

Interferencia y coexistencia de dos especies arbustivas en el semidesierto altoandino del norte de Chile

Interference and coexistence of two shrub species in the high Andean semidesert of northern Chile

JUAN J. ARMESTO y CAROLINA VILLAGRAN

Laboratorio de Sistemática y Ecología Vegetal, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile

The statistical significances of the relationships between the distance from an individual to its nearest-neighbor and the sum of their volumes were examined as an evidence for the existence of intra and interspecific interference; at the root system level, in high Andean populations of the shrubs *Fabiana densa* and *Baccharis boliviensis*, in northern Chile (19° and 22°20'S). Significant correlations were found for high population densities (ca. 1 indiv. x m² in *B. boliviensis*, and 0,35-0,54 indiv. x m² in *F. densa*) of both species, but the relationships were insignificant for low densities ($\leq 0,2$ indiv. x m² in *F. densa* and $\leq 0,84$ indiv. x m² in *B. boliviensis*). This result suggests that populations could be regulated in a density-dependent fashion, above a certain threshold density which is different for each species. In *F. densa*, intraspecific interference was expressed at lower densities. This species had the greatest mean cover per individual, and hence, a presumably more extended root system.

Interspecific interactions were insignificant for all plots examined, despite the fact that densities were as high as those that resulted in significant intraspecific interference. Mean distances between interspecific pairs of individuals were shorter than distances between intraspecific pairs. This evidence supports the hypothesis that *F. densa* and *B. boliviensis* avoid interspecific interference through some mechanism of differential resource use. This mechanism could be related to the fact that *B. boliviensis*' root systems tend to be shallow, while those of *F. densa* are pivotal. Whatever the mechanism, coexistence seems to be assured for these two dominant shrub species in high Andean semideserts.

En las regiones semiáridas del mundo, donde los arbustos son fisionómicamente dominantes, los individuos de una población exhiben distribuciones espaciales aparentemente uniformes, dejando amplios espacios abiertos, sólo con cobertura herbácea, entre arbustos (1, 4). Este patrón de organización espacial ha sido tradicionalmente considerado como el producto de la interferencia* entre individuos, a nivel radical, por el agua del suelo, que constituye el recurso limitante más probable en estas comunidades (2, 5).

En concordancia con estas observaciones se pensó que el estudio de las distribuciones espaciales de las plantas en zonas

áridas podría ser usado para documentar la existencia de interferencia dentro de las poblaciones. Sin embargo, la hipótesis, según la cual la interferencia intra-específica daría como resultado distribuciones uniformes de individuos en el terreno (5), ha sido cuestionada por varios autores (e.g., 1, 6, 7) debido a que está basada en suposiciones que no son válidas en la mayoría de los sistemas naturales. Algunas de estas suposiciones son coetaneidad de la población, homogeneidad genética de los individuos, homogeneidad de habitat, etc. (7).

Un método alternativo para el estudio y análisis de la interferencia entre plantas fue propuesto por Pielou (8). Esta autora propuso que donde existe interferencia a nivel radical, ésta será mayor entre individuos cercanos, que entre individuos espacialmente aislados. Este razonamiento permite predecir que la distancia medida entre un

* Se prefirió utilizar en este trabajo la palabra "interferencia" (ver 10) en lugar de "competencia", debido a los diversos significados, no siempre explícitos, involucrados por esta última. El término "interferencia" se usa aquí para indicar el uso de un recurso limitante común por las raíces de dos individuos vecinos.

individuo y su vecino más cercano debiera estar correlacionada positivamente con la suma de sus coberturas o biomásas (8, ver también 9). La metodología diseñada por Pielou ha sido empleada para documentar los posibles efectos de interferencia, tanto intra como interespecífica, en varias especies de arbustos de regiones semiáridas (2, 4, 9).

Gran parte de los sectores montañosos de los Andes del norte de Chile presentan regímenes de pluviosidad errática con totales anuales de agua caída menores a 250 mm. (11). Estas áreas constituyen así ambientes con condiciones de aridez entre moderada y alta. En la franja altitudinal comprendida entre los 2.500 y 4.200 m s.n.m. a la latitud de Arica (19°S) y entre los 3.100 y 4.100 m s.n.m. a la latitud de Calama (22°20'S), la vegetación es dominada fisionómicamente por arbustos xerofíticos (12, 13). Las especies arbustivas más abundantes en los sectores altitudinales inferiores (hasta 3.600 m) en ambas localidades son *Fabiana densa* Remy (Solanaceae) y *Baccharis boliviensis* (Wedd.) Cabr. (Asteraceae). Estos arbustos constituyen comunidades prácticamente monoespecíficas, dominadas por una u otra especie, o comunidades mixtas en que los individuos de ambas especies se mezclan en proporciones variables (12, 13). El objetivo del presente trabajo es investigar los posibles efectos de la interferencia, tanto a nivel intra como interespecífico, en ambas especies, utilizando la metodología propuesta por Pielou (8). Los propósitos de este estudio son, específicamente: (i) establecer si existen evidencias de interferencia intraespecífica en poblaciones de *Fabiana densa* y *Baccharis boliviensis*, (ii) evaluar los efectos de la densidad poblacional en los niveles de interferencia intraespecífica, (iii) establecer si existen evidencias de interferencia interespecífica entre individuos de las dos especies y (iv) explorar posibles mecanismos de coexistencia entre ambas especies.

AREAS DE ESTUDIO Y METODOLOGIA

Los muestreos se realizaron en dos localidades de los Andes del norte de Chile

en las cuales *Baccharis boliviensis* y *Fabiana densa* eran los arbustos dominantes: El sector comprendido entre Zapahuira y Putre (3.350 a 3.550 m) a la latitud de Arica (19°S) y los alrededores del poblado de Toconce (3.350 a 3.500 m) al interior de Calama (22°20'S). La vegetación y características geológicas y climáticas de las áreas de estudio han sido descritas en detalle, Veloso y Bustos (14) y Villagrán *et al.* (12). En general, la vegetación arbustiva de ambas áreas de estudio se desarrolla sobre planicies riolíticas, con suelos rocosos de pendiente moderada a baja. Las precipitaciones son irregulares, variando entre los meses y entre años, con registros inferiores a 70 mm anuales a la altitud de Toconce y de ca. 100 mm en el sector Andino (12, 15), a la latitud de Arica.

En los sitios en que se realizaron los muestreos las coberturas de *Fabiana densa* y *Baccharis boliviensis* variaban entre 0 y 15-20% (12, 13). Para el presente estudio se demarcaron parcelas de 5 x 5 m en ambas localidades. Se trató de que el número de parcelas muestreadas incluyera un rango representativo de las variaciones de densidad de ambas especies (Tabla 1). Los datos analizados en este trabajo corresponden a 5 parcelas en el área de Zapahuira-Putre y 7 parcelas en Toconce. En cada parcela se determinó la exposición, pendiente, porcentaje de la parcela cubierto por rocas y la densidad poblacional de *F. densa* y *B. boliviensis* (Tabla 1). Para cada individuo dentro de las parcelas se midió la distancia a su vecino más cercano, así como el diámetro y la estatura de cada arbusto. Los individuos cuyos vecinos más cercanos caían fuera de la parcela fueron también considerados en el análisis. Se prefirió usar el volumen de las plantas y no la cobertura como una medida del tamaño de los arbustos, pues este valor considera la diferente arquitectura de las dos especies. El volumen de los individuos de *B. boliviensis* fue estimado como equivalente al de una semiesfera y se calculó mediante la fórmula $V = 1/3 \pi d^3$, donde d es el diámetro del arbusto determinado en el terreno. Se estimó que el volumen de los individuos de

TABLA 1

Localización y características de las parcelas estudiadas

Localidad	Parcela	Pendiente	Exposición	% de rocas*	Densidad de <i>F. densa</i> (indiv./m ²)	Densidad de <i>B. boliviensis</i> (indiv./m ²)
Zapahuira-Putre	A1	5,7°	SO	21,4	0,16	1,00
Zapahuira-Putre	A2	5,7°	SO	21,4	0,16	1,04
Zapahuira-Putre	A3	13,6°	N-NE	24,9	0,12	0,84
Zapahuira-Putre	A4	13,6°	N-NE	24,9	0,08	0,40
Zapahuira-Putre	A5	24,0°	S-SO	9,0	0,20	0,96
Toconce	B1	20,2°	N-NE	58,0	0,35	0,00
Toconce	B2	23,0°	SO	12,6	0,29	0,00
Toconce	B4	18,0°	SO	32,5	0,51	0,19
Toconce	B5	20,2°	S	26,6	0,54	0,11
Toconce	B7	6,5°	NO	14,1	0,52	0,31
Toconce	B8	23,0°	NE	15,8	0,34	0,02
Toconce	B9	12,8°	NO	44,6	0,42	0,30

* Con respecto al área de la parcela.

F. densa se aproximaba mejor al de un cono invertido y se calculó mediante la fórmula $V = 1/12 \pi d^2 h$, donde d es el diámetro y h es la estatura del arbusto. Los individuos menores de 20 cm de estatura y los de otras especies que no fueran *F. densa* y *B. boliviensis* fueron ignorados. Estos últimos fueron poco numerosos en las parcelas muestreadas.

RESULTADOS

Interferencia intraespecífica y efecto de la densidad

Las densidades poblacionales más altas de *Baccharis boliviensis* se registraron en las parcelas de Zapahuira (0,40 a 1,04 individuos/m²), en tanto que *Fabiana densa* fue el arbusto con las mayores densidades en Toconce (0,34 a 0,55 individuos/m²) (Tabla 1). No se pudo demostrar efectos de las diferencias de exposición, ni de la cobertura de rocas (Tabla 1) en las densidades de ninguna de las dos especies. Dados los rangos observados de variación en la densidad de las poblaciones de las dos especies en los sitios de estudio (Tabla 1), se postuló que los efectos de la interferencia intraespecífica deberían intensificarse a densidades altas, lo que se expresaría en una mayor pendiente de las relaciones entre tamaños de vecinos cercanos y las distancias entre ellos (9).

Esta hipótesis fue investigada para ambas especies, reuniendo los datos de las parcelas que presentaban densidades similares de individuos en dos grupos, uno representando una densidad alta ($> 0,3$ indiv./m² para *F. densa* y $> 0,9$ indiv./m² para *B. boliviensis*) y otro una densidad comparativamente menor ($\leq 0,2$ indiv./m² para *F. densa* y $< 0,8$ indiv./m² para *B. boliviensis*).

La correlación entre las sumas de los tamaños de los vecinos más cercanos y las distancias que los separan resultó no ser estadísticamente significativa para las poblaciones de *B. boliviensis* en parcelas con densidades bajas (Fig. 1). Por lo tanto, no habría evidencias de la existencia de interferencia intraespecífica en dichas poblaciones (Parcelas A3 y A4 de Zapahuira y B7 y B9 de Toconce). Sin embargo, no debe descartarse la posibilidad que los efectos de la interferencia puedan expresarse en términos de otros caracteres, tales como producción de frutos o calidad de las semillas, los que no fueron medidos en este trabajo. En cambio, en las parcelas con densidades altas (A1, A2 y A5 de Zapahuira) la correlación entre sumas de tamaños y distancias fue significativamente mayor que cero (Fig. 2). Nótese

que este resultado se obtuvo a pesar de que los rangos de distancias entre vecinos más cercanos son semejantes en ambos grupos de parcelas (cf. Figs. 1 y 2). Es esperable, en consecuencia, que la densidad poblacio-

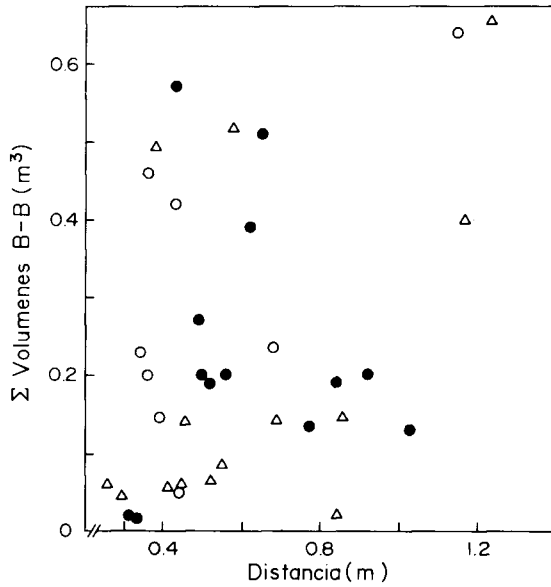


Fig. 1: Relación entre las distancias entre vecinos más cercanos y la suma de sus volúmenes para individuos de la especie arbustiva *Baccharis boliviensis* en poblaciones con baja densidad ($< 0,84$ indiv. \times m^2). Las parcelas graficadas son A3 (●), A4 (○), B7 y B9 (△), $r = 0,295$, N.S. ($n = 35$).

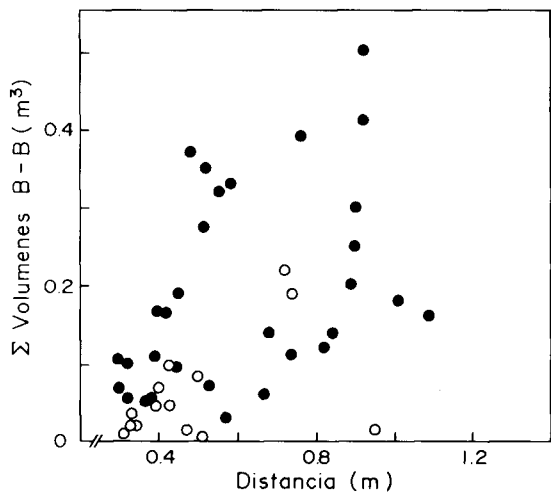


Fig. 2: Relación entre las distancias entre vecinos más cercanos y la suma de sus volúmenes para individuos de la especie arbustiva *Baccharis boliviensis* en poblaciones con alta densidad ($> 0,96$ indiv. \times m^2). Las parcelas graficadas son A1, A2 (●) y A5 (○). La ecuación de regresión es $Y = 0,27X - 0,004$, $r = 0,507$, $p < 0,01$ ($n = 46$).

nal más alta se exprese en un mayor número de vecinos cercanos, sin que disminuya la distancia promedio entre los vecinos más cercanos. Un análisis del número de pares de individuos que constituyen vecinos más cercanos uno del otro (pares reflejos) comparado con el número de pares que tienen a dos individuos diferentes como vecinos más cercanos (pares no reflejos), debería mostrar que hay más pares reflejos en parcelas con una densidad baja, es decir, habría menos vecinos posibles. Esta tendencia existe, aunque no resultó ser estadísticamente significativa (Tabla 2).

TABLA 2

Relación entre el número de pares reflejos (ver texto) y densidad poblacional de *Baccharis boliviensis*

	Baja densidad (Parcelas A3, A4, B7, B9)	Alta densidad (Parcelas A1, A2 y A5)	
Número de pares reflejos	21	19	= 40
Número de pares no-reflejos	14	27	= 41
	35	46	= 81

$\chi^2 = 2,08$ (N.S.).

Los resultados para las parcelas con alta y baja densidad poblacional de *Fabiana densa* fueron similares a los obtenidos para *B. boliviensis*. En las parcelas con baja densidad poblacional de *F. densa* (B2 de Toconce y A1, A3 y A4 de Zapa-huira) no se obtuvo una correlación significativa entre las variables de interés (Fig. 3), sugiriendo que no hay interferencia intraespecífica. En cambio, en las parcelas con mayor densidad (B1, B8, B4 y B5 de Toconce) las correlaciones entre tamaños y distancias resultaron significativas (Figs. 4 y 5). Sin embargo, no hubo diferencias en la pendiente de las regresiones entre los grupos de parcelas con densidades 0,35 y 0,34 indiv./ m^2 (Fig. 4) y los con densidades 0,51 y 0,54 indiv./ m^2

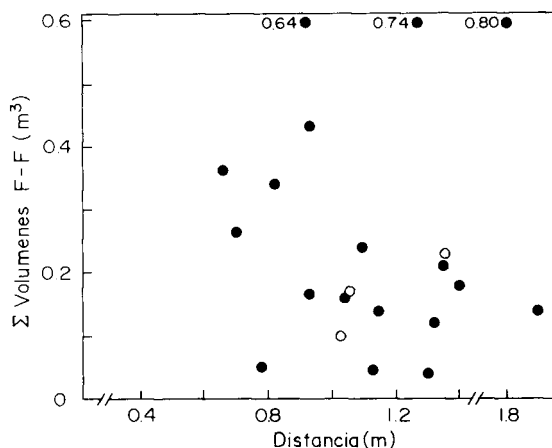


Fig. 3: Relación entre las distancias entre vecinos más cercanos y la suma de sus volúmenes para individuos de la especie arbustiva *Fabiana densa* en poblaciones con baja densidad (< 0,2 indiv. x m²). Las parcelas graficadas son A1, A3 y A4 (○) y B2 (●), $r = 0,221$, N.S. (n = 22).

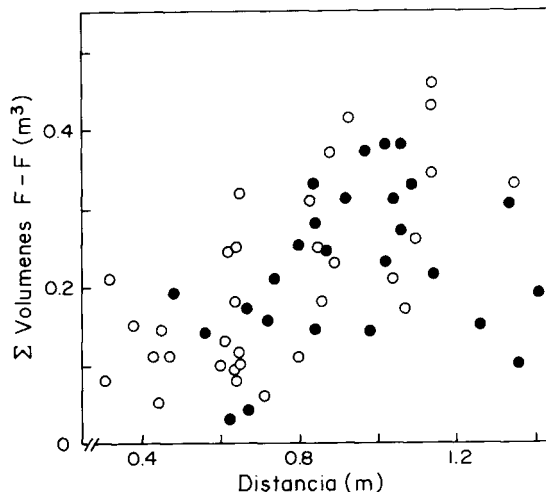


Fig. 5: Relación entre las distancias entre vecinos más cercanos y la suma de sus volúmenes para individuos de la especie arbustiva *Fabiana densa* en poblaciones con alta densidad (> 0,50 indiv. x m²). Las parcelas graficadas son B4 (○) y B5 (●). La ecuación de regresión es $Y = 0,21X + 0,04$, $r = 0,52$, $p < 0,01$ (n = 58).

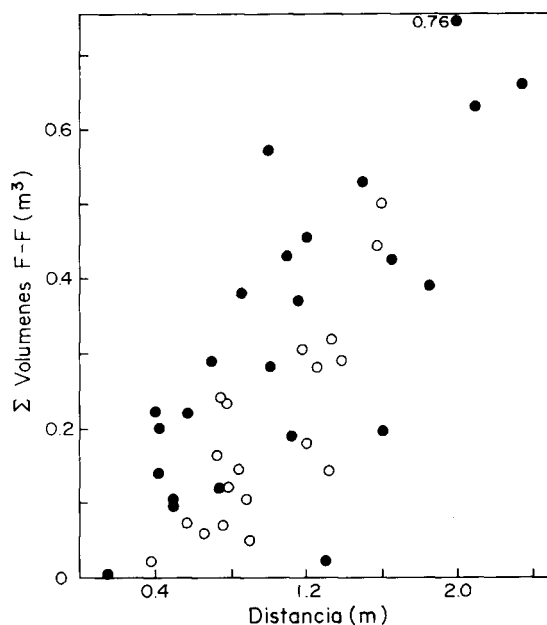


Fig. 4: Relación entre las distancias entre vecinos más cercanos y la suma de sus volúmenes para individuos de la especie arbustiva *Fabiana densa* en poblaciones con alta densidad (> 0,35 indiv. x m²). Las parcelas son B1 (●) y B2 (○). La ecuación de regresión es $Y = 0,28X - 0,03$, $r = 0,76$, $p < 0,01$ (n = 42).

(Fig. 5). De hecho, la pendiente resultó menor en las parcelas con densidad más alta. En el caso de *F. densa*, al comparar los rangos de distancias entre vecinos más cercanos a densidad baja (Fig. 3) o alta (Fig. 4, 5) se observa un desplaza-

miento hacia menores distancias en los gráficos que representan mayor densidad poblacional. Esto indica que las distancias promedio entre individuos serían menores cuando la densidad poblacional es alta.

Interferencia interespecífica

Los posibles efectos de la interferencia entre individuos de distinta especie fueron examinados en aquellas parcelas con un mayor número de pares interespecíficos (B4, B5, B7 y B9 de Toconce). Para ninguna de estas parcelas se obtuvo una correlación positiva significativa entre las distancias y las sumas de los tamaños de los vecinos más cercanos (Fig. 6). Los coeficientes de regresión para las parcelas B7 y B9, que no están representados en la Fig. 6, fueron 0,16 (n = 28) y 0,115 (n = 30), respectivamente. De acuerdo a este resultado, no hay evidencias de que exista interferencia interespecífica entre *F. densa* y *B. boliviensis*, expresada en diferencias de tamaño.

DISCUSION

Fabiana densa y *Baccharis boliviensis* son las especies arbustivas más comunes en los

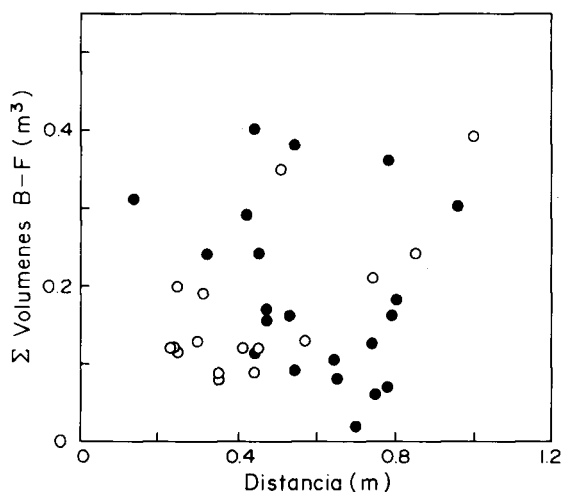


Fig. 6: Relación entre las distancias entre vecinos más cercanos y la suma de sus volúmenes para pares interespecíficos de *Baccharis boliviensis* y *Fabiana densa*. Las parcelas graficadas son B4 (●) y B5 (○), $r = 0,15$, N.S. ($n = 37$).

sectores bajo 3.600 m de las zonas Andinas al interior de Arica y Calama. Como tales, estas especies deberían jugar un rol preponderante en la estructura de las comunidades vegetales de la zona Andina (12, 13). Las densidades de las poblaciones de estas dos especies son variables (Tabla 1) y los resultados presentados aquí sugieren que es posible que sus densidades puedan ser reguladas a través de la interferencia intraespecífica, siendo el agua el recurso limitante más probable. Para ambas especies, los efectos de la interferencia se expresan en una relación positiva significativa entre la suma de los tamaños y las distancias entre un individuo y su vecino más cercano, cuando la densidad poblacional es más alta que un valor crítico. A densidades menores que este valor crítico no se encontraron evidencias de interferencia, expresados en la relación distancia vs. tamaño.

Los valores críticos de densidad no fueron determinados precisamente, pero debieran encontrarse entre los rangos de densidades en base a los cuales se agruparon las parcelas para el análisis. En el caso de *B. boliviensis*, a densidades iguales o mayores a ca. 1 indiv./m² se detectaron evidencias de interferencia intraespecífica (Fig. 2), mientras que a densidades tan sólo algo menores (0,84 indiv./m² o más bajas) no hubo evidencias de este efecto

(Fig. 1). En el caso de *F. densa*, los efectos de la interferencia intraespecífica son detectados a densidades menores que para *B. boliviensis*. Las regresiones entre distancias y sumas de tamaños de los vecinos más cercanos fueron significativas para densidades de ca. 0,50 indiv./m² y también de 0,34 indiv./m² (Figs. 4, 5). Tal como en el caso de *B. boliviensis*, a densidades más bajas ($\leq 0,29$ indiv./m²) no hubo evidencias de interferencia intraespecífica (Fig. 3). El hecho de que el análisis revele evidencias de interferencia intraespecífica a densidades poblacionales menores en el caso de *F. densa* es consistente con datos que muestran que en esta especie la cobertura promedio por individuo es mayor ($\bar{X} = 0,305$ m²; $SD = 0,206$; $n = 95$) que en *B. boliviensis* ($\bar{X} = 0,095$; $SD = 0,064$; $n = 76$). Ha sido ampliamente documentado que la cobertura es un buen estimador de la extensión y biomasa del sistema radical en especies arbustivas (16, 17). En consecuencia, los sistemas radicales de *F. densa*, que es el arbusto de mayor tamaño, entrarían en interferencia a densidades poblacionales menores que los de *B. boliviensis*.

Los resultados de este estudio no revelaron evidencias de que exista interferencia interespecífica entre *F. densa* y *B. boliviensis* (Fig. 6), aunque, como ya se mencionó, los efectos de la interferencia podrían también expresarse en algún otro carácter no medido en este trabajo. En las parcelas en las cuales ambas especies crecían juntas, a densidades semejantes a aquellas a las cuales se detectan efectos de interferencia intraespecífica, las correlaciones entre las sumas de los tamaños y las distancias entre vecinos interespecíficos no son significativamente mayores que cero. Más aún, las distancias entre los pares interespecíficos tienden a ser menores que entre los pares intraespecíficos de ambas especies. En el gráfico que corresponde a los pares intraespecíficos de *F. densa* en la misma parcela (Fig. 5), las distancias entre los vecinos varían entre 0,3 y 1,4 m ($\bar{X} = 0,83$ m; $SD = 0,27$; $n = 58$), en tanto que entre vecinos interespecíficos (Fig. 6) las distancias varían entre 0,14 y 1 m ($\bar{X} = 0,53$ m; $SD = 0,22$;

n = 37). Esta situación se expresa en que la proporción de pares reflejos es más alta en el caso de los vecinos interespecíficos (Tabla 3), reafirmando la idea de que individuos de diferente especie son capaces de crecer juntos a distancias menores que individuos de una misma especie.

TABLA 3

Relación entre el número de pares reflejos y el tipo de par (conespecíficos e interespecíficos) en poblaciones de *Fabiana densa* y *Baccharis boliviensis*

	Pares conespecíficos	Pares interespecíficos	=	
Número de pares reflejos	20	22	=	42
Número de pares no-reflejos	42	15	=	57
	62	37	=	99

$X^2 = 5,95$ ($p < 0,025$).

Estos resultados sugieren que deberían existir diferencias entre *F. densa* y *B. boliviensis* que determinarían un uso diferencial del recurso limitante más probable (agua), de modo que los niveles de interferencia serían mínimos. No se cuenta con datos sobre los sistemas radicales de las especies en cuestión, pero observaciones hechas por los autores en el terreno indican que el sistema radical de *B. boliviensis* es superficial, mientras que el de *F. densa* es de tipo pivotante. De esta manera los individuos tendrían acceso a agua contenida a distintas profundidades del suelo. Este mecanismo podría hacer posible la coexistencia de *F. densa* y *B. boliviensis* a densidades relativamente altas en las comunidades altoandinas del norte de Chile.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Carlos Aldunate, Victoria Castro, Jaime Moreno y Paulina Uslar por su colaboración en el terreno. Los comentarios de Julio Gutiérrez y un revisor anónimo nos permitieron corregir algunos errores y omisiones. El estudio ha sido financiado en parte con aporte del Fondo Nacional de Investigación.

REFERENCIAS

1. ANDERSON, D.J. (1971) *J. Ecol.* 59: 555-560.
2. YEATON, R.I.; CODY, M.L. (1976) *J. Ecol.* 64: 689-696.
3. GUTIERREZ, J.R.; FUENTES, E.R. (1979) *Oecol. Plant.* 14: 151-158.
4. PHILLIPS, D.L.; MACMAHON, J.A. (1981) *J. Ecol.* 69: 97-115.
5. WOODSELL, S.R.J.; MOONEY, H.A.; HILL, A.J. (1969) *J. Ecol.* 57: 37-44.
6. BARBOUR, M.G. (1973) *Am. Midl. Nat.* 89: 41-57.
7. GUTIERREZ, J.R.; ARMESTO, J.J. (1978) *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso* 11: 117-121.
8. PIELOU, E.C. (1960) *J. Ecol.* 48: 575-584.
9. FUENTES, E.R.; GUTIERREZ, J.R. (1981) *Oecol. Plant.* 2: 283-289.
10. HARPER, J.L. (1961) En *Mechanisms in Biological Competition. Symp. Soc. Exp. Biol.* 15: 1-39.
11. DI CASTRI, F.; HAJEK, E. (1976) *Bioclimatología de Chile*. Universidad Católica de Chile, Santiago.
12. VILLAGRAN, C.; ARMESTO, J.J.; ARROYO, M.T.K. (1981). *Vegetatio* 48: 3-16.
13. VILLAGRAN, C.; ARROYO, M.T.K.; ARMESTO, J.J. (1982) En *El Ambiente Natural y las Poblaciones Humanas de los Andes del Norte Grande de Chile*. Vol. I. La vegetación y los vertebrados inferiores de los pisos altitudinales entre Arica y el lago Chungará (Veloso, A.; Bustos, E., Eds.). Rostlac, Montevideo, pp. 13-69.
14. VELOSO, A.; BUSTOS, E. (Eds.) (1982) *El Ambiente Natural y las Poblaciones Humanas de los Andes del Norte Grande de Chile*. Vol. I. Rostlac, Montevideo.
15. ARROYO, M.T.K.; VILLAGRAN, C.; MARTICORENA, C.; ARMESTO, J.J. (1982) En *El Ambiente Natural y las Poblaciones Humanas de los Andes del Norte Grande de Chile*. Vol. I, La vegetación y los vertebrados inferiores de los pisos altitudinales entre Arica y el Lago Chungará (Veloso, A.; Bustos, E., Eds.). Rostlac, Montevideo, pp. 71-92.
16. BARBOUR, M.G.; BURK, J.H.; PITTS, W.D. (1980) *Terrestrial Plant Ecology*. The Benjamin/Cummings Publishing Co, California, USA, pp. 604.
17. LUDWIG, J.A.; REYNOLDS, J.F.; WHITSON, P.D. (1975) *Am. Midl. Nat.* 94: 451-457.