

Efecto nodriza del cojín *Laretia acaulis* (Umbelliferae) en la zona alto-andina de Chile central

Nurse effect of *Laretia acaulis* (Umbelliferae) in the high Andes of central Chile

LOHENGRIN A. CAVIERES¹, ALEJANDRO PEÑALOZA¹,
CLAUDIA PAPIC¹ y MARCIA TAMBUTTI²

¹Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas,
Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción

²Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México, México

RESUMEN

Se ha propuesto que en climas tan estresantes como las zonas árticas y alpinas, pequeñas variaciones microtopográficas que generen condiciones microclimáticas menos rigurosas que su entorno proporcionarían sitios adecuados para el reclutamiento de plántulas. Las plantas en cojín modifican el patrón de velocidad del viento, temperatura y disponibilidad de agua. Estas modificaciones podrían significar que las plantas en cojín actúen como "plantas nodrizas". Este fenómeno sería más evidente conforme las condiciones ambientales sean más estresantes. En este trabajo se caracterizó las condiciones de temperatura y humedad del suelo dentro y fuera de cojines de *Laretia acaulis* que crecen en dos niveles altitudinales (2.700 y 3.200 m s.n.m.) en los Andes de Chile central. En ambos niveles altitudinales, y en áreas equivalentes, se registró el número de especies que crecen dentro y fuera de cojines. El suelo bajo *Laretia acaulis* presenta en verano temperaturas más bajas y mayor contenido de agua en comparación con el suelo desnudo. Un total de 40 especies de plantas se registraron sobre *Laretia acaulis*, no encontrándose diferencias significativas entre el número de especies que crece sobre el cojín o fuera de él, con lo cual se descartaría un efecto nodriza del cojín. Sin embargo, para algunos taxa los cojines actuarían como nodrizas. Este efecto de *L. acaulis* es más evidente a los 2.700 m donde las altas temperaturas de verano y el bajo contenido de agua en el suelo parecen ser factores limitantes en el reclutamiento de plántulas fuera de los cojines.

Palabras clave: efecto nodriza, plantas en cojín, ecología alpina, Andes.

SUMMARY

It has been proposed that in the harsh alpine and arctic climate zones, small microtopographic variations that can generate new, more benign conditions than the surrounding environment could be perceived as safe sites for seedling recruitment. Cushion plants can modify the wind pattern, temperature and water availability. Such modifications imply that cushion plants could act as "nurse-plants" facilitating the recruitment of other species in the community. This effect should be more evident under stressful conditions. We characterized some microclimatic conditions (temperature and water content of soil) inside and outside cushions of *Laretia acaulis* at two altitudes (2 700 and 3 200 m a.s.l.) in the high Andes of central Chile. At both altitudes, and in equivalent areas, number of species were registered inside and outside the cushions. Soil under cushions present cooler temperature conditions and higher water availability than soil outside cushions in summer. A total of 40 plant species were registered growing inside *Laretia acaulis* cushions, but many of them also were registered outside the cushions. There were no differences between the number of plant species growing inside and outside cushions, so the nurse-effect of cushions plant should be rejected. However, for some species, cushions can be considered as nurse-plants. This effect is more evident at 2 700 m (lower level) where high summer temperatures and lower water availability of soil seem to be the limiting factors for plant recruitment.

Key words: nurse-effect, cushion plants, alpine ecology, Andes.

INTRODUCCION

Las "plantas nodriza" son aquellas que facilitan el establecimiento de plántulas de

otras especies bajo o entre su dosel, ya que ofrecen condiciones más favorables para la germinación de semillas y el crecimiento de plántulas en oposición al suelo desnudo

(Franco & Nobel 1988, 1989). Entre estas condiciones se destacan la protección contra herbívoros, la protección contra temperaturas extremas, la acumulación de materia orgánica y la mayor disponibilidad de agua (Franco & Nobel 1988, Aguiar et al. 1992). La presencia de plantas nodriza ha sido documentada principalmente en regiones con climas áridos y semiáridos (Jordan & Nobel 1979, Franco & Nobel 1988, 1989, Pugnaire 1996), aunque recientemente se ha comenzado a explorar este fenómeno en comunidades que se desarrollan en zonas con climas fríos (Greenlee & Callaway 1996).

Los ambientes de alta montaña son altamente estresantes para la sobrevivencia y reproducción de las plantas (Billings & Mooney 1968, Billings 1972, 1974, Bliss 1971, 1985). Las principales características de estos hábitats son las bajas temperaturas del aire y del suelo, los fuertes vientos, la inestabilidad del sustrato, la escasez de nutrientes y la corta duración del período favorable para el crecimiento (Bliss 1985). Este conjunto de condiciones ambientales producen una serie de limitaciones en el proceso reproductivo de las plantas que abarcan aspectos tan variados como trastornos en la producción de flores (Galen & Stanton 1993), disminución en el servicio de polinización (Arroyo et al. 1985) y disminución en la producción de semillas viables (Miller & Cummins 1987).

El establecimiento exitoso de plántulas es un proceso poco común en ambientes de alta montaña (Bliss 1985). Esto se debe a la alta mortalidad de las plántulas producto de las temperaturas congelantes del aire, a la inestabilidad del sustrato y la escasez de nutrientes en el suelo (Chambers et al. 1990). Billings (1972) propuso que en estos ambientes tan estresantes, pequeñas variaciones microtopográficas que generen condiciones microclimáticas menos rigurosas que el entorno, proporcionarían sitios adecuados para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas.

Las plantas en cojín constituyen una de las formas de vida mejor adaptadas a las

condiciones extremas de las zonas de alta montaña (Billings & Mooney 1968, Bliss 1971, Billings 1972, 1974, Armesto et al. 1980, Alliende & Hoffman 1985, Pysek & Lyska 1991). Su baja estatura y su forma compacta permiten a las plantas en cojín la generación de condiciones microclimáticas muy particulares, tanto entre como bajo los cojines, atenuando el efecto de las condiciones ambientales extremas (Körner & DeMoraes 1979, Körner & Cochrane 1982, Gibson & Kirkpatrick 1985, Nobel 1988). Por ejemplo, se han registrado disminuciones de hasta un 99% en la velocidad del viento al interior de plantas en cojín (Hagger & Faggi 1990). Este fenómeno tendría al menos dos consecuencias importantes. Por un lado, permite a los cojines disminuir su pérdida de calor por convección, permitiendo que la temperatura del aire en la superficie del cojín sea mayor que en el ambiente que los rodea (Schulze 1982, Körner & Larcher 1988). Por otro lado, evita el efecto desecante del viento, disminuyendo la evapotranspiración, permitiendo así la mantención de una mayor humedad en su interior (Pysek & Lyska 1991). El efecto combinado de los procesos anteriormente descritos facilitan a su vez la formación de humus (Covarrubias & Contreras 1980, Bliss & Peterson 1992) y el reciclaje de algunos nutrientes (Ruthsatz 1978).

Callaghan & Emanuelsson (1985) y Callaghan (1987), retomando la proposición de Billings (1974), han propuesto que los microambientes que se producen principalmente bajo los individuos adultos ya establecidos, al ofrecer condiciones menos rigurosas que su entorno, actuarían como "nodrizas", facilitando la regeneración. Bertness & Callaway (1994), Greenlee & Callaway (1996) y Brooker & Callaghan (1998) han sugerido además que la presencia de plantas nodriza sería progresivamente más importante conforme las condiciones abióticas se tornen más estresantes.

Si las plantas en cojín, al ofrecer condiciones microclimáticas más favorables para el establecimiento de otras especies, actúan

como "plantas nodrizas", sería esperable que: i) en áreas equivalentes debe existir un mayor número de especies creciendo sobre cojines que fuera de ellos, y ii) cojines que crecen en ambientes más estresantes deberían refugiar, proporcionalmente, un mayor número de especies en comparación a cojines que crecen en ambientes menos estresantes. Dado que en ambientes de montaña la severidad del hábitat aumenta con la altitud (Billings 1972), someteremos a prueba estas hipótesis comparando el número de especies que crecen sobre y fuera de cojines en dos niveles altitudinales en los Andes de Chile central a los 33°S.

SITIO DE ESTUDIO

Este estudio se realizó en los Andes de Chile central, en el sector de La Parva (33°19'S 70°16'W), 70 km al este de Santiago. En este sector, los sitios de estudio se localizaron en una ladera de exposición norte a 2.700 y 3.200 m s.n.m. (niveles I y II respectivamente).

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. Dentro de la zona de clima tipo mediterráneo hacia las altas cumbres de los Andes se desarrolla un clima de alta montaña. Santibáñez y Uribe (1990), basados en datos disponibles para la Región Metropolitana, han clasificado el clima de alta montaña de esta zona como clima templado mediterráneo microtermal subhúmedo. Las precipitaciones ocurren durante los meses de invierno, principalmente en forma de nieve (Rozzi et al. 1989), con estimaciones anuales de 400-900 mm para las altitudes por sobre el límite arbóreo (Arroyo et al. 1982, Santibáñez & Uribe 1990). Infiriendo a partir del aumento de precipitaciones estivales hacia mayores altitudes, di Castri & Hajek (1976) plantean que en la zona cordillerana de Chile central, a pesar de la predominancia de la influencias del clima tipo

mediterráneo, existirían fuertes influencias continentales, las que se acentuarían a medida que se asciende en altitud. A 2.600 m s.n.m. la temperatura media anual bordea los 6° C, mientras que a 3.150 m s.n.m. la temperatura media anual sólo bordea los 3° C (Cavieres & Arroyo 1998). Durante los meses de verano, las temperaturas medias bordean los 10 °C a 2.600 m y los 7 °C a 3.150 m (op. cit.).

Vegetacionalmente, el nivel I (2.700 m) corresponde al límite altitudinal superior del matorral subandino, caracterizado por la dominancia de arbustos achaparrados como *Chuquiraga oppositifolia*, *Berberis empetrifolia*, *Nardophyllum lanatum*, y la presencia de especies anuales como *Chaetanthera* spp. (Arroyo et al. 1981, Cavieres et al. 1998). El nivel II (3.200 m) corresponde al límite superior del piso andino inferior, dominado por plantas en cojín como *Laretia acaulis* y *Azorella monantha* (Arroyo et al. 1981, Cavieres et al. 1998). La especie utilizada para poner a prueba las hipótesis corresponde al cojín *Laretia acaulis* (Cav.) Gill. et Hook. (Umbelliferae), una especie dioica, que forma densas rosetas de variados tamaños (Armesto et al. 1980, Alliende & Hoffmann 1983), y que florece entre enero y febrero (Arroyo et al. 1981).

METODOLOGIA

Con el propósito de caracterizar el microclima en los cojines de *Laretia acaulis*, en cada nivel altitudinal se realizaron las siguientes actividades:

Temperatura dentro y fuera de cojines:

En ocho cojines de distintos tamaños escogidos totalmente al azar y en el suelo desnudo adyacente a cada cojín se registró la temperatura a diferentes niveles (-10, -5, 0, 5, 15 y 30 cm desde el nivel del suelo). Dentro y fuera de cada cojín los registros de temperatura se realizaron en forma simultánea con termopares de cobre-constan-

tan conectados a un termómetro digital (Delta T-500). Las mediciones realizadas en el nivel I se realizaron a partir del mediodía del 14 de enero de 1994, mientras que las mediciones en el nivel II se realizaron a partir del medio día del 15 de enero de 1994. Ambos días fueron representativos de las condiciones ambientales de los meses de verano.

Los datos de temperaturas fueron analizados con un Análisis de Varianza (ANDEVA) trifactorial, donde los factores considerados fueron: i) nivel altitudinal (2 niveles), ii) dentro o fuera del cojín (2 niveles) y iii) distancia desde el suelo (6 niveles).

Contenido hídrico del suelo (%):

En 10 cojines elegidos al azar se tomaron muestras de suelo entre 0-10 cm de profundidad. Un procedimiento similar se efectuó en el suelo desnudo. Las muestras de suelo fueron colocadas en bolsas plásticas con el propósito de evitar la pérdida de agua. En el laboratorio se determinó el peso húmedo (PH) de las muestras de suelo, las que posteriormente fueron secadas en una estufa a 50° C por 48 hr., alcanzándose peso constante. Finalmente se les determinó el peso seco (PS) y calculó el porcentaje de agua de las muestras según la siguiente ecuación:

$$\% \text{ Agua en el suelo} = (\text{PH} - \text{PS}) / \text{PS} * 100$$

Los datos de humedad del suelo, previa normalización de los porcentajes con la función arcoseno, se analizaron con un Análisis de Varianza (ANDEVA) bifactorial donde los factores considerados fueron nivel altitudinal y la condición bajo o fuera de cojín.

En cada uno de los niveles altitudinales (nivel I y nivel II) se registró el número de especies presentes dentro y fuera de *Laretia acaulis*. En forma completamente al azar se seleccionaron 105 cojines. Sobre cada cojín seleccionado se dispuso un aro metálico de diámetro conocido de tamaño similar al cojín, donde se registraron las especies presentes dentro del área demarcada por el aro.

Posteriormente, el aro metálico se ubicaba al azar sobre el suelo fuera del cojín, registrándose las especies encontradas dentro del aro. El número de especies encontrado dentro y fuera de los cojines fue estandarizado por el área del aro utilizado, realizándose un ANDEVA bifactorial con los niveles altitudinales y la posición dentro o fuera del cojín como los factores.

RESULTADOS

En ambos niveles altitudinales es posible apreciar una tendencia al aumento de la temperatura a medida que se está más cerca de la superficie del suelo (Fig. 1), alcanzando un máximo al nivel del suelo, para luego descender a medida que nos alejamos de este. Esta última disminución es más marcada a 3.200 m, lo que indica una mayor diferencia entre la temperatura a nivel del suelo y la del aire a 30 cm de altura que a 2.700 m.

De acuerdo al Análisis de Varianza a las distintas profundidades analizadas, y tanto dentro como fuera de los cojines, no existen diferencias significativas entre los niveles I y II ($F_{1,168} = 0,06$; n.s.). Por el contrario tanto para la condición dentro o fuera del cojín ($F_{1,168} = 206,36$ $p < 0,001$), así como la distancia desde el suelo a que se registró la temperatura ($F_{1,168} = 123,82$, $p < 0,001$) presentan efectos significativos.

En ambos niveles altitudinales, el promedio de la temperatura medida a 5, 15 y 30 cm sobre el nivel del suelo es similar sobre y fuera de los cojines (Fig. 1). A su vez, en ambos niveles altitudinales, el promedio de la temperatura medida en la superficie del suelo es mayor que la temperatura de la superficie del cojín, siendo esta diferencia mayor en el nivel I (Fig. 1). En promedio la temperatura del suelo del nivel II es de casi 35° C, mientras que la temperatura sobre los cojines es de sólo 22° C; en el nivel I la temperatura promedio del suelo es de 32° C y de 25° C sobre los cojines.

El análisis gravimétrico muestra diferencias significativas en el contenido hídrico

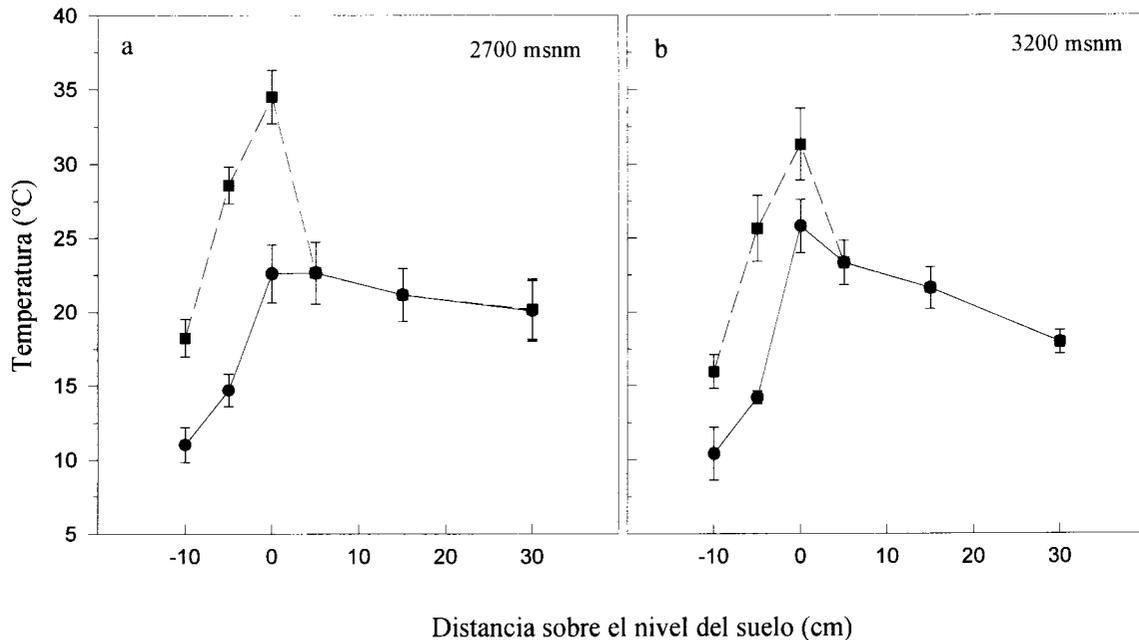


Fig. 1: Perfiles de temperaturas medidas dentro (línea continua y círculos) y fuera (línea punteada y cuadrados) de cojines de *Laretia acaulis* a 2.700 m de altitud (a) y 3.200 m de altitud (b)

Temperature profiles measured inside (solid line and circles) and outside (dashed line and squares) *Laretia acaulis* cushions at 2.700 m (a) and 3.200 m (b) of altitude.

del suelo bajo y fuera los cojines en los dos niveles estudiados (Fig. 2). En ambos niveles se observó un mayor contenido hídrico en el suelo bajo los cojines. Tanto en el nivel I como en el nivel II el contenido de agua del suelo bajo los cojines es alrededor del 12%, significativamente mayor que el suelo fuera de los cojines. El suelo fuera de los cojines del nivel I sólo contiene un 0,9% de agua, mientras que en el nivel II el contenido hídrico del suelo es significativamente mayor con 5,6% (Fig. 2). Las diferencias en los contenidos de agua de los suelos bajo los cojines y fuera es mayor en el nivel I (11,1%) que en el nivel II (6,4%).

Se registraron un total de 40 especies de plantas que crecen dentro y fuera de los cojines de *Laretia acaulis*. En el nivel I se registraron 31 especies que crecen sobre los cojines y 27 fuera de ellos. En el nivel II se registraron 21 especies que crecen sobre los cojines y 24 fuera de ellos.

De acuerdo al Análisis de Varianza, sólo el nivel altitudinal tiene efectos significativos ($F_{1,416} = 14.606$, $p < 0,001$), siendo el

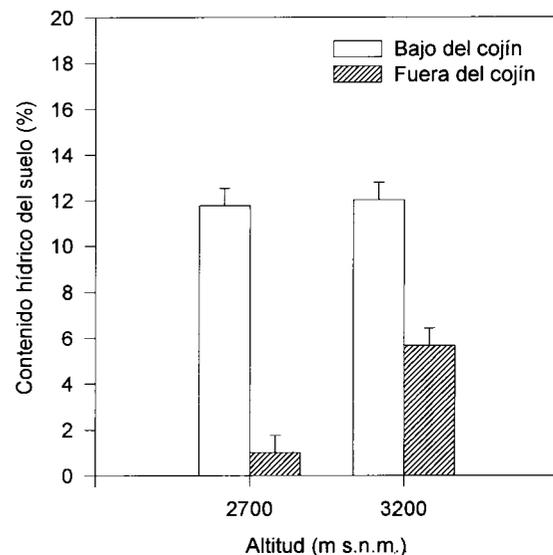


Fig. 2: Porcentaje de contenido de agua en suelos colectados bajo y fuera de cojines de *Laretia acaulis* a 2.700 m de altitud (Nivel I) y 3.200 m de altitud (Nivel II).

Water content percentage of soils collected under and outside *Laretia acaulis* cushions at 2700 m (Level I) and 3200 m (Level II) of altitude.

número de especies tanto dentro como fuera de los cojines menor en el nivel II que en el

nivel I. En el nivel I, el número promedio de especies que crece sobre y fuera de los cojines es de 21,5 y 21 especies/m², respectivamente. En el nivel II, el número promedio de especies que crece sobre y fuera de los cojines es de 11,6 y 16,5 especies/m², respectivamente. La diferencia entre los niveles altitudinales en el promedio de especies/m² es mayor cuando las especies están dentro del cojín (9,9 especies/m²) que cuando están fuera (4,5 especies/m²). Por otro lado, a pesar de una tendencia a un menor número de especies tanto dentro como fuera de los cojines en el nivel de mayor altitud, según un test a posteriori (Tukey HSD), sólo existen diferencias significativas entre ambos niveles altitudinales en el número de especies que se encuentran dentro de los cojines. Estos resultados sugieren que proporcionalmente hay más especies sobre cojines en el nivel I que en el nivel II.

Con el propósito de determinar si alguna de las especies se distribuye preferentemente dentro o fuera de los cojines, se realizó una prueba de proporciones para detectar diferencias significativas entre la frecuencia con que una especie es encontrada dentro de los cojines y la frecuencia con que es encontrada fuera de estos. En este caso se supuso que si las especies se distribuyen aleatoriamente en los dos ambientes en cuestión, deberían encontrarse con la misma frecuencia tanto dentro como fuera de los cojines. Este procedimiento además supone que ambos ambientes (cojín y suelo desnudo) se encuentran en igual proporción para las plantas. De acuerdo a análisis de cobertura de la vegetación estimada con transectos lineales de 50 m de longitud, encontramos que en el nivel I la cobertura absoluta de cojines de *Laretia acaulis* es del 35%, mientras que el suelo desnudo representa el 41%; en el nivel II, la cobertura de cojines es del 50%, mientras que el suelo desnudo representa un 43%.

En el nivel I, doce especies presentaron diferencias significativas en las frecuencias con que son encontradas en los dos ambientes analizados. Siete de ellas (58,3%) (*Bro-*

mus catharticus, *Cerastium arvense*, *Euphorbia collina*, *Poa* sp., *Polygala salassiana*, *Senecio francisci* y *Taraxacum officinale*) se encontraron significativamente con mayor frecuencia sobre plantas en cojín, mientras que las otras cinco (*Oxalis geminata*, *Berberis empetrifolia*, *Perezia carthamoides*, *Chaetanthera pusilla* y *Ch. euphrasioides*) se encontraron significativamente con más frecuencia en el suelo fuera de los cojines (Tabla 1).

En el nivel II, ocho especies presentaron diferencias significativas, tres de las cuales (37,5%) (*Carex* sp., *Taraxacum officinale* y *Thlaspi magellanicum*) se encontraron con mayor frecuencia dentro del cojín, y las otras cinco especies (*Quinchamalium parviflorum*, *Pozoa coriacea*, *Viola atropurpurea*, *Chaetanthera pusilla* y *Ch. euphrasioides*) con más frecuencia fuera (Tabla 1).

DISCUSION

Varios autores (Griggs 1965, Alliende & Hofmann 1985, Lough et al. 1987, Filion & Payette 1989, Pysek & Lyska 1991, Moen 1993) han documentado la presencia de distintas especies de plantas vasculares que crecen sobre cojines en diferentes regiones de clima frío en el mundo. De acuerdo a nuestros resultados, un total de 40 especies de plantas crecen sobre cojines de *Laretia acaulis*, de las cuales 31 crecen sobre cojines a los 2.700 m s.n.m. y 21 sobre cojines a los 3.200 m s.n.m. En un estudio similar, Alliende & Hoffmann (1985) documentan la presencia de 42 especies creciendo sobre cojines de *L. acaulis*, de las cuales 19 se encontraron a 2.350 m s.n.m., 30 a los 2.800 m s.n.m. y 19 a los 3.000 m s.n.m., resultados que concuerdan con los documentados en este estudio.

Considerando que en ambos niveles altitudinales no se registran diferencias significativas entre el número de especies que crecen sobre y fuera de cojines, y que en el nivel II contrariamente a lo esperado proporcionalmente hubo más especies que cre-

TABLA I

Frecuencia con que se encuentran especies herbáceas andinas en dos microhábitats diferentes, a dos niveles altitudinales. DENTRO significa que la especie se encuentra creciendo sobre el cojín y FUERA significa que la especie se encuentra sobre el suelo desnudo. Z es el valor de la prueba de igualdad de proporciones, el valor crítico es $Z = 1,96$ ($\alpha = 0,05$). El esfuerzo de muestreo fue igual en los dos microhábitats y en ambos niveles altitudinales ($n = 120$).

Frequency at which herbaceous species were found in two different microhabitats at two altitudes. INSIDE means that species were found growing inside cushions. OUTSIDE means that species were growing on soil outside the cushions. Z is the value for the equality between two proportions, critical value of $Z = 1,96$ ($\alpha = 0,05$). The sampling effort was equivalent for the two microhabitats at the two altitudinal levels ($n = 120$).

I NIVEL 2700 m.s.n.m.

ESPECIE	DENTRO	FUERA	Z
<i>Acaena pinnatifida</i>	3	2	0,45
<i>Adesmia exilis</i>	4	5	-0,33
<i>Barneoudia major</i>	1	4	-1,33
<i>Berberis empetrifolia</i>	1	8	-2,30 *
<i>Bromus catharticus</i>	32	7	+ 4,23 *
<i>Calceolaria arachnoidea</i>	1	0	1,00
<i>Cerastium arvense</i>	28	13	+ 2,42 *
<i>Chaetantera euphrasioides</i>	2	62	- -6,71 *
<i>Chaetantera pusilla</i>	1	8	- -2,78 *
<i>Chuquiraga oppositifolia</i>	14	20	-1,02
<i>Ephedra andina</i>	0	1	-1,00
<i>Euphorbia collina</i>	26	10	+ 2,76 *
<i>Galium aparine</i>	2	1	0,58
<i>Haplopappus anthylloides</i>	9	5	1,08
<i>Hippeastrum andicola</i>	13	11	0,41
<i>Hordeum comosum</i>	33	26	0,92
<i>Microsteris gracilis</i>	5	8	-0,83
<i>Nassauvia heterophylla</i>	33	43	-1,12
<i>Oxalis geminata</i>	5	14	- -2,03 *
<i>Perezia carthamoides</i>	6	19	- -2,53 *
<i>Poa sp.</i>	51	32	+ 2,17 *
<i>Polygala salasiana</i>	4	0	+ 2,02 *
<i>Quinchamalium parviflorum</i>	31	21	1,42
<i>Sanicula graveolens</i>	1	2	-0,58
<i>Senecio francisci</i>	42	22	+ 2,61 *
<i>Senecio pentaphyllus</i>	6	2	1,43
<i>Sisymbrium philippiana</i>	1	0	1,00
<i>Sisyrinchium arenarium</i>	1	0	1,00
<i>Taraxacum officinale</i>	12	4	+ 2,03 *
<i>Thlaspi magellanicum</i>	2	0	1,42
<i>Tristagma bivalve</i>	8	11	-0,68
<i>Tristagma nivale</i>	7	14	-1,51

NIVEL II 3200 m.s.n.m.

<i>Acaena caespitosa</i>	1	0	1,00
<i>Acaena pinnatifida</i>	1	0	1,00
<i>Adesmia arachnoidea</i>	0	1	-1,00
<i>Adesmia exilis</i>	0	1	-1,00
<i>Barneoudia major</i>	12	14	-0,39
<i>Bromus catharticus</i>	1	0	1,00
<i>Calandrinia dianthoides</i>	25	17	1,26
<i>Carex sp.</i>	16	2	+ 3,40 *
<i>Cuscuta sp.</i>	2	0	1,42
<i>Chaetantera euphrasioides</i>	0	56	- -6,74 *
<i>Chaetantera pusilla</i>	0	23	- -4,58 *
<i>Erigeron myosotis</i>	15	9	1,24
<i>Haplopappus anthylloides</i>	2	1	0,58
<i>Hippeastrum andicola</i>	0	1	-1,00
<i>Hordeum comosum</i>	3	0	1,74
<i>Nassauvia axillaris</i>	3	8	-1,49
<i>Nastanthus spathulatus</i>	10	5	1,30
<i>Oxalis geminata</i>	1	0	1,00
<i>Perezia carthamoides</i>	0	1	-1,00
<i>Poa sp.</i>	67	52	1,42
<i>Polygala salasiana</i>	0	1	-1,00
<i>Pozoa cortacea</i>	1	8	- -2,30 *
<i>Quinchamalium parviflorum</i>	2	11	- -2,45 *
<i>Sanicula graveolens</i>	0	1	-1,00
<i>Senecio francisci</i>	7	7	0,00
<i>Senecio pentaphyllus</i>	5	1	1,65
<i>Taraxacum officinale</i>	11	3	+ 2,17 *
<i>Thlaspi magellanicum</i>	7	1	+ 2,15 *
<i>Tristagma bivalve</i>	0	1	-1,00
<i>Viola atropurpurea</i>	1	25	- -4,49 *

* = Diferencia significativa $p < 0,05$

+ = Especie que frecuentemente se encuentra sobre el cojín

- = Especie que frecuentemente se encuentra fuera del cojín

cían fuera de los cojines que dentro, sugieren que no existe "efecto nodriza" de *Laretia acaulis* y la hipótesis de que a mayor altitud los cojines serían invadidos por una mayor cantidad de especies, debería ser rechazada. Alliende & Hoffmann (1985) también descartaron un probable efecto nodriza de *Laretia acaulis* debido a que, por un lado, las especies herbáceas que crecen sobre los cojines también se encontraban sobre el suelo desnudo que rodeaba los cojines, y por otro, la cobertura de las plantas que crecían sobre *L. acaulis* era menor que la cobertura de plantas que crecían fuera de los cojines.

Al comparar la cobertura de las especies que crecen en el suelo y sobre los cojines de *Laretia acaulis* (Alliende & Hoffmann 1985), así como el número total de especies que crece en ambas situaciones, no es posible inferir "efecto nodriza", sino más bien una interferencia negativa por parte de los cojines, especialmente a 3.200 m de altitud, donde las especie se encuentran en mayor proporción creciendo fuera de los cojines.

Sin embargo, de acuerdo a la prueba de proporciones, algunas especies "reconocerían" como distintos los sustratos cojín-suelo, presentándose frecuentemente más en uno que en otro (Tabla 1). Este fenómeno también fue mostrado por Alliende & Hoffmann (1985) con dos especies (*Polygala salasiana* y *Thlaspi magellanicum*), que al igual que en este estudio, se encontraron casi exclusivamente sobre cojines de *Laretia acaulis*.

El hecho de que existan especies que se encuentren con mayor frecuencia creciendo sobre los cojines que fuera de ellos, sugieren de que el efecto nodriza no puede ser descartado completamente. En este sentido podría postularse que el efecto nodriza de los cojines de *Laretia acaulis* sería especie dependiente es decir, los cojines actuarían como nodrizas para aquellas especies que crecen con mayor frecuencia sobre los cojines que fuera de ellos.

El fenómeno de reconocer el sustrato cojín como diferente del suelo desnudo es

más evidente en el nivel I que en el nivel II (Tabla 1), en consecuencia, contrariamente a lo planteado originalmente, el efecto nodriza sería más evidente en el nivel I que en el nivel II.

La zona de los Andes mediterráneos se caracteriza por altas temperaturas y escasas o nulas precipitaciones durante el verano (di Castri & Hajek 1976), especialmente en las altitudes menores. La prolongada sequía estival, de hasta 6-7 meses, que afecta a la zona de los Andes mediterráneos provoca un fuerte estrés hídrico en plantas de zonas más bajas en altitud (Mooney & Dunn 1979). De acuerdo a los registros de temperatura realizados se observa que durante el verano, en el nivel I (2.700 m), las temperaturas del suelo pueden incluso sobrepasar los 40°C. Estas altas temperaturas podrían generar una alta tasa evaporativa tanto del suelo como de la planta misma, lo cual aumentaría la demanda hídrica de las plantas afectando negativamente aquellas plantas que no tienen una adecuada disponibilidad de agua. Por otro lado, el contenido de agua del suelo es varias veces menor en los sitios abiertos comparado con el suelo bajo los cojines, especialmente en el nivel I. Gold & Bliss (1995) han mostrado que entre años la humedad del suelo bajo los cojines permanece relativamente constante, aun cuando existan fuertes variaciones interanuales en las precipitaciones. Este resultado es altamente relevante para zonas con altas fluctuaciones interanuales en la cantidad de precipitaciones como ocurre en los Andes de la zona mediterránea de Chile central.

La combinación de altas temperaturas y menor disponibilidad de agua generarían un alto estrés hídrico para muchas de las plantas que crecen fuera de los cojines; este fuerte estrés hídrico sería especialmente evidente hacia fines del verano, donde la disponibilidad de agua del suelo es mínima (Körner & Larcher 1988).

Según Chambers et al. (1990), en las zonas de alta montaña los micrositos con buena disponibilidad de agua y con condiciones de temperatura más favorables que

su entorno facilitarían el establecimiento de plántulas. El hecho de que el suelo que está bajo los cojines en comparación al suelo desnudo contenga más cantidad de agua disponible para las plantas, que las temperaturas sean más moderadas y que contenga mayor cantidad de materia orgánica y nutrientes (Contreras 1980, Covarrubias & Contreras 1980), sugieren que los cojines facilitan el establecimiento de plántulas de algunas especies actuando como nodrizas al menos para esas especies. Lo anterior sería especialmente evidente en el nivel I, donde las diferencias microclimáticas entre suelo y cojín son más marcadas, sugiriendo que la sequía del suelo sería un factor determinante en el comportamiento de nodriza de los cojines de *Laretia acaulis*.

Llama la atención que, dada la magnitud de las diferencias microclimáticas y edáficas entre los cojines y el suelo desnudo del nivel I, sólo en un 20% del total de especies crecen preferentemente sobre los cojines. Las rosetas de *Laretia acaulis* son altamente compactas, por lo cual podría limitar el crecimiento de las raíces de algunas especies que requieren condiciones para un rápido crecimiento como es el caso de las especies anuales (*Chaetanthera pusilla* y *Ch. euphrasioides*) y especies que requieren grandes espacios libres como es el caso de las especies leñosas (*Berberis empetrifolia* y *Ephedra andina*). En consecuencia, a pesar de que el cojín establece interacciones positivas con algunas especies, para otras se establecen interacciones más bien negativas.

Actualmente existe un debate en torno al signo de las interacciones entre especies en ambientes extremos como son las zonas de alta montaña (e.g., Greenlee & Callaway 1996, Theodose & Bowman 1997). Bertness & Callaway (1994) y Greenlee & Callaway (1996) sugieren que las interacciones positivas serían las principales interacciones interespecíficas que se establecerían en hábitats donde las condiciones climáticas son muy extremas, desestimando la existencia de interacciones negativas,

como competencia, en tales ambientes. Incluso, Brooker & Callaghan (1998) recientemente han publicado un modelo en el cual se predice un aumento en la importancia de las interacciones positivas en la estructuración de las comunidades a medida que el ambiente se torna más estresante. Por su parte, Theodose & Bowman (1997) en forma experimental demuestran que efectivamente ocurren interacciones competitivas en ambientes de alta montaña, y que estas pueden ser muy importantes en estructurar la presencia de algunas especies dentro de una comunidad determinada. En el caso de comunidades de plantas andinas dominadas por *Laretia acaulis* se estarían estableciendo tanto interacciones negativas como positivas entre las plantas en cojín y el resto de las especies, dependiendo de estas últimas el signo de la interacción.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Juan Armesto por sus valiosos comentarios en las etapas preliminares de este artículo y al Dr. Rodrigo Medel por su asesoramiento estadístico. La publicación de este trabajo se financió por el proyecto Fondecyt 2950072. L.A. Cavieres agradece financiamiento de sus estudios de doctorado a un grant de la Fundación A.W. Mellon y el apoyo en las etapas finales de corrección del manuscrito a la Cátedra Presidencial en Ciencias a Mary TK Arroyo.

LITERATURA CITADA

- AGUIAR MR, A SORIANO & OE SALA (1992) Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonia steppe. *Functional Ecology* 6:66-70.
- ALLIENDE MC & AJ HOFFMANN (1983) *Laretia acaulis*, a cushion plant of the Andes, ethnobotanical aspects and the impact of its harvesting. *Mountain Research and Development* 3:45-51.
- ALLIENDE MC & AJ HOFFMANN (1985) Plants intruding *Laretia acaulis* (Umbelliferae), a high andean cushion plant. *Vegetatio* 60:151-156.
- ANCIBOR E (1980) Estudio anatómico de la vegetación de la Puna de Jujuy. II. Anatomía de las plantas en

- cojín. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 19:157-202.
- ARMESTO JJ, MTK ARROYO & C VILLAGRAN (1980) Altitudinal distribution, cover and size structure of umbelliferous cushion plants in the high Andes of Central Chile. *Acta Oecologica, Oecologia Generalis*, 1:327-332.
- ARROYO MTK, JJ ARMESTO & C VILLAGRAN (1981) Plant phenological patterns in the high Andes of Central Chile. *Journal of Ecology* 69:205-233.
- ARROYO MTK, JJ ARMESTO & R PRIMACK (1985) Community studies in pollination ecology in the high temperate andes of central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics & Evolution* 149:187-203.
- BERTNESS MD & R CALLAWAY (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9:191-193.
- BILLINGS WD (1974) Arctic and alpine vegetation: plants adaptations to cold summer climates. En: Ives JD & RG Barry (eds) *Arctic and Alpine Environments*: 403-443. Methuen, London.
- BILLINGS WD (1974) Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic and Alpine Research* 6:129-142.
- BILLINGS WD & H MOONEY (1968) The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Review* 43:481-520.
- BLISS LC (1971) Arctic and alpine plant life cycle. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:405-438.
- BLISS LC (1985) Alpine. En: Billings WD & HA Mooney (eds) *Physiological Ecology of North American Plant Terrestrial Communities*: 41-65, Chapman & Hall, New York.
- BROOKER RW & TV CALLAGHAN (1998) The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81:196-207.
- CALLAGHAN TV (1987) Plant population processes in arctic and boreal regions. En: M Sonesson (ed) *Research in Arctic Life and Earth Sciences: Present Knowledge and Future Perspectives*. *Ecological Bulletins* 38:58-68.
- CALLAGHAN TV & U EMANUELSSON (1985) Population structure and processes of tundra plants and vegetation. En: J White (ed) *The Population Structure of Vegetation*: 399-439. Dordrecht, Junk.
- CAVIERES LA & MTK ARROYO (1998) High mountain climate in central Chile: lapse-rate and continentality in the Río Molina valley (33°S) Arctic and Alpine Research (en revisión).
- CAVIERES LA, MTK ARROYO & A PEÑALOZA (1998) Vegetation belts in the high Andes of central Chile (33°S): distribution along an altitudinal transect on a south-facing slope. *Journal of Vegetation Science* (en revisión).
- CHAMBERS JC, JA MACMAHON & RW BROWN (1990) Alpine seedling establishment: the influence of disturbance type. *Ecology* 71:1323-1341.
- CONTRERAS C (1980) Dinámica de la comunidad de microartrópodos en un ambiente confinado: plantas en cojín, La Parva, Farellones. Tesis Médico Veterinario, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad de Chile, Santiago. xii + 98 pp.
- COVARRUBIAS R & C CONTRERAS (1980) Fenología de microartrópodos asociados a *Laretia acaulis*. *Archivos de Biología y Medicina Experimental (Chile)* 13:58.
- DI CASTRI F & E HAJEK (1976) *Bioclimatología de Chile*. Ediciones de la Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- FILION L & S PAYETTE (1989) Subarctic lichen polygons and soil development along a colonization gradient on eolian sands. *Arctic and Alpine Research* 21:175-184.
- FRANCO AC & PS NOBEL (1988) Interaction between seedlings of *Agave desertii* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology* 69:1731-1740.
- FRANCO AC & PS NOBEL (1989) Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77:870-886.
- GALEN C & ML STANTON (1993) Short-term responses of alpine buttercups to experimental manipulations of growing season length. *Ecology* 74:1052-1058.
- GIBSON N & JB KIRKPATRICK (1985) A comparison of the cushion plant communities of New Zealand and Tasmania. *New Zealand Journal of Botany* 23:549-566.
- GREENLEE JT & R CALLAWAY (1996) Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. *American Naturalist* 148:386-396.
- GRIGGS RF (1956) Competition and succession on a Rocky Mountain boulderfield. *Ecology* 37:8-20.
- GOLD WG & LC BLISS (1995) Water limitations and plant community development in a polar desert. *Ecology* 76:1558-1568.
- HAGER J & AM FAGGI (1990) Observaciones sobre distribución y microclima de cojines enanos de la isla de Creta y del noroeste de la Patagonia. *Parodiana* 6:109-127.
- JORDAN PW & PS NOBEL (1979) Infrequent establishment of seedling of *Agave desertii* (Agavaceae) in the northwestern Sonoran Desert. *American Journal of Botany* 66:1079-1084.
- KÖRNER CH & JAPV DEMORAES (1979) Water potential and diffusion resistance in alpine cushion plants on clear summer days. *Oecologia Plantarum* 14:109-120.
- KÖRNER CH & P COCHRANE (1983) Influence of plant physiognomy on leaf temperature on clear midsummer days in the Snowy Mountains, south-eastern Australia. *Acta Oecologia, Oecologia Plantarum* 4:117-124.
- KÖRNER CH & W LARCHER (1988) Plant life in cold climates. En: Long SF & FI Woodward (eds) *Plants and Temperature*: 25-57. Cambridge University Press, Cambridge.
- LOUGH TJ, JB WILSON, AF MARK & AC EVANS (1987) Succession in a New Zealand alpine cushion community: a markovian model. *Vegetatio* 71:129-138.
- MILLER GR & RP CUMMINS (1987) Role of buried viable seeds in the recolonization of disturbed ground by heather (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) in the cairngorm mountains, Scotland, U.K. *Arctic and Alpine Research* 19(4):396-401.
- MOEN J (1993) Positive versus negative interactions in a high alpine block field: germination of *Oxyria digyna* seeds in a *Ranunculus glacialis* community. *Arctic and Alpine Research* 25:201-206.
- MOONEY H & E DUNN (1979) Photosynthetic systems of mediterranean climate shrubs and trees of California and Chile. *American Naturalist* 104:447-453.
- NOBEL P (1988) Principles underlying the prediction of temperature in plants, with special reference to desert succulents. En: Long SF & FI Woodward (eds) *Plants and Temperature*: 1-23. Cambridge University Press, Cambridge.
- PUGNAIRE FI, P HAASE & J PUIGDEFABREGAS (1996) Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77:1420-1426.
- PYSEK P & J LYSKA (1991) Colonization of *Sibbaldia tetrandra* cushions on alpine scree in the Palmiro-Alai mountains, Central Asia. *Arctic and Alpine Research* 23: 263-272.

- RUTHSATZ B (1978) Las plantas en cojín de los semidesiertos andinos del noroeste argentino. *Darwiniana* 21:492-539.
- ROZZI R, JD MOLINA & P MIRANDA (1989) Microclima y períodos de floración en laderas de exposición ecuatorial y polar en los Andes de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 62:75-84.
- SANTIBAÑEZ F & JM URIBE (1990) Atlas Agroclimático de Chile. Regiones V y Metropolitana. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales.
- SCHULZE ED (1982) Plant life forms and their carbon, water and nutrition relations. En: Lange OL, PS Nobel, CB Osmond & H Ziegler (eds) *Physiological Plant Ecology II. Encyclopedia of Plant Physiology* vol. 12B: 615-676. Springer-Verlag, Berlin.
- THEODOSE TA & WD BOWMAN (1997) The influence of interspecific competition on the distribution of an alpine graminoid: evidence for the importance of plant competition in an extreme environment. *Oikos* 79:101-114.
- WALKER, LR & ST CHAPIN III (1986) Physiological control over seedling growth in primary succession on an alaskan floodplain. *Ecology* 67:1508-1523.