2	6	6	45
Compositae	<i>Schikhubia</i> sp. 1	a		1	3	0	0	0	0	0	0	11	16	0	0	0	0	0	0	31
Compositae	<i>Schikhubia</i> sp. 2	a		1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Indet.	Indet. (aff. <i>Sclerophyllax</i> )	a		0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Malvaceae	<i>Sida argentina</i>	P		0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Solanaceae	<i>Solanum physalifolium</i>	a	C3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Solanaceae	<i>Solanum radicans</i>	a	C3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Solanaceae	<i>Solanum tripartitum</i>	a	C3	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
Solanaceae	<i>Solanum</i> aff. <i>crebrum</i>	a	C3	2	0	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11
Gramineae	<i>Sporobolus indicus</i>	P	C4	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13
Gramineae	<i>Stipa</i> sp. 1 ( <i>th. pubescente</i> )	P	C3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Gramineae	<i>Stipa ichu</i>	P	C3	17	2	2	0	2	0	19	7	1	0	8	3	0	0	0	0	61
Gramineae	<i>Stipa</i> sp. 2 ( <i>plana</i> )	P	C3	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Gramineae	<i>Stipa riprestres</i>	P	C3	4	0	4	0	8	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	18
Malvaceae	<i>Tarasa</i> sp.	a	C3	4	2	6	1	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	16
Capparidaceae	<i>Cleome</i> sp.	P		1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Zygophyllaceae	<i>Tribulus terrestris</i>	a		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Gramineae	<i>Tripsacum</i> sp.	P	C4	5	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12
Verbenaceae	<i>Verbena scrobiculata</i>	P		0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

espacios bajo arbustos tienden a parecerse más a su correspondiente de lugares abiertos que a cualquier otra comunidad bajo arbustos de otra localidad (Figura 1). Esto es así especialmente en el caso de las zonas más bajas. En cambio, la mayoría de las localidades de zonas más altas presentaron un patrón diferente. La comunidad de Parinolqui I de espacios bajo arbustos se pareció casi tanto a su equivalente de áreas abiertas como a las comunidades de arbustos y suelo abierto de Cascabel. La comunidad de arbustos de Impora estuvo muy cerca de la de arbustos de Parinolqui, y ambas se encontraron muy alejadas de sus correspondientes de zonas abiertas. La separación de las comunidades de hierbas parece estar determinada principalmente por la altitud (Figura 2).

Más especies se encontraron asociadas a arbustos en todas las localidades (Tabla 2). Además, a escala regional también se detectaron más especies bajo arbustos (67 especies bajo

arbustos contra 42 en áreas abiertas). Varias especies parecen ser exclusivas de estos espacios asociados a arbustos (Tabla 2), como *Drymaria* sp., *Chenopodium graveolens*, *Nama dichotoma*, *Solanum tripartitum*, *S. aff. crebrum* (podría tratarse de una especie nueva; S. Beck, com. pers. 2008) y *Stipa rupestris*. Una especie de *Cleome*, que podría ser también una nueva especie o nuevo registro para el país (S. Beck, com. pers. 2008), fue encontrada una sola vez bajo arbustos. Algunas especies destacaron por su abundancia y amplia distribución en ambos microhábitats, principalmente *Allionia incarnata*, *Aristida adscensionis*, *Heterosperma nana* y *Pectis sessiliflora*.

No parecieron existir mayores variaciones en los índices de similitud entre ambos microhábitats cuando estos se compararon en función de la escala espacial (Tabla 3). Si bien el valor de la escala de localidad es un poco inferior al de las escalas mayores, se trata de un promedio de los índices de ocho localidades, algunos de los cuales



**Figura 2.** Ordenación de las 16 comunidades de hierbas mediante un análisis de correspondencias "detrended" (DCA o DECORANA, por sus siglas en inglés). Se empleó la matriz de frecuencias relativas como matriz de datos de la ordenación. Nótese la clara separación de las zonas bajas (Villa Abecia y Cruz Huasa) de las de zonas altas. San Pedro, que tiene una altitud intermedia, se ubica enlazando las zonas altas y las bajas. Abreviaciones: Arb = espacios bajo arbustos; Sue = espacios abiertos. Casc = Cascabel, Par = Parinolqui, Pa\_I = Parinolqui I, Imp = Alto Impora, Tom = Tomayapo, SnPed = San Pedro, Vab = Villa Abecia, Cruz = Cruz Huasa.



**Tabla 3.** Índices de similitud (índice Bray-Curtis = Sorensen cuantitativo) entre zonas bajo arbustos y fuera de arbustos. a) Escala de localidades; b) escala de pisos altitudinales; c) escala regional (todas las localidades consideradas juntas).

a)		b)		c)	
Cascabel	0.531	Tierras bajas	0.775	Región	0.646
Parinolqui	0.232	Tierras altas	0.526		
Parinolqui I	0.531				
Alto Impora	0.365	Media	0.6505		
Tomayapo	0.654				
San Pedro	0.663				
Villa Abecia	0.723				
Cruz Huasa	0.771				
Media	0.559				

son tanto o más altos que los de las escalas de piso altitudinal y regional. Por otro lado, la tasa de recambio de especies bajo arbustos y en lugares abiertos es similar al pasar de una localidad a otra (comparación, para un microhábitat dado, de la composición florística de las diferentes localidades; arbustos = 0,24, abierto: 0.26;  $t$  apareado = 0.815, g.l. 27,  $p = 0.422$ ).

### Discusión

Según lo observado en este estudio, los arbustos pueden crear las condiciones necesarias para la existencia de comunidades herbáceas diferentes de las presentes en áreas de suelo desnudo, al menos en ciertos años. De este modo, los arbustos pueden generar mayor riqueza específica en la prepuna, lo cual los coloca en el papel de ingenieros del ecosistema (*sensu* Jones *et al.* 1997), con todas las implicaciones para la estructura y función de estos ecosistemas y para la conservación de esta región árida, que el término encierra. Debe resaltarse que dos de las especies encontradas en este microhábitat pueden ser nuevas para la ciencia.

La influencia de los arbustos parece ocurrir a través de su efecto sobre la diversidad de

inventario (término análogo al de la diversidad alfa), más que a una mayor diversidad de diferenciación (diversidades beta similares para ambos microhábitats). Esto significa que no existe una tasa de recambio mayor pasando de una localidad a otra en lugares bajo arbustos, sino que existen, por lo general, más especies en los espacios asociados a arbustos a diferentes escalas de observación.

No obstante, en la mitad de las localidades, sobre todo de las zonas bajas, la influencia de los arbustos no fue tan grande como para producir comunidades completamente distintas de las existentes en espacios abiertos. Esto es evidente al ver que las comunidades bajo arbustos de estas localidades se parecen más a las de lugares abiertos de sus respectivas localidades que a las de arbustos de otros lugares (Figura 1). Este patrón es una indicación de una diversidad beta relativamente alta para ambos microhábitats. La influencia de los arbustos podría aumentar si solamente se considerasen las áreas más cercanas a las bases de sus troncos, ya que muchas especies registradas bajo arbustos pero que fueron más abundantes en espacios abiertos se presentaron solamente en la periferia de las copas, donde todavía persisten condiciones de

suelo abierto. Moro *et al.* (1997) encontraron, por ejemplo, diferentes comunidades de hierbas en función de la distancia a la base del arbusto.

El único estudio que abordó el tema de la influencia de los arbustos sobre las hierbas a diferentes escalas (Tewksbury & Lloyd 2001 en el desierto de Sonora, México) encontró, por el contrario, que las comunidades de hierbas bajo arbustos de diferentes localidades tendían a parecerse entre sí más que a las comunidades de microhábitats abiertos de sus respectivas localidades. Esto puede indicar peculiaridades intrínsecas de las dos zonas (la Prepuna y el desierto de Sonora) que las distinguirían o simplemente puede reflejar patrones idiosincrásicos de los años en que se realizaron los muestreos en una u otra región biogeográfica.

Muchas de las especies encontradas bajo las copas de arbustos fueron especies C3. Esto sugiere que la influencia de los arbustos está relacionada con la producción de ambientes sombreados y, por tanto, más méricos. Empero, se pueden invocar otros factores que podrían explicar la distribución de otras especies. La presencia de mayor cantidad de nitrógeno es una de ellas. Valdivia (2005) encontró, en una región semiárida de La Paz (Mecapaca), 10 veces más nitrógeno bajo una especie de *Prosopis* que en espacios abiertos. Algo similar podría acontecer en la Prepuna, que presenta un clima parecido. Además, el género *Cercidium*, uno de los más abundantes entre los arbustos prepuneños, es conocido por su capacidad de fijar nitrógeno (Bryan 1996), el cual debe ser escaso en una región donde gran parte del sustrato es rocoso. Algunas especies de hierbas podrían depender de este nitrógeno. Dos especies de este género fueron destacadas como potenciales especies nodriza (*sensu* Callaway 1995) para especies de cactáceas de la Prepuna (López *et al.* 2007). Tampoco se puede descartar un cierto efecto de retención de semillas por parte de los arbustos cuando aquellas son transportadas por el viento o agua (e.g., Aguiar & Sala 1997). Hay datos de la zona que respaldan dicha aseveración. López (2003), trabajando también en diferentes

localidades prepuneñas, encontró un mayor número de semillas bajo arbustos que en suelo desnudo, aunque estos hallazgos se refieren a un determinado año, el cual podría no reflejar los patrones de otros años. En la ya mencionada localidad de Mecapaca, Butrón (2005) encontró un banco de semillas más abundante y variado bajo arbustos.

*Drymaria* sp., *Heterosperma nana*, *Eragrostis nigricans* y *Portulaca* sp. (las tres primeras principalmente bajo arbustos; *Portulaca*, en espacios abiertos) fueron las especies más abundantes en el banco de semillas de 1999, que fue un año seco (López 2003). De éstas, solamente *Heterosperma nana* (Tabla 2) figura como una de las especies más abundantes de la vegetación en pie (sobre todo bajo arbustos) en el año del presente estudio. Ello puede significar que la composición del banco de semillas difiere de la presente en la vegetación en pie, o que existe gran variabilidad interanual entre ambos componentes, o ambas.

Tampoco podemos descartar cierta influencia de la fauna. Es sabido que ésta también responde a las variaciones temporales de la precipitación (Meserve *et al.* 2003) y la mayor o menor incidencia de granívoros, por ejemplo, podría afectar al banco de semillas del suelo y consiguientemente a la composición de hierbas (p.e. Gutiérrez *et al.* 1997). Empero, no existe información sobre los efectos de la fauna de la región y menos sobre las características del gremio de granívoros, lo que no nos permite ahondar más la discusión. Otro efecto que probablemente incide en la composición florística de la región es el del pastoreo. Este se da principalmente por ganado caprino, aunque en algunos lugares y en años lluviosos, también se presenta ganado mayor (vacas, burros). A fin de evaluar este aspecto, se requerirían estudios que involucraran exclusiones.

El objetivo de este trabajo fue el de documentar patrones de composición específica en las dos fases estructurales de la Prepuna. Se requieren trabajos experimentales más complejos a fin de descifrar qué mecanismos

son los que producen los patrones detectados. Finalmente, los factores históricos de uso del territorio son importantes en determinar las características de diversidad de una región, aunque su influencia debería ser más perceptible en el caso de las especies leñosas, que no fueron el objeto de este estudio.

Diferentes estudios han mostrado que el efecto de los arbustos varía en función de las precipitaciones. Estas son típicamente muy variables entre años en los ambientes desérticos y semidesérticos. La teoría (Bertness & Callaway 1994) indica que el efecto de los arbustos debería ser mayor en años más secos. En este estudio documenté el papel positivo de éstos en un año húmedo, lo que sugiere que tal efecto debería ser más evidente en años secos. Sin embargo, se deberán realizar observaciones durante algunos años para poder extraer conclusiones más definitivas del papel de los arbustos sobre la diversidad de hierbas en términos de una escala temporal. Esta variabilidad interanual podría sin embargo verse atenuada por el elevado número de especies perennes (la mitad del total) que existe en la zona, aunque también es posible que otras especies de hierbas anuales hagan su aparición en otros años (véase, p. e. Gutiérrez *et al.* 1997 o Tielborger & Kadmon 1997). Asimismo, sería informativo realizar comparaciones entre la composición del banco de semillas y la vegetación herbácea en pie.

### Agradecimientos

Sergio Valdivia, Óscar Plata, Nelson Loza y Gonzalo Subieta dieron un importante apoyo en el trabajo de campo.

### Referencias

- Aguiar, M. R. & O. E. Sala. 1997. Seed distribution constrains the dynamics of the Patagonian steppe. *Ecology* 78: 93-100.
- Aguiar, M. R. & O. E. Sala. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 273-277.
- Bertness, M. D. & R. M. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowicz & M. D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- Bryan, J. A., G. P. Berlyn & J. C. Gordon. 1996. Toward a new concept of the evolution of symbiotic nitrogen fixation in the Leguminosae. *Plant and Soil* 186: 151-159.
- Butrón, J. C. 2005. Variación estacional en composición y abundancia del banco de semillas del suelo en dos microhábitats en el valle seco de Mecapaca (La Paz, Bolivia). Tesis de Licenciatura, Carrera de Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 53 p.
- Cabrera, A. L. & A. Willink. 1973. Biogeografía de América latina. Monografías OEA número?, Washington DC.
- Caldwell, M. M., T. E. Dawson & J. H. Richards. 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 113: 151-161.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.
- Callaway, R. M. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer Verlag, Dordrecht. 415 p.
- Cazón, A., M. de Viana & J. C. Gianello. Identificación de un compuesto alelopático de *Baccharis boliviensis* (Asteraceae) y su efecto en la germinación de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae). *Revista de Biología Tropical* 48: 47-51.
- Gutiérrez, J. R., P. L. Meserve, S. Herrera, L. Contreras & F. M. Jaksic. 1997. Effects of small mammals and vertebrate predators on vegetation in the Chilean semiarid zone. *Oecologia* 109: 398-406.
- Hacker, S. D. & S. D. Gaines. 1997. Some implications of direct positive interactions

- for community species diversity. *Ecology* 78: 1990-2003.
- Holzappel, C. & B. Mahall. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. *Ecology* 80: 1747-1761.
- Ibisch P. L., S. G. Beck, B. Gerkmann & A. Carretero. 2003. La diversidad biológica: ecorregiones y ecosistemas. pp. 47-88. En: P.L. Ibisch & G. Mérida. (eds.) Biodiversidad: La Riqueza de Bolivia. Editorial Fundación Amigos de la Naturaleza (FAN), Santa Cruz.
- Jones, C. G., J. H. Lawton & M. Sachak. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.
- López, R.P. 2000. La Prepuna boliviana. *Ecología en Bolivia* 34: 45-70.
- López, R.P. 2003. Soil seed banks in the semi-arid Prepuna of Bolivia. *Plant Ecology* 168: 85-92.
- López, R. P. & T. Ortuño. 2008. La influencia de los arbustos sobre la diversidad y abundancia de plantas herbáceas de la Prepuna a diferentes escalas espaciales. *Ecología Austral* 18: 119-131.
- López, R. P., D. Larrea-Alcázar & M. Macía. 2006. The arid and dry plant formations of South America and their floristic connections: new data, new interpretation? *Darwiniana* 44: 18-31.
- López, R. P., 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.
- Ludwig, J. A. & J. F. Reynolds. 1988. *Statistical ecology*. Wiley, Nueva York. 337 p.
- Meserve, P. L., D. A. Kelt, W. B. Milstead & J. R. Gitiérrez. 2003. Thirteen years of shifting top-down and bottom-up control. *Bioscience* 53: 633-646.
- Montaña, C. 1992. The colonization of bare areas in two-phase mosaics of an arid ecosystem. *Journal of Ecology* 80: 315-327.
- Moro, M. J., F. I. Pugnaire, P. Haase & J. Pigdefábregas. 1997. Effect of the Canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semi-arid environment. *Functional Ecology* 11: 425-431.
- Nobel, P.S. 1984. Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert succulents. *Oecologia* 62: 310-317.
- Pugnaire, F. I., P. Haase, M. Puigdefábregas, M. Cueto, S. C. Clark & L. D. 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.
- Tewksbury, J. T. & J. D. 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.
- Turner, R. M., S. M. Alcorn, G. Olin & J. A. Booth. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127: 95-102.
- Valdivia, S. 2005. Evaluación del efecto nodriza en cactáceas de los valles secos de Mecapaca (La Paz, Bolivia). Tesis de licenciatura en biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 63 p.
- Went, F. W. 1942. The dependence of certain annual plants on shrubs in Southern Californian deserts. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 69: 100-114.
- Zamora, R. P. García-Fayos & L. Gómez-Aparicio. 2004. Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica. Pp. 371-393. En: F. Valladares (ed.), *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.

Artículo recibido en: Noviembre de 2008.

Manejado por: Blanca León.

Aceptado en: Marzo de 2009.