

## EFFECTO DEL GRADIENTE ALTITUDINAL SOBRE LA VEGETACIÓN DE LAS SIERRAS DE LIHUE CALEL (LA PAMPA, ARGENTINA)

MONICA B. MAZZOLA<sup>1</sup>, ALICIA G. KIN<sup>2</sup>, ERNESTO F. MORICI<sup>1,2</sup>, FRANCISCO J. BABINEC<sup>3</sup> y GUIDO TAMBORINI<sup>1</sup>

**Summary:** Effect of the altitudinal gradient on the vegetation of Lihue Calel sierras (La Pampa, Argentina). The Lihue Calel Sierras are a low elevation small mountain range located in the SW region of the Monte region. Our objective was to evaluate the spatial and temporal variations in microhabitat conditions induced by topography and their influence on plant species assemblages. Transects were established on north and south slope aspects. Measurements of temperature, wind, radiation, soil properties and vegetation were taken along the altitudinal gradient on each transect. Higher incoming radiation, soil temperature, and rockiness lead to more xeric conditions on north-facing slope in comparison with the southern aspect. Variations in soil temperature, moisture, pH and rock cover accounted for 64% of the environmental variation of the slopes. Plant community composition followed a pattern of drought tolerance and light availability. CAM and C<sub>4</sub> species dominated the warmer north-facing slopes, and C<sub>3</sub> species dominated the more shaded and cooler southern exposures. Our observations highlight the role of topography induced changes on the environmental factors and their effect on plant species distribution in low elevation mountainous ecosystems.

**Key words:** vegetation patterns, slope aspect, altitudinal gradient, habitat heterogeneity, semiarid ecosystems, Monte, photosynthetic pathways.

**Resumen:** Las Sierras de Lihue Calel constituyen un sistema serrano de escasa altitud ubicado en el sudeste de la provincia del Monte. Nuestro objetivo fue evaluar las variaciones espaciales y temporales del microhábitat, asociadas con la topografía e identificar el efecto que estas tienen sobre la distribución de las especies vegetales. Se establecieron transectas de exposición norte y sur y se caracterizó el ambiente de las mismas a lo largo del gradiente altitudinal. Se midieron temperatura, viento, radiación, propiedades edáficas y la abundancia-cobertura de las plantas vasculares. La ladera norte recibe mayor radiación y es más cálida y rocosa que la ladera sur. Factores ligados a la exposición y elevación como la temperatura, humedad, pH del suelo y la rocosidad explicaron el 64% de la variación ambiental en las laderas. La composición florística siguió un patrón de tolerancia a la sequía y disponibilidad de luz, donde las especies C<sub>4</sub> y CAM dominaron en la ladera norte más cálida y las C<sub>3</sub> en la sur más sombreada y fresca. Nuestras observaciones reconocen la importancia de los cambios topográficos en los factores ambientales y su efecto sobre la distribución de las especies en los sistemas serranos de poca altitud.

**Palabras clave:** comunidades vegetales, exposición de la ladera, gradiente altitudinal, heterogeneidad de hábitat, ecosistemas semiáridos, Monte, ciclo fotosintético.

### INTRODUCCIÓN

En áreas serranas y montañosas, los cambios en la distribución de las especies de plantas vasculares pueden asociarse a la heterogeneidad ambiental inducida por el relieve (Cabrera, 1976; Cavagnaro, 1988; Ezcurra *et al.*, 1991; Martínez Carretero, 1999,

2004; Méndez, 2004). Los patrones de vegetación que se observan típicamente a lo largo de los gradientes altitudinales, son el resultado de complejas interacciones entre factores como la elevación, el grado de exposición a la radiación solar y la posición en el relieve, entre otros (Whittaker *et al.*, 1967; McAuliffe, 1994; Funes & Cabido, 1995). Tanto la

<sup>1</sup>Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, Uruguay 151, 6300, Santa Rosa, La Pampa, Argentina

<sup>2</sup>Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de La Pampa, CC 300, 6300, Santa Rosa, La Pampa, Argentina TE/Fax: +54-02954-433092/3/4. \*Corresponding author: kin@agro.unlpam.edu.ar

<sup>3</sup>Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Estación Experimental Anguil. CC. 11, 6326 Anguil La Pampa, Argentina

elevación como la exposición de las laderas juegan un papel importante como determinantes de las condiciones microclimáticas a lo largo de estos gradientes. Mientras tanto, los cambios en el relieve afectan propiedades edáficas tales como la profundidad y desarrollo del perfil, el contenido de materia orgánica, el pH y la humedad (Archer, 1984; Burke *et al.*, 1989; Hsieh *et al.*, 1998; Guerrero-Campo *et al.*, 1999; Burke, 2003), así como a los procesos de formación del suelo (Whittaker *et al.*, 1967; McAuliffe, 1994). Las especies vegetales responden a las variaciones en las condiciones ambientales produciéndose, en consecuencia, cambios significativos en la composición y estructura de las comunidades.

La provincia fitogeográfica del Monte, con una extensión de más de 38 millones de hectáreas, abarca desde 24°35' a 44°20' S y desde 62°54' a 69°50' O, en la región preandina Argentina (Morello, 1958). Varios investigadores han llevado a cabo estudios de vegetación en distintas áreas montañosas de esta región (Méndez, 1983, 2004; Cavagnaro, 1988; Ezcurra *et al.*, 1991; Martínez Carretero, 2000; Mazzola *et al.*, 2004). Sin embargo, existe poca información detallada con respecto a la vegetación de las áreas serranas de reducida extensión y de baja elevación, que se encuentran aisladas dentro de esta provincia fitogeográfica.

En el sudeste de la provincia del Monte existe un grupo de sierras de baja altura, conocido con el nombre de Sierras de Lihue Calel. A pesar de su reducida extensión, el área posee una flora característica que también incluye varios endemismos. Los patrones de vegetación en las Sierras de Lihue Calel permanecen relativamente poco estudiados. Los estudios de vegetación realizados en la región (Inta *et al.*, 1980; Zabalza *et al.*, 1989), no consideran, en detalle, los efectos que los cambios leves o moderados en el relieve tienen sobre las características físicas del ambiente y los efectos que las mismas tienen sobre las especies vegetales a escala local. En el presente estudio postulamos que las características ambientales asociadas a la posición en el relieve y los cambios topográficos leves o moderados afectan significativamente la distribución espacial y abundancia de las plantas vasculares. Los objetivos de nuestro trabajo fueron (i) cuantificar las variaciones en los factores físicos (exposiciones a la radiación solar, suelo, rocosidad) asociadas con la posición en el relieve e (ii) identificar el efecto que estas variaciones tienen sobre la distribución de las

especies vegetales en las Sierras de Lihue Calel.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio*

El área de estudio se encuentra ubicada en el Parque Nacional Lihue Calel, Departamento Lihue Calel, Provincia de La Pampa, Argentina (65° 35' W, 38° 01' S). El clima es templado y semiárido, con una temperatura media anual de 15° C. La temperatura promedio del mes más cálido y frío son 24°C y 7°C respectivamente. La precipitación anual es de 365 mm, concentradas entre los meses de octubre a marzo. El periodo libre de heladas es de aproximadamente 150-160 días y se extiende entre el 18 de octubre y el 10 de abril, con una variabilidad de  $\pm 20$  días. Los vientos son predominantemente del sector sudoeste. El relieve del área se caracteriza por presentar afloramientos rocosos, sierras y depresiones rodeadas por extensas planicies. Los suelos son poco desarrollados, por lo que generalmente son clasificados como Entisoles y con presencia de carbonatos de calcio. El material original es de origen eólico (Inta *et al.*, 1980).

Los muestreos se realizaron a lo largo del gradiente altitudinal en el Cerro Fortaleza, en un rango de elevación de aproximadamente 167 m ( $\gg$  380 a 547 m s.n.m.) El cerro Fortaleza es parte de un macizo que se extiende en dirección este-oeste, por lo que las laderas del mismo presentan orientación norte y sur. A los efectos de muestrear los cambios florísticos a lo largo del gradiente altitudinal, se establecieron en dirección norte-sur, dos transectas permanentes de 1500 m de largo x 75 m de ancho. Cada una de las transectas, se extendió desde la planicie localizada en la base norte del cerro hasta la planicie localizada en la base de la ladera opuesta (sur) del mismo. En cada transecta, se seleccionaron 6 posiciones de muestreo en la exposición norte y 6 posiciones en la exposición sur (la exposición de la ladera y elevación se indican en Tabla 1). La recolección de datos se realizó entre agosto de 1999 y julio de 2000.

### *Clima y características del gradiente altitudinal*

Los datos diarios de temperatura, dirección del viento y precipitación se obtuvieron de la estación meteorológica permanente del P.N. Lihue Calel, localizada a 2 km del área de muestreo. Para caracterizar las variaciones en las condiciones ambientales a lo

**Tabla 1.** Características edáficas, contenido de agua en el suelo (%), cobertura (%) y formas de vida (%) a lo largo del gradiente altitudinal en las laderas sur y norte en las Sierras de Lihue Calel.

Elevación (m.s.n.m.) <sup>§</sup>	Ladera Sur						Ladera Norte					
	380	395	398	447	467	497	400	403	438	475	539	544
<b>Suelo</b>												
Materia orgánica (%)	2.8	5.0	4.7	4.4	6.5	4.9	3.8	7.0	4.8	5.6	5.3	7.2
pH	7.5	7.5	7.4	7.4	7.2	6.9	7.8	7.7	7.1	7.3	6.0	5.8
Carbonatos	+++	+	-	+	+	-	+++	+++	++	++	++	+
<b>Contenido de agua en el suelo (%)</b>												
08/08/1999	12.4	21.0	16.5	14.4	16.7	10.5	9.0	28.7	6.4	12.6	3.9	4.7
29/08/1999	13.4	14.9	7.8	13.2	8.0	5.1	6.7	20.2	5.4	6.3	3.9	4.2
26/11/1999	7.3	8.5	9.1	10.9	12.0	8.6	7.2	27.3	5.9	5.8	5.2	3.8
13/12/1999	10.0	12.2	11.1	7.7	7.0	5.8	3.7	26.9	4.1	6.8	2.3	2.0
10/03/2000	9.8	16.8	13.2	19.5	11.6	6.8	9.7	32.5	6.9	8.4	3.4	3.3
01/07/2000	21.1	21.8	27.4	27.7	29.3	28.3	26.9	34.2	29.4	25.8	19.1	26.1
25/07/2000	15.4	22.0	19.6	20.4	25.8	24.8	11.2	28.8	18.3	24.7	12.5	29.6
<b>Cobertura (%)</b>												
Vegetación	68.0	62.0	53.0	47.5	50.0	42.0	57.0	67.0	41.2	59.5	29.3	19.5
Broza	20.1	28.7	5.6	6.1	8.9	5.7	18.5	10.8	6.2	13.5	5.4	4.8
Fragmentos	9.2	7.3	13.0	11.4	13.3	4.0	15.5	3.0	10.0	0.5	7.4	3.5
Roca	0	0	24.5	31.5	24.0	46	0	18.0	39.1	26.5	53.7	68.4
Suelo desnudo	2.7	2.0	3.9	3.5	3.8	2.3	9	1.2	3.4	0	4.2	4.8
<b>Formas de vida (%)</b>												
Arbustos	19.7	3.3	3.3	3.1	5.8	4.1	30.9	3.8	3.3	6.6	2.3	4.4
Gramíneas	46.7	2.8	32.8	31.4	28.2	40.8	23.8	45.9	2.2	32.7	34.8	17.5
Gramíneas C <sub>3</sub>	46.4	2.8	30.2	26.7	27.5	33.6	20.5	3.4	1.3	4.0	4.1	7.8
Gramíneas C <sub>4</sub>	0.3	0	2.6	4.7	0.8	7.3	3.3	42.5	0.9	28.7	30.8	9.7
C <sub>3</sub> / C <sub>4</sub>	154.7		11.6	5.7	34.4	4.6	6.2	0.1	1.4	0.1	0.1	0.8
Herbáceas	12.3	62.9	52.7	46.9	39.2	30.5	13.7	21.0	46.7	24.4	24.3	29.6
Graminoides	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0
Cactáceas	0	0	0	0.7	0.2	0.8	5.7	1.0	0.9	2.5	2.1	10.1
Helechos	0.3	0.1	7.1	6.4	4.4	5.7	0.1	2.7	3.3	5.8	11.4	8.4
Epífitas	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0.2

<sup>§</sup> La elevación indica el comienzo de los sitios de muestreo.

largo del gradiente altitudinal, se midieron la radiación solar (medida como flujo fotónico fotosintético (FFF), la dirección y velocidad del viento, las temperaturas del aire y suelo y el contenido de humedad del suelo. El FFF se midió en las laderas norte y sur utilizando un sensor cuántico de 1 m (LQA-1333; LI-COR; Lincoln, Nebraska), conectado a un registrador (LI-1000; LI-COR, Lincoln, Nebraska). El sensor se posicionó en la zona media de cada ladera, siguiendo el ángulo del terreno y evitando el sombreado por parte de rocas y/o vegetación circundante. Los resultados de las lecturas realizadas entre las 10:00 y

16:00 h en intervalos de 30 minutos, se expresaron como FFF promedio mensual en  $\text{mmoles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

En cada posición de muestreo a lo largo de las transectas, se registró la temperatura del suelo, por triplicado, a una profundidad de 0-5 cm en 10 fechas durante el periodo de estudio. En siete fechas, para cada posición se obtuvieron al azar cinco muestras de suelo, para determinar el contenido de humedad por gravimetría de los primeros 5 cm. También se recolectaron al azar, en cada posición tres muestras de suelo (0-5 cm de profundidad) para determinar el contenido de materia orgánica, el pH y la presencia

de carbonatos. La materia orgánica se determinó por el método de Walkley-Black (Tan, 1996), y el pH se midió en pasta saturada con un electrodo de vidrio (ORION 701A Potentiometer; Cambridge, Massachusetts). La presencia de carbonatos de calcio se evaluó tratando la muestra con ácido clorhídrico al 10% y observando la producción de efervescencia, la cual indica la presencia de dichos carbonatos. Las clases utilizadas fueron: ausencia (-), o efervescencia débil (+), moderada (++) o fuerte (+++) (Soil Survey Division Staff, 1993).

### *Vegetación*

En cada posición de muestreo a lo largo de las transectas, se evaluó la riqueza florística y la abundancia-cobertura de las especies utilizando el método de Braun-Blanquet (1979). Las determinaciones se realizaron en cinco censos de 25 m<sup>2</sup> cada uno, distribuidos al azar en cada posición. La identificación de las especies se realizó según Correa (1999) y Zuloaga & Morrone (1996a, b). Las especies fueron clasificadas según las siguientes formas de vida: arbustos, herbáceas, gramíneas, graminoides, cactáceas, helechos y epifitas (Tabla 2). La clasificación de las gramíneas en C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> se basó en Cabido *et al.* (1997) y Steibel *et al.* (1997). Además, en cada censo, se estimó la cobertura basal registrándose los porcentajes de vegetación, broza, suelo desnudo, roca y fragmentos de roca.

### *Análisis de datos*

Para analizar el gradiente altitudinal, se consideró tanto el efecto de la elevación como la exposición de la ladera. En una primera etapa, se analizaron los datos para determinar las variaciones altitudinales en las condiciones microclimáticas y parámetros edáficos en las laderas norte y sur. Los valores de temperatura del aire, velocidad del viento y FFF se compararon utilizando PROC TTEST (SAS, 1988). La temperatura y humedad del suelo se analizaron mediante un análisis multivariado de la varianza (MANOVA), con las transectas anidadas en las laderas como efecto fijo. Los valores F y p del test multivariado se basaron en el valor Lambda del test de Wilks. Las relaciones entre pH, materia orgánica, cobertura basal y topografía (elevación y exposición de la ladera) se examinaron utilizando regresión lineal y comparación de pendientes (Freund *et al.*, 1986).

Los datos de abundancia-cobertura se

examinaron mediante análisis de cluster, utilizando la distancia euclídea relativa como medida de similitud, para identificar las diferentes comunidades de vegetación a lo largo del gradiente topográfico (Orlóci, 1978). La especie dominante de cada grupo se utilizó para nombrar la comunidad vegetal. Para determinar los efectos de la exposición de la ladera y la elevación (dada por las posiciones de muestreo) sobre las especies dominantes, los valores de abundancia-cobertura de las mismas se analizaron mediante ANOVA doble con efectos de ladera y comunidad como efectos fijos, con las transectas anidadas en las laderas. Para la comparación de medias se empleó el test de Tukey's HSD ( $p < 0.05$ ). Los valores de abundancia se expresaron como la media  $\pm$  el desvío estándar.

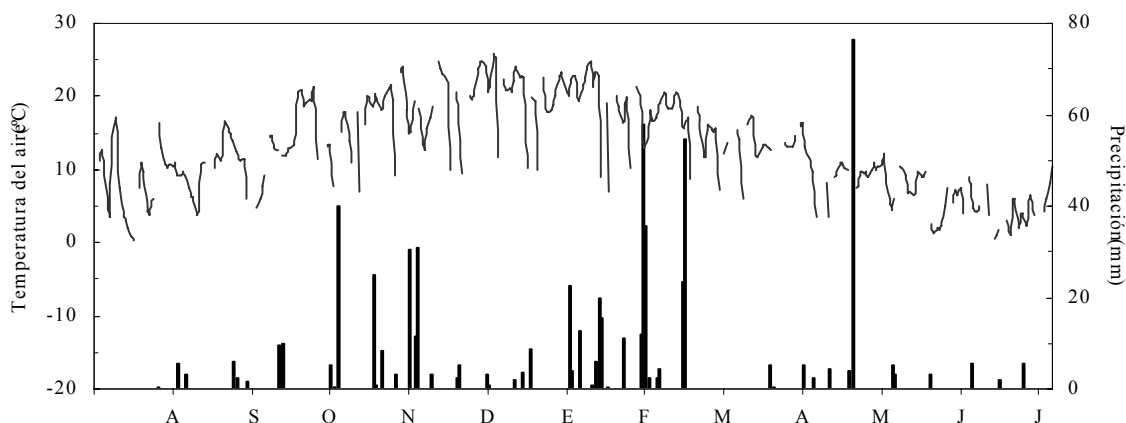
Las relaciones entre las variables edáficas en sentido amplio (humedad edáfica, materia orgánica, pH, temperatura y porcentajes de broza, suelo desnudo, roca y fragmentos de roca) se estudiaron mediante el análisis de componentes principales, para identificar su influencia en la distribución de las comunidades.

## **RESULTADOS**

### *Clima y características del gradiente altitudinal*

Durante el periodo de estudio, la precipitación fue de 630 mm, 265 mm por encima del promedio anual (Fig. 1). La dirección del viento fue predominantemente del SO (24 %) y le siguieron en frecuencia los de dirección N (15 %), NO (12 %), NE (11 %) y O (11 %). En las laderas, la velocidad del viento promedio registrada fue de 9.5 km h<sup>-1</sup> y 10.1 km h<sup>-1</sup> en la exposición norte y sur respectivamente. Los mayores valores de radiación solar incidente (FFF) se registraron en la ladera de exposición norte, la cual recibió un promedio de 1450 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> en comparación con los 998 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> medidos en la ladera con exposición sur ( $p=0.04$ ). Los registros correspondientes al periodo de estudio se muestran en la Figura 2.

Los datos recogidos por la estación meteorológica del P.N. mostraron que la temperatura media del aire fue de 13.1 °C, y varió desde un mínimo de -3.3 °C en el mes de julio a un máximo de 44.2 °C en diciembre. Nuestros registros indicaron que la temperatura del aire promedió 22.4  $\pm$  6.6 y 19.2  $\pm$  6.3 °C en las laderas norte y sur respectivamente. A pesar de los mayores valores observados en la exposición

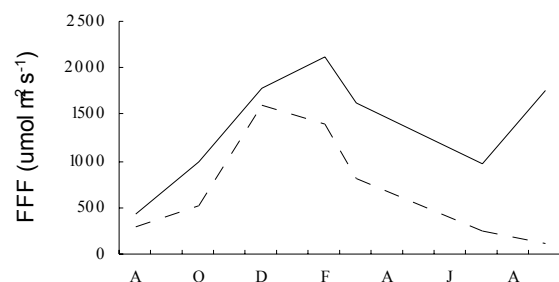


**Fig. 1.** Temperatura media diaria (línea) y precipitación (barra) desde julio de 1999 a julio de 2000 en las Sierras de Lihue Calel. Datos de la estación meteorológica permanente del P.N. Lihue Calel.

norte, no se encontraron diferencias significativas entre las laderas cuando los datos se combinaron a lo largo de todo el periodo de estudio. Por el contrario, la temperatura del suelo fue superior en la ladera norte en todas las fechas de muestreo ( $p < 0.01$ ), registrando valores medios de 21.4 y 15.4 °C para el norte y sur respectivamente. La temperatura del suelo también varió con la elevación ( $p < 0.01$ ) y los valores fueron consistentemente más altos en las posiciones superiores de muestreo de la ladera norte con respecto a la sur (Fig. 3).

Durante el periodo de estudio no se observaron diferencias en la humedad edáfica entre ambas laderas con valores medios de 13.4 y 14.9 % en el norte y sur respectivamente (Tabla 1). Si bien el contenido de humedad varió con la elevación ( $p < 0.01$ ), no fue posible observar un patrón claro con respecto a la misma.

Los valores de pH (Tabla 1) mostraron una relación lineal negativa con la elevación ( $p < 0.01$ ). Las pendientes de las regresiones ( $\text{pH}_{\text{norte}} = 13.7046 - 0.0141 \cdot \text{elevación}$  y  $\text{pH}_{\text{sur}} = 9.1728 - 0.0042 \cdot \text{elevación}$ )



**Fig. 2.** Flujo fotónico fotosintético (FFF) en la ladera norte (línea entera) y sur (línea quebrada) desde agosto de 1999 a julio de 2000 en las Sierras de Lihue Calel.

difirieron significativamente entre sí, indicando que el efecto de la elevación fue más pronunciado en la ladera norte ( $p < 0.01$ ). El contenido de materia orgánica del suelo se correlacionó positivamente con la elevación ( $p < 0.01$ ), pero no con la exposición de la ladera; mientras que, la presencia de carbonatos de calcio disminuyó con la altura, independientemente de la ladera.

Los porcentajes de cobertura de vegetación, broza, suelo desnudo, roca y fragmentos de roca a lo largo del gradiente se muestran en Tabla 1. Una relación lineal negativa significativa se halló entre la cobertura vegetal y la altura ( $\text{Vegetación}_{\text{norte}} = 178.8 - 0.28 \cdot \text{elevación}$ ;  $\text{Vegetación}_{\text{sur}} = 139.5 - 0.21 \cdot \text{elevación}$ ,  $p < 0.01$ ). También, las comparaciones entre laderas indicaron que la cobertura vegetal fue mayor ( $p < 0.01$ ) en la ladera sur que en la norte promediando 54 % y 46 % respectivamente. La broza mostró un patrón similar al de la cobertura vegetal ( $\text{Broza}_{\text{norte}} = 47.9 - 0.08 \cdot \text{elevación}$ ;  $\text{Broza}_{\text{sur}} = 39.7 - 0.05 \cdot \text{elevación}$ ,  $p < 0.01$ ). No se observó una relación significativa entre el porcentaje de suelo desnudo y la elevación. Sin embargo, en la ladera norte el suelo desnudo fue de 4% vs el 3% en la sur ( $p < 0.01$ ). En lo que respecta a los afloramientos rocosos, estos no se observaron en las áreas bajas, pero la rocosidad se incrementó consistentemente con la altura ( $p < 0.01$ ) ( $\text{Rocosisad}_{\text{norte}} = -168 + 0.42 \cdot \text{elevación}$ ;  $\text{Rocosisad}_{\text{sur}} = -104.6 + 0.29 \cdot \text{elevación}$ ), siendo la ladera norte más rocosa que la sur ( $p = 0.05$ ). Los fragmentos de rocas se observaron en todos los sitios a lo largo del gradiente y su porcentaje se relacionó negativamente con la altura ( $\text{Fragmentos}_{\text{norte}} = 29.6 - 0.05 \cdot \text{elevación}$ ;  $\text{Fragmentos}_{\text{sur}} = 21.7 - 0.03 \cdot \text{elevación}$ ,  $p < 0.01$ ). Entre

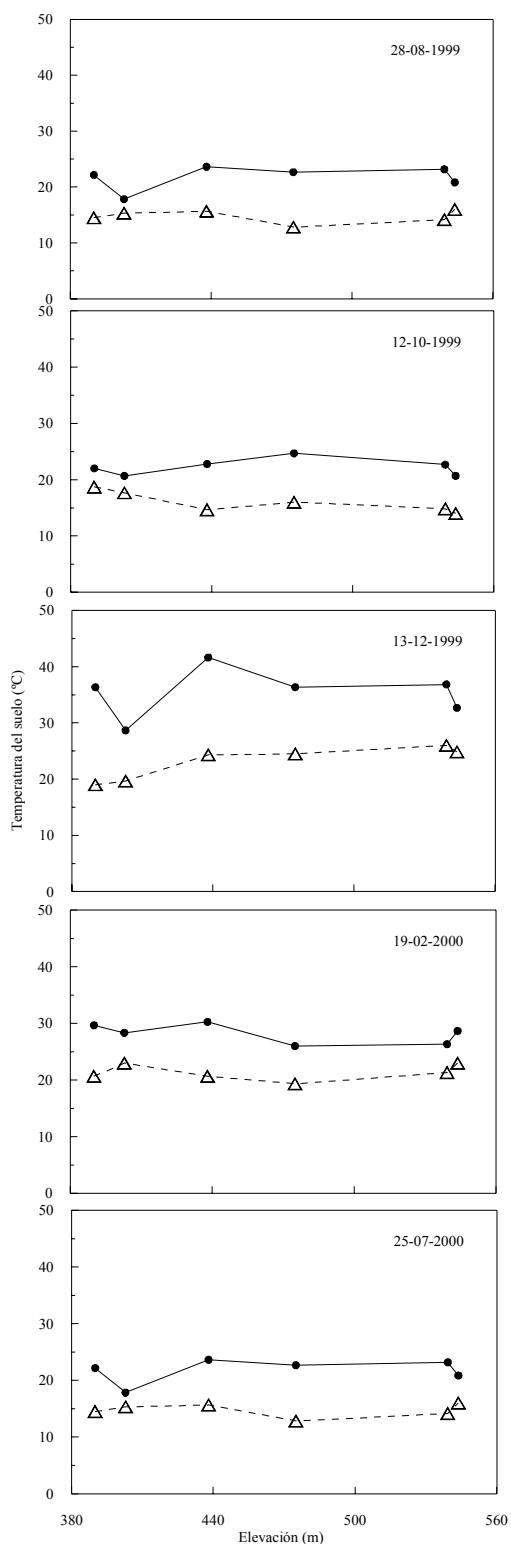


Fig. 3. Temperatura media del suelo medida a 0-5 cm de profundidad en la ladera norte (línea entera) y sur (línea quebrada) en las Sierras de Lihue Calel. No se muestran todas las fechas.

las variables de cobertura basal, sólo la rocosidad mostró una interacción significativa elevación\*ladera ( $p < 0.01$ ), indicando que la rocosidad superficial a una altura dada en el lado sur es diferente de la rocosidad en el norte a la misma elevación. A medida que la rocosidad aumenta con la elevación, el porcentaje de cobertura vegetal ( $r = -0.85$ ) y broza ( $r = -0.56$ ) disminuyó, independientemente de la ladera.

### Vegetación

Se registró un total de 151 especies de plantas vasculares, incluyendo tres especies endémicas de las Sierras de Lihue Calel y doce especies exóticas (Tabla 2). El área de estudio soporta 37 familias, de las cuales sólo cinco dan cuenta del 58% del número total de especies: *Poaceae* 22%, *Asteraceae* 18%, *Fabaceae* 8%, *Cactaceae* 5% y *Solanaceae* 5%, mientras que las restantes 32 familias poseen porcentajes menores al 4%. Los arbustos, herbáceas y gramíneas representaron, respectivamente, el 8.6%, 26.2% y 26.6% de la abundancia-cobertura en la ladera norte versus el 6.6%, 30.5% y 40.8% en la ladera sur. En general, la abundancia-cobertura de los arbustos rápidamente disminuye a medida que la altura aumenta (Tabla 1) y sólo algunos individuos aislados se observan en las posiciones más altas. Con respecto a las gramíneas, en promedio, el cociente de abundancia de gramíneas  $C_3/C_4 = 10.6$  en la ladera sur estaría indicando una mayor proporción de especies  $C_3$  en esta ladera. Por el contrario, en la ladera norte donde el cociente de abundancia de gramíneas  $C_3/C_4 = 0.4$  indica una predominancia de especies  $C_4$ . Al analizar el cociente para cada una de las unidades de muestreo, también observamos la predominancia de las gramíneas  $C_3$  en la ladera sur se extiende lo largo de todo el gradiente altitudinal (Tabla 1). Asimismo, se encontraron varias especies de cactáceas y helechos. La cobertura de las cactáceas es mayor en la ladera norte alcanzando valores máximos en la posición más elevada de la misma (Tabla 1). Siete especies de cactus, con una cobertura del 4% se hallaron en la ladera norte, mientras que sólo 3 especies se encontraron en la ladera opuesta, con una cobertura menor al 0.3%. A lo largo del gradiente, los helechos se encontraron en las grietas de rocas y cerca de los afloramientos rocosos donde hay micrositios con mayor disponibilidad de agua. Los tres endemismos se encontraron en hábitats diferentes: *Gaillardia cabreriae* Covas se observó a lo largo de todo el gradiente, *Grindelia covasii* Bartoli

**Tabla 2.** Especies presentes en cada comunidad de vegetación a lo largo del gradiente altitudinal en las laderas sur y norte en las Sierras de Lihue Calel.

Especies	C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub>	Ladera Sur			Ladera Norte					
		Sic-Cer	Har	Poa-Gai	Sic-Cer	Bal	Har	Bsp	Ami	Tca
<b>Arbustos</b>										
<i>Abutilon virgatum</i>		+	+	+						+
<i>Acantholippia seriphioides</i>		+			+		+	+		
<i>Aloysia gratissima</i>			+		+	+	+	+	+	+
<i>Bougainvillea spinosa</i>			+							
<i>Bredemeyera microphylla</i>		+								
<i>Senna aphylla</i>		+	+		+					
<i>Cercidium praecox</i>		+		+	+	+	+	+		
<i>Condalia microphylla</i>		+	+	+		+	+			
<i>Discaria americana</i>										+
<i>Ephedra ochreatea</i>			+	+						
<i>Eupatorium buniifolium</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Fabiana peckii</i>					+					
<i>Geoffroea decorticans</i>						+		+		
<i>Gutierrezia gilliesii</i>					+			+		
<i>Larrea cuneifolia</i>		+			+					
<i>Larrea divaricata</i>		+	+	+			+			
<i>Larrea nitida</i>		+		+						
<i>Lycium chilense</i>		+								
<i>Lycium gilliesianum</i>		+	+		+					
<i>Monnina dictyocarpa</i>			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Prosopidastrum globosum</i>		+	+		+					
<i>Prosopis caldenia</i>			+	+			+		+	
<i>Prosopis flexuosa var depressa</i>		+					+			
<i>Schinus fasciculatus</i>		+	+							
<i>Schinus johnstonii</i>		+			+					
<i>Ximenia americana</i>					+					
<b>Herbáceas</b>										
<i>Adesmia lihuelensis</i>				+			+	+		
<i>Anemone decapetala</i>					+					
<i>Argemone subfusiformis</i>		+								
<i>Astragalus bergii</i>						+	+	+		
<i>Baccharis artemisioides</i>			+	+			+			
<i>Baccharis crispa</i>		+		+						
<i>Baccharis gilliesii</i>		+								
<i>Baccharis ulicina</i>		+	+	+						+
<i>Blumenbachia insignis</i>							+			+

Tabla 2. Continuación.

Especies	C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub>	Ladera Sur			Ladera Norte					
		Sic-Cer	Har	Poa-Gai	Sic-Cer	Bal	Har	Bsp	Ami	Tca
<i>Boopis anthemoides</i>		+								
<i>Bowlesia incana</i>			+	+	+	+	+	+		+
<i>Capsella bursa-pastoris</i> *										
<i>Cerastium junceum</i>					+					
<i>Cirsium vulgare</i> *		+	+							
<i>Conyza bonariensis</i>		+	+	+	+					
<i>Conyza floribunda</i>		+			+	+				
<i>Daucus pusillus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dichondra sericea</i>								+		
<i>Draba australis</i>		+	+	+	+			+		
<i>Erodium cicutarium</i> *		+	+	+	+	+		+		
<i>Erodium malacoides</i> *				+						
<i>Euphorbia portulacoides</i>			+	+				+		
<i>Euphorbia serpens</i>				+		+	+	+	+	+
<i>Evolvulus sericeus</i>		+						+	+	+
<i>Facelis retusa</i>		+		+				+	+	
<i>Gaillardia cabreræ</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Galium richardianum</i>		+	+	+		+	+	+	+	+
<i>Gamochaeta calviceps</i>		+	+	+	+	+	+	+		+
<i>Glandularia crithmifolia</i>					+					
<i>Glandularia hookeriana</i>		+								
<i>Glandularia platensis</i>				+		+	+	+	+	+
<i>Glandularia pulchella</i>								+		
<i>Gnaphalium gaudichaudianum</i>		+								
<i>Gnaphalium philippii</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Grindelia covasii</i>				+						+
<i>Habranthus jamesoni</i>					+					
<i>Hedeoma multiflorum</i>					+			+		
<i>Heliotropium amplexicaule</i>					+					
<i>Herniaria cinerea</i>		+								
<i>Hoffmanseggia glauca</i>		+			+		+	+		
<i>Hyalis argentea</i>			+	+			+	+		
<i>Hypochaeris glabra</i>			+	+		+				+
<i>Hypochaeris pampasica</i>							+			+
<i>Hysterionica jassionoides</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lecanophora ecristata</i>		+								
<i>Lesquerella mendocina</i>					+					



Tabla 2. Continuación.

Especies	C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub>	Ladera Sur			Ladera Norte					
		Sic-Cer	Har	Poa-Gai	Sic-Cer	Bal	Har	Bsp	Ami	Tca
<i>Linaria canadensis</i> *		+		+	+			+		
<i>Marrubium vulgare</i> *		+			+					
<i>Medicago minima</i> *			+	+				+		
<i>Melilotus officinalis</i> *		+	+	+	+	+		+		
<i>Menodora integrifolia</i>		+							+	+
<i>Nierembergia aristata</i>				+	+			+		
<i>Oenothera indecora</i>			+	+	+	+		+	+	+
<i>Oenothera odorata</i>								+		
<i>Oxalis refracta</i>						+	+	+		
<i>Parietaria debilis</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Paronychia setigera</i>				+		+			+	+
<i>Parthenium hysterophorus</i>								+		
<i>Pelletiera verna</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Petunia axillaris</i>					+	+	+		+	
<i>Plantago patagonica</i>		+			+	+		+		
<i>Polygala mendocina</i>				+	+					
<i>Rynchosia senna</i>			+	+		+				
<i>Senecio subulatus</i>		+		+	+			+	+	+
<i>Silene antirrhina</i>		+		+	+	+		+		+
<i>Sisymbrium orientale</i>					+	+		+		+
<i>Solanum chenopodioides</i>				+	+	+		+		+
<i>Sonchus asper</i> *		+		+	+	+	+	+	+	+
<i>Sonchus oleraceus</i> *				+	+			+	+	+
<i>Spergula ramosa</i>			+	+						+
<i>Sphaeralcea crispera</i>								+		
<i>Stellaria media</i> *				+						+
<i>Tagetes minuta</i>						+				
<i>Thelesperma megapotamicum</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Thymophylla pentachaeta</i> subsp. <i>belendidium</i>		+			+	+		+		
<b>Gramíneas</b>										
<i>Aristida adscensionis</i>	C <sub>4</sub>							+		
<i>Aristida mendocina</i>	C <sub>4</sub>					+				
<i>Aristida minutiflora</i>	C <sub>4</sub>			+	+	+	+	+	+	+
<i>Aristida spgazzinii</i>	C <sub>4</sub>			+			+	+		
<i>Aristida subulata</i>	C <sub>4</sub>	+			+		+			
<i>Aristida trachyantha</i>	C <sub>4</sub>	+		+	+			+		+

Tabla 2. Continuación.

Especies	C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub>	Ladera Sur			Ladera Norte					
		Sic-Cer	Har	Poa-Gai	Sic-Cer	Bal	Har	Bsp	Ami	Tca
<i>Bothriochloa alta</i>	C <sub>4</sub>	+			+	+		+		
<i>Bothriochloa springfieldii</i>	C <sub>4</sub>			+	+	+	+	+	+	+
<i>Bouteloua megapotamica</i>	C <sub>4</sub>								+	
<i>Briza subaristata</i>	C <sub>3</sub>			+		+	+	+		+
<i>Bromus brevis</i>	C <sub>3</sub>		+	+		+				
<i>Eustachys retusa</i>	C <sub>4</sub>				+					
<i>Digitaria californica</i>	C <sub>4</sub>			+	+	+		+	+	+
<i>Eragrostis lugens</i>	C <sub>4</sub>			+					+	
<i>Erioneuron pilosum</i>	C <sub>4</sub>							+	+	+
<i>Hordeum stenostachys</i>	C <sub>3</sub>			+		+				
<i>Koeleria permollis</i>	C <sub>3</sub>			+						
<i>Melica bonariensis</i>	C <sub>3</sub>	+								
<i>Panicum bergii</i>	C <sub>4</sub>			+						
<i>Pappophorum caespitosum</i>	C <sub>4</sub>	+		+	+			+	+	
<i>Phalaris angusta</i>	C <sub>3</sub>					+		+		
<i>Piptochaetium napostaense</i>	C <sub>3</sub>	+		+		+	+			
<i>Poa ligularis</i>	C <sub>3</sub>	+		+	+			+		+
<i>Schismus barbatus*</i>	C <sub>3</sub>	+			+			+		
<i>Schizachyrium plumigerum</i>	C <sub>4</sub>			+	+	+	+	+	+	+
<i>Stipa clarazii</i>	C <sub>3</sub>			+				+	+	+
<i>Stipa cordobensis</i>	C <sub>3</sub>			+	+	+	+	+	+	+
<i>Stipa ichu</i>	C <sub>3</sub>	+	+	+	+		+			
<i>Stipa sanluisensis</i>	C <sub>3</sub>			+	+	+	+	+	+	+
<i>Stipa speciosa</i>	C <sub>3</sub>			+	+			+		
<i>Stipa speciosa</i>	C <sub>3</sub>			+	+			+		
<i>Stipa tenuis</i>	C <sub>3</sub>	+		+	+	+		+		
<i>Stipa tenuissima</i>	C <sub>3</sub>	+	+	+	+		+	+		+
<i>Stipa vaginata</i>	C <sub>3</sub>	+			+					
<b>Graminoides</b>										
<i>Cyperus cayenensis</i>									+	
<i>Cyperus rotundus</i>									+	
<b>Cactus</b>										
<i>Cylindropuntia tunicata</i>				+	+					+
<i>Gymnocalycium gibbosum</i>					+	+		+	+	+
<i>Parodia submammulosa</i>				+				+		
<i>Opuntia pampeana</i>				+	+	+	+	+		+

Tabla 2. Continuación.

Especies	C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub>	Ladera Sur			Ladera Norte					
		Sic-Cer	Har	Poa-Gai	Sic-Cer	Bal	Har	Bsp	Ami	Tca
<i>Pterocactus tuberosus</i>					+					
<i>Trichocereus candicans</i>				+	+	+	+	+	+	+
<i>Wigginsia sessiliflora</i>					+	+		+	+	+
<b>Helechos</b>										
<i>Adiantum thalictroides</i>				+						
<i>Cheilantes buchtienii</i>				+		+	+	+		+
<i>Cheilantes micropteris</i>				+	+	+	+	+	+	+
<i>Cheilantes myriophylla</i>				+			+	+	+	+
<i>Pellaea ternifolia</i>				+			+	+		+
<b>Epífitas</b>										
<i>Tillandsia bryoides</i>										+
<i>Tillandsia retorta</i>										+

Comunidades: **Sic-Cer**: *Stipa-Cercidium*, **Har**: *Hyalis*, **Poa-Gai**: *Poa-Gaillardia*, **Bal**: *Bothriochloa alta*, **Bsp**: *Bothriochloa springfieldii*, **Ami**: *Aristida*, **Tca**: *Trichocereus*.

\* especie exótica

& Tortosa se encontró en las áreas más elevadas y *Adesmia lihuelensis* Burkart, una leguminosa herbácea, fue observada en los sitios de elevación intermedia en la ladera norte y en la parte superior de la ladera sur (Tabla 2).

El patrón de vegetación a lo largo del gradiente analizado constituye un continuum fisonómico, en el que el análisis de cluster permitió identificar seis comunidades en la ladera norte y tres en la ladera sur. Las comunidades observadas en la exposición norte fueron dominadas sucesivamente por *Stipa ichu* Ruiz & Pav y *Cercidium praecox* (Ruiz & Pav.) Harms (**Sic-Cer**), *Bothriochloa alta* (Hitch.) Henrard (**Bal**), *B. springfieldii* (Gould) Parodi (**Bsp**), *Hyalis argentea* Don (**Har**), *Aristida minutiflora* Caro (**Ami**) y *Trichocereus candicans* (Gill.) Britt. & Rose (**Tca**). En la ladera sur, las comunidades identificadas fueron dominadas por *S. ichu* y *C. praecox* (**Sic-Cer**), en las áreas bajas, seguida por *H. argentea* (**Har**), y la codominada por *Poa ligularis* Nees y *Gaillardia cabreranae* (**Poa-Gai**). La lista de especies presentes en cada comunidad se presenta en la Tabla 2.

La comunidad de *Stipa-Cercidium*, que alcanza los 403 m.s.n.m. en la exposición norte y se extiende entre los 380 y 395 m en la ladera opuesta, domina la

base de la sierra donde los suelos son más profundos y libres de rocas. La abundancia-cobertura resulta diferente en ambas laderas ( $p < 0.01$ ), en el lado sur, *Stipa* alcanza un  $42.6 \pm 5.9$  % de cobertura en comparación con sólo un  $13.5 \pm 8.0$  % en el norte. El arbusto xerófilo *C. praecox*, codominante en esta comunidad, no presentó diferencias significativas entre ambas exposiciones con valores promedio de cobertura de  $13.9 \pm 5.7$  y  $10.5 \pm 3.1$  % en el sur y norte, respectivamente.

A medida que la altura aumenta, las gramíneas C<sub>4</sub>, *Bothriochloa alta*, *B. springfieldii* y *Aristida minutiflora* dominan sucesivamente la rocosa ladera norte. Densos stands de *B. alta* ( $38.5 \pm 12.6$  %) ocurren principalmente en los sitios bajos y más húmedos (~403-438 m), cerca de las áreas de drenaje y en los cursos de agua intermitentes donde el agua se acumula temporariamente después de las lluvias. A medida que la humedad disminuye y aumenta la distancia de dichos sitios, *B. springfieldii* aumenta su abundancia con un valor promedio de  $23.5 \pm 3.2$  %. Esta especie domina la ladera entre los 438 y 539 m. Parches de tamaño reducido de la especie rizomatosa *Hyalis argentea*, se observan frecuentemente entre los 475 y 510 m de altitud. Un

área muy reducida inmediatamente debajo de la cima del cerro (539-544 m), es dominada por *Aristida minutiflora* (14.5 ± 4.8 %). Las condiciones de mayor rocosidad y de escasa profundidad del sustrato en la cima (544-547 m), favorecen a la cactácea columnar *Trichocereus candicans* (7.5 ± 0.1 %). En la ladera norte el número total de especies observados por comunidad alcanza un máximo de 82 en la comunidad de *B. springfieldii* y un mínimo de 39 en la comunidad de *A. minutiflora* (Tabla 3).

En la ladera sur, *Hyalis* ocurre inmediatamente arriba de la comunidad de *Stipa -Cercidium* (395-398 m). Esta especie posee valores más altos de cobertura en esta ladera (50.5 ± 15.5%) en comparación con la exposición norte (35.5 ± 9.5%). La gramínea perenne *Poa ligularis* (19.4 ± 5.0%) y la asteracea endémica *Gaillardia cabreræ* (14.5 ± 7.7%), ambas C<sub>3</sub> especies, codominan desde los 398 m hasta la cima. Esta comunidad posee la mayor riqueza específica de la ladera sur (Tabla 3), mientras que el menor número de especies se observó en la comunidad de *Hyalis*.

El análisis de componentes principales mostró que los dos primeros componentes representan aproximadamente el 64 % de la variación total existente en las variables ambientales. El primer componente (47% de la variación) reflejó la fuerte correlación entre la temperatura y humedad del suelo, mostrando una relación inversa entre estas dos variables edáficas. De esta manera, las cargas correspondientes al primer componente fueron negativas para las posiciones de muestreo correspondientes a la ladera sur. En esta ladera las cargas se incrementaron con la altura indicando las posiciones más bajas poseen menores temperaturas

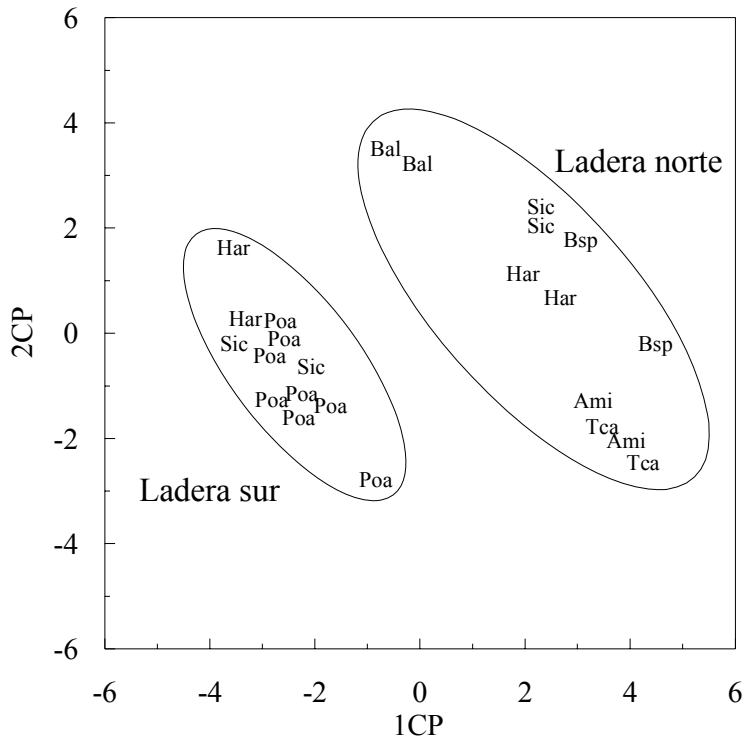
y mayor humedad que las posiciones superiores. Por el contrario, las cargas fueron positivas para las posiciones de muestreo de la ladera norte. Las cargas más altas correspondieron a las posiciones más elevadas de la ladera norte, que se caracterizan por altas temperaturas y baja humedad. En la ladera norte, solamente la posición ocupada por *B. alta* presentó valores negativos, posiblemente por la cercanía a los cursos de agua que incrementarían la humedad y disminuyen la temperatura del suelo. El primer componente estaría fuertemente relacionado con la disponibilidad de agua en los distintos microhábitats a lo largo del gradiente. El segundo componente (17% de la variación total), se relacionó positivamente con el pH y negativamente con la rocosidad. Los valores más negativos más altos en este componente corresponden a los censos realizados en las posiciones superiores. En este componente se reflejaría el efecto de la elevación. El aumento de la rocosidad con la altura favorecería la acumulación de materia orgánica entre las grietas y la menor presencia de carbonatos, los cuales son probablemente transportados hacia las posiciones inferiores, factores que se combinarían para generar los cambios en el pH. Esto sugeriría el efecto que la elevación tiene sobre estas variables y las especies, especialmente en la ladera norte, en donde el rango de variabilidad es mayor (Tabla 1).

En la Figura 4 se muestra como las posiciones de muestreo (indicadas según el nombre de la comunidad) de la ladera sur, más fresca y con condiciones más méxicas se separaron de las comunidades localizadas en la ladera norte, más árida y con mayores temperaturas.

**Tabla 3.** Número promedio de especies y desvío estándar y número total de especies por comunidad de vegetación en las laderas sur y norte en las Sierras de Lihue Calel.

Ladera	Comunidad	Media	d.e.	Total
Sur	Sic-Cer	23 b	4.9	62
	Har	11 a	3.7	41
	Poa-Gai	24 b	0.9	75
Norte	Tca	23 c	3.6	57
	Ami	18 b	2.6	39
	Bsp	36 e	4.9	82
	Har	12 a	2.6	47
	Bal	16 ab	3.3	54
	Sic-Cer	30 d	3.7	75

Comparaciones en cada ladera, letras distintas indican diferencias significativas (p<0.05).



**Fig. 4.** Componentes principales de los censos realizados a lo largo del gradiente altitudinal en las laderas norte y sur de las Sierras de Lihue Calel. Cada abreviatura representa una posición de muestreo y fue identificada con la comunidad dominante. **Sic:** *Stipa-Cercidium*, **Har:** *Hyalis*, **Poa:** *Poa-Gaillardia*, **Ami:** *Aristida*, **Bsp:** *Bothriochloa springfieldii*, **Bal:** *Bothriochloa alta*. **Tca:** *Trichocereus*.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En nuestro estudio, la exposición de la ladera juega un papel determinante sobre la distribución de las plantas vasculares. La mayor variación en la vegetación de las Sierras de Lihue Calel, se reflejó en el mayor número de comunidades en la ladera norte en comparación con la sur. Con la excepción de las áreas más bajas y algunos parches de *H. argentea*, la ladera sur está codominada por sólo dos especies, lo que podría estar indicando una menor variabilidad ambiental.

La ladera de exposición norte presentó condiciones más cálidas a nivel de suelo, principalmente debido al efecto de la mayor radiación solar incidente. Los mayores valores de temperatura del suelo y la mayor rocosidad son, probablemente, dos de los principales factores que contribuyen a la mayor aridez en esta ladera. Una mayor rocosidad en esta ladera hace que los suelos sean menos efectivos para retener humedad. Además, la mayor proporción de rocas actúan como aislante durante las horas de mayor temperatura y contribuyen a mantener más

elevada la temperatura del suelo al evitar la pérdida de calor durante la noche (Jury & Bellantuoni, 1976). Funes & Cabido (1995) observaron en las Sierras Grandes de Córdoba que los sitios rocosos con bloques (> 3 m de alto) y grietas grandes (>50 cm de ancho y profundidad), son más estables térmica e hídricamente, que los sitios con roquedales con bloques y fisuras menores, con sustrato de poca profundidad. En el área de estudio, los bloques pertenecen en su mayoría a este último grupo, lo que explicaría que pese a la baja altitud del sistema serrano estudiado, se observen variaciones significantes en los parámetros físicos a lo largo del gradiente altitudinal. Además, si también consideramos que nuestros resultados sugieren que la variabilidad ambiental es mayor en la ladera norte, es posible que gran parte de esta variabilidad pueda ser atribuida a las interacciones entre una mayor radiación y la rocosidad y los efectos directos o indirectos que ambas tienen en las variables microambientales.

La cobertura vegetal también juega un rol importante en la determinación de la temperatura del suelo dado que la presencia de las plantas impide

que la radiación solar alcance la superficie del suelo y atenúa las fluctuaciones térmicas (Arriaga *et al.*, 1993). En la ladera sur, es probable que a las menores temperaturas observadas a nivel del suelo sean el resultado de la menor incidencia de la radiación en combinación con una mayor cobertura vegetal.

El efecto de la elevación se reflejó principalmente en los parámetros edáficos. La falta de un patrón en la humedad del suelo con respecto al gradiente altitudinal, podría atribuirse a la variabilidad inducida por la heterogeneidad de las laderas (e.j.: rocosidad), la cual podría haber enmascarado el efecto de la elevación. También es posible que los valores de precipitación por encima del promedio, hayan afectado la dinámica de la humedad edáfica. Otro de los factores que probablemente contribuyen a una mayor aridez en las posiciones superiores donde los afloramientos rocosos son dominantes, es el menor desarrollo del perfil del suelo en comparación con las áreas más bajas (observación personal). La mayor profundidad del suelo observada en los sitios más bajos es consistente con lo reportado para otras áreas montañosas (Lawson *et al.*, 1968; Guerrero-Campos *et al.*, 1999). También los procesos de erosión y deposición de materiales que los redistribuyen hacia las posiciones más bajas, contribuyen a la mayor acumulación de residuos vegetales y sedimentos en las áreas más bajas (Méndez, 1983; McAuliffe, 1994). Como resultado de un mayor desarrollo del perfil y la ausencia de rocas, las áreas bajas poseerían un mayor potencial para el almacenamiento de agua. Esto explicaría la mayor abundancia de especies arbustivas (Tabla 1), dado que las mismas obtienen la mayor parte de agua de las capas más profundas del perfil (Sala *et al.*, 1989). Mientras que la rocosidad aumenta en forma continua hasta alcanzar su máximo en la cima, la cobertura vegetal presenta la tendencia opuesta. Este patrón podría atribuirse no sólo a los cambios en las condiciones edáficas, sino también a la menor disponibilidad de micrositios disponibles para el establecimiento de las plantas (Nobel *et al.*, 1992).

Los mayores porcentajes de materia orgánica observados en las posiciones superiores, podrían atribuirse a la acumulación de biomasa entre las rocas y en las grietas a nivel de la superficie del suelo. La acumulación de materia orgánica en las grietas y la disminución de los carbonatos explicarían la disminución del pH con la altura (Whittaker *et al.*, 1967; Hsieh *et al.*, 1998; Burke, 2003).

El primer componente relacionado con la

disponibilidad de agua explicó gran parte de la variación en abundancia-cobertura de las especies dominantes, mientras que el segundo componente contribuyó a explicar variabilidad ambiental adicional asociada también a parámetros edáficos. En resumen, el análisis de componentes principales sugiere que las variables asociadas al sustrato donde crecen las plantas (temperatura, humedad, pH y rocosidad), interactúan en forma compleja con la elevación y/o la exposición de las laderas y son determinantes en la distribución de las distintas especies vegetales.

En nuestro estudio, las áreas bajas de ambas exposiciones están dominadas por especies  $C_3$ , la gramínea invernal *S. ichu* y el arbusto xerófilo *C. praecox*. La predominancia de gramíneas con ciclo fotosintético en  $C_3$  en las áreas bajas es consistente con observaciones realizadas en otras regiones y podría atribuirse a una mayor disponibilidad de agua (Boutton *et al.* 1980; Archer, 1984). A medida que la altura aumenta, la composición florística parece depender en mayor grado de la exposición de la ladera.

En la ladera norte se observó una predominancia de gramíneas  $C_4$ , cuya estación de crecimiento ocurre durante los meses más cálidos y de cactáceas (especies CAM). En lo que respecta a las últimas, si bien fueron observadas en ambas laderas, sólo fueron capaces de dominar la comunidad vegetal en los sitios más rocosos y cálidos en la posición más elevada de las laderas norte. Una alta abundancia de cactáceas y suculentas en las posiciones donde el agua es más limitante ha sido también observada en otras áreas montañosas (Mata-González *et al.*, 2002). En estos sitios, las cactáceas son competitivamente superiores debido a su capacidad para almacenar agua, sistema radicular poco profundo y alta eficiencia en el uso del agua (Gibson & Nobel, 1986). En los sitios de menor aridez, las cactáceas son desplazadas por otras especies más competitivas como es el caso de las gramíneas  $C_3$  y  $C_4$  (Boutton *et al.*, 1980; Ehleringer & Monson, 1993).

En la ladera sur, menos expuesta a la radiación y con condiciones más húmedas, dominaron *Poa ligularis* y *Gaillardia cabreranae*, ambas especies  $C_3$ . La predominancia de la gramínea invernal *P. ligularis* en la ladera sur, no sólo puede atribuirse a las ventajas fisiológicas del ciclo  $C_3$  en posiciones de menor irradiancia (Ehleringer & Monson, 1993), sino también al hecho de que, en general, las gramíneas invernales  $C_3$  están adaptadas a las bajas temperaturas durante su estación de crecimiento (Vogel *et al.*, 1986). Con respecto a *G. cabreranae*, observaciones previas

muestran que los valores de cobertura (sur= 23 %, norte= 5 %) y densidad (sur=0.8 pl m<sup>-2</sup>, norte= 0.2 pl m<sup>-2</sup>) son mayores en la ladera sur en comparación con la norte (Kin *et al.*, 2001). Las diferencias entre las laderas, no sólo afectarían la distribución de la especie, sino también el comienzo de la estación de crecimiento, inicio de la floración y el tamaño de la planta. Las plantas presentes en la ladera de exposición norte, si bien florecen antes que en las laderas sur, alcanzan un menor tamaño (Kin *et al.*, 2005). Estas observaciones sugieren que las condiciones más mésicas de la ladera sur favorecerían el establecimiento y crecimiento de *G. cabreræ*.

Los cambios en la abundancia-cobertura de las especies serían el resultado de la variabilidad ambiental inducida por la elevación y/o exposición sobre los factores abióticos que regulan el establecimiento de las mismas. A pesar de no haber observado un patrón claro en los muestreos de humedad edáfica, los resultados del análisis de componentes principales y la presencia de especies con mayor eficiencia en el uso del agua a altas temperaturas e irradiancias, sugieren condiciones de mayor aridez en la ladera norte. La dominancia de distintas especies a lo largo del gradiente, también refleja diferentes estrategias en el uso de los recursos disponibles, principalmente agua y luz. La distribución de las plantas vasculares de acuerdo a su vía fotosintética (Tabla 1), es un claro ejemplo de la respuesta de la vegetación a las diferencias ambientales a lo largo del gradiente topográfico. Al considerar el ciclo fotosintético de las especies dominantes, podemos observar que el patrón local es similar a aquellos reportados en estudios conducidos en sistemas montañosos de mayor altitud (Boutton *et al.*, 1980; Pearcy & Ehleringer 1984; Cavagnaro, 1988; Cabido *et al.*, 1997). En general, una mayor eficiencia en el uso del agua en los ciclos fotosintéticos C<sub>4</sub> y CAM, representa una ventaja bajo condiciones cálidas y de mayor irradiancia, mientras que bajo condiciones ambientales más mésicas y con menores temperaturas, las especies C<sub>3</sub> son favorecidas (Ehleringer & Monson, 1993).

La distribución de los arbustos del género *Larrea* también parece reflejar el efecto de la exposición, dado que a la misma elevación la abundancia de los mismos fue diferente entre ambas laderas. En general, *L. cuneifolia* ocupa los sitios más secos, *L. divaricata* tiende a ser más abundante en condiciones de menor aridez lo que explicaría su menor frecuencia en la

exposición norte; mientras que *L. nitida*, la cual típicamente ocupa sitios más fríos y húmedos, se encontró sólo en la más mésica ladera sur (Méndez, 1983; Ezcurra *et al.*, 1991; Martínez Carretero, 2000).

La distribución de *Hyalis* parece estar más relacionada con la textura del suelo que con la elevación y/o la exposición. Esta especie, típica de suelos arenosos, presenta rizomas de rápido crecimiento que le permiten dominar sitios donde hay acumulación de arenas en ambas laderas (Correa, 1971; Zabalza *et al.*, 1989; Martínez Carretero, 2004). El menor número de especies observado en la comunidad de *Hyalis*, es probablemente debido al tipo de crecimiento rizomatoso de la especie que forma parches homogéneos (Correa, 1971).

En general, nuestros resultados son consistentes con lo reportado para sistemas montañosos de mayor altitud y sugieren que la distribución espacial de las plantas vasculares en las Sierras de Lihue Calel depende de las interacciones complejas que se establecen entre los factores abióticos (temperatura, humedad edáfica, pH, rocosidad) a lo largo del gradiente topográfico. En consecuencia, la variabilidad ambiental inducida por los cambios topográficos, juega un rol determinante en la distribución de la vegetación, independientemente de la escasa magnitud de la elevación del sistema de Lihue Calel. Esta conclusión resalta la necesidad de estudiar más detalladamente estos sistemas serranos aislados, que ocupan áreas muy reducidas y que no alcanzan gran desarrollo altitudinal, con el fin de evaluar su contribución a la diversidad florística.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Facultad de Agronomía-UNLPam por facilitar los vehículos utilizados para los muestreos. Gracias a L. A. Bragagnolo por la asistencia durante la recolección de datos y al Geólogo H. Malán por la asistencia técnica durante los relevamientos topográficos. Los autores también agradecen a las Cátedra de Botánica de la Facultad de Agronomía- UNLPam, como así también la excelente disposición y colaboración por parte de R. Milne, D. Muñoz y M. Romero del P.N. Lihue Calel. Gracias a B. Fernández y a los revisores externos por las sugerencias realizadas durante la preparación de esta publicación. Este proyecto fue financiado por la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UNLPam, Argentina.

## BIBLIOGRAFÍA

- ARCHER, S. 1984. The distribution of photosynthetic pathway types on a mixed-grass prairie hillside. *Am. Midl. Nat.* 111: 138-142.
- ARRIAGA, L., Y. MAYA, S. DIAZ & J. CANCINO. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. *J. Veg. Sci.* 4: 349-356.
- BOUTTON, T. W., A. T. HARRISON & B. N. SMITH. 1980. Distribution of biomass of species differing in photosynthetic pathway along an altitudinal transect in southeastern Wyoming grassland. *Oecologia* 45: 287-298.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1979. Las unidades básicas de vegetación, su estructura e interpretación. In: *Fitosociología*, pp. 16-134. 3th ed. H. Blume Ediciones, Madrid.
- BURKE, A. 2003. How special are Etendeka mesas? Flora and elevation gradients in an arid landscape in north-west Namibia. *J. Arid Environ.* 55: 747-764.
- BURKE, I. C., W. A. REINERS & R. K. OLSON. 1989. Topographic control of vegetation in a mountain big sagebrush steppe. *Vegetatio* 84: 77-86.
- CABIDO, M., N. ATECA, M. E. ASTEGIANO & A. M. ANTON. 1997. Distribution of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses along an altitudinal gradient in Central Argentina. *J. Biogeogr.* 24: 197-204.
- CABRERA, A. L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. In: *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. 2nd ed. 2: 1-85. Editorial Acmé, Buenos Aires.
- CAVAGNARO, J. B. 1988. Distribution of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina. *Oecologia* 76: 273-277.
- CORREA, M. N. 1971. *Flora patagónica. Parte VII. Compositae*. Colección Científica del INTA, Buenos Aires.
- CORREA, M. N. 1999. *Flora Patagónica. Parte VI: Dicotyledoneas Gamopetalas (Ericaceae a Calyceraceae)*. INTA, Buenos Aires.
- ELHERINGER, J. R. & R. K. MONSON. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 411-439.
- EZCURRA, E., C. MONTAÑA & S. ARIZAGA. 1991. Architecture, light interception, and distribution of *Larrea* species in the Monte Desert, Argentina. *Ecology* 72: 23-34.
- FREUND, R. J., R. C. LITTELL & P. C. SPECTOR. 1986. *SAS System for linear models*. SAS Institute, Inc., Cary, NC.
- FUNES, G. & M. CABIDO. 1995. Variabilidad local y regional de la vegetación rupícola de las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 24: 173-188.
- GIBSON, A. C. & P. S. NOBEL. 1986. *The cactus primer*. 1st ed. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- GUERRERO-CAMPO, J., F. ALBERTO, J. HODGSON, J. M. GARCÍA-RUIZ & G. MONTSERRAT-MARTÍ. 1999. Plant community patterns in a gypsum area of NE Spain. I. Interactions with topographic factors and soil erosion. *J. Arid Environ.* 41: 401-410.
- HSIEH, C.-F., Z.-S. CHEN, Y.-M. HSU, K.-C. YANG & T.-H. HSIEH. 1998. Altitudinal zonation of evergreen broad-leaved forest on Mount Lopei, Taiwan. *J. Veg. Sci.* 9.2: 201-212.
- INTA, PROVINCIA DE LA PAMPA & FACULTAD DE AGRONOMÍA. 1980. *Inventario Integrado de los Recursos Naturales de la Provincia de La Pampa*. Buenos Aires. 493 pp.
- JURY, W. A. & B. BELLANTUONI. 1976. Heat and water movement under surface rocks in a field soil: I. Thermal effects. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 40: 505-509.
- KIN, A. G., M. B. MAZZOLA & G. TAMBORINI. 2005. El Parque Nacional Lihue Calel. In: Fundación Chadileuvu (ed), *Temas Pampeanos: Recursos hídricos, medio ambiente e historia*. pp. 89-109. Editorial Pampeana.
- KIN, A. G., M. B. MAZZOLA, E. F. A. MORICI, G. TAMBORINI & L. A. BRAGAGNOLO. 2001. Efecto de la topografía en la densidad y cobertura de *Gaillardia cabreræ* (Asteraceae) en el Parque Nacional Lihue Calel, Argentina. Actas I Reunión Binacional de Ecología. XX Reunión Argentina de Ecología. X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile. pp. 140. Bariloche, Río Negro.
- LAWSON, G. W., J. JENÍK & K. O. ARMSTRONG-MENSAH. 1968. A study of a vegetation catena in Guinea savanna at Mole Game Reserve Ghana. *J. Ecol.* 56: 505-522.
- MARTÍNEZ CARRETERO, E. 1999. Saxicolous and riparian vegetation of a piedmont in central-western Argentina. *J. Arid Environ.* 42: 305-317.
- MARTÍNEZ CARRETERO, E. 2000. Vegetación de los Andes Centrales de la Argentina. El Valle de Uspallata, Mendoza. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 34: 127-148.
- MARTÍNEZ CARRETERO, E. 2004. La provincia fitogeográfica de la Payunia. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 39: 195-226.
- MATA-GONZALEZ, R., R. D. PIEPER & M. M. CARDENAS. 2002. Vegetation patterns as affected by aspect and elevation in small desert mountains. *Southwest. Nat.* 47: 440-448.
- MAZZOLA, M. B., E. F. MORICI & A. G. KIN. 2004. La vegetación del cerro Agua del Tunduque (Sierras de Chachahuen, Mendoza, Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 39: 255-264.
- MC AULIFFE, J. R. 1994. Landscape evolution, soil formation, and ecological patterns and processes in Sonoran Desert Bajadas. *Ecol. Monogr.* 64: 111-148.
- MÉNDEZ, E. 1983. Dinamismo de los jarillales de *Larrea cuneifolia* y *L. divaricata* en El Glacis del Atamisque, Mendoza. *Deserta* 7: 183-191.
- MÉNDEZ, E. 2004. La vegetación de los Altos Andes I. Pisos de vegetación del flanco oriental del Cordón del Plata (Mendoza, Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 39: 227-253.
- MORELLO, J. H. 1958. La provincia Fitogeográfica del Monte. *Opera Lill.* 2: 1-155.
- NOBEL, P. S., P. M. MILLER & E. A. GRAHAM. 1992.



- Influence of rocks on soil temperature, soil water potential, and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia* 92: 90-96.
- ORLÓCI, L. 1978. *Multivariate analysis in vegetation science*. Junk, The Hague.
- PEARCY, R. W. & J. EHLERINGER 1984. Comparative ecophysiology of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Plant, Cell Environ.* 7: 1-13.
- SALA, O. E., R. A. GOLLUSCIO, W. K. LAUENROTH & A. SORIANO. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia* 81: 501-505.
- SAS INSTITUTE. 1988. *SAS/STAT users' guide*. 6.03 ed. SAS Institute, Inc, Cary, NC.
- SOIL SURVEY DIVISION STAFF. 1993. *Soil Survey Manual*. United States Department of Agriculture Handbook n° 18.
- STEIBEL, P. E., Z. E. RÚGOLO DE AGRASAR, H. O. TROIANI & O. MARTÍNEZ. 1997. Sinopsis de las gramíneas (*Gramineae* Juss) de la Provincia de La Pampa. *Rev. Fac Agronomía, UNLPam.* 9 (Supl. 1): 1-122.
- TAN, K. H. 1996. *Soil sampling, preparation, and analysis*. Marcel Dekker, N.Y.-N.Y.
- VOGEL, J. C., A. FULS & A. DANIN. 1986. Geographical and environmental distribution of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses in the Sinai, Negev, and Judean deserts. *Oecologia* 70: 258-265.
- WHITTAKER, R. H., S. W. BUOL, W. A. NIERING & Y. H. HAVENS 1967. A soil and vegetation pattern in the Santa Catalina Mountains, Arizona. *Ecology* 48: 440-450.
- ZABALZA, M. I., J. C. BARREIX & E. CANO. 1989. Relevamiento fitosociológico del Parque Nacional Lihue Calel - La Pampa- Argentina. *Rev. Fac. Agron. UNLPam.* 4: 69-94.
- ZULOAGA, F. O. & O. MORRONE. 1996a. Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina. I. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 60: 1-323.
- ZULOAGA, F. O. & O. MORRONE. 1996b. Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina. I, Pteridophyta, Gymnospermae y Angiospermae (Monocotyledonae). *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 74: 1-1269.

Recibido el 11 de Noviembre de 2006, aceptado el 31 de Octubre de 2007.

