

Distribución espacial de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en relación al espacio disponible y al banco de semillas

Marta Leonor de Viana

Cátedra de Ecología, Universidad Nacional de Salta, Buenos Aires 177, Salta, Argentina. Correo electrónico: deviana@ciunsa.edu.ar

(Rec. 16-VI-1995. Rev. 23-X-1995. Acep. 18-I-1996)

Abstract: Pattern of *Trichocereus pasacana* was studied in relation to both the available space and the seed bank, in two sites: Cardonal and Duendeyacu at Los Cardones National Park (Salta, Argentina); 96% of the cactii were associated with other shrub species. Association levels were not correlated with plant height. There were more individuals than would be expected by chance under the canopy of *Larrea divaricata*, *Aphyllocladus spartioides* and *Prosopis ferox*. The seeds in the bank were more abundant than expected under the canopy of *Baccharis boliviensis*, *Verbena* sp, *Prosopis ferox*, *Aphyllocladus spartioides* and *Senna cressiramea*, a result that is partially correlated with the observed in the population.

Key words: Spatial distribution, seed bank, association, nurse plant, available space, *Trichocereus pasacana*, Los Cardones National Park.

Estudios realizados en zonas áridas, y semiáridas de Méjico, Iraq, Estados Unidos y Argentina, han destacado la importancia de las interacciones bióticas en el establecimiento y supervivencia de un número de anuales y cactáceas (*Carnegiea gigantea*, *T. pasacana*, *Opuntia leptocaulis*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *Mammillaria colina*, entre otras) que comúnmente crecen bajo la copa de árboles y arbustos denominados plantas nodrizas (nurse plants) (Went 1942, Muller & Muller 1953, Agnew & Haines 1960, Hutto *et al.* 1986, McAuliffe 1984, Acreche *et al.* 1989, de Viana *et al.* 1990, Valiente-Baunet *et al.* 1991a).

En el desierto de Sonora, la interacción entre el Sahuaro (*C. gigantea*) y su planta nodriza paloverde (*Cercidium microphyllum*), fue interpretada como un ejemplo de comensalismo (Barbour *et al.* 1980) y utilizada en la explicación de las fluctuaciones poblacionales del sahuaro (Vandermeer 1980).

Esta asociación determinaría un tipo de distribución espacial condicionado por la presencia de otras especies vegetales (planta nodriza) y ha sido interpretado con base en los requerimientos de estas cactáceas para su establecimiento y supervivencia (Turner *et al.* 1966, Steenberg & Lowe 1977, Nobel 1980, Jordan & Nobel 1981, Valiente-Baunet *et al.* 1991a,b).

Estudios sobre *T. pasacana* (Web. Britton et Rose) sugieren que en el área del Parque Nacional los Cardones, la jarilla, *Larrea divaricata*, estaría cumpliendo el papel de planta nodriza (Acreche *et al.* 1989, de Viana *et al.* 1990), influyendo en el patrón de distribución de los cardones.

El supuesto de una interacción positiva cardón-jarilla, implicaría que la cantidad de renuevos de cardón que crecen bajo la copa de las jarillas, debería ser superior al que podría esperarse por azar y que la presencia, abundancia y patrón de distribución de los cardones, estaría condicionado por esos parámetros en la jarilla.

Es probable que para la germinación y establecimiento exitoso, los cardones necesiten de un microambiente específico como el mencionado anteriormente. No obstante, esas características podrían ser cubiertas por otras de las especies arbustivas que crecen en la zona, como *B. boliviensis*, *P. ferox*, *P. tetraacantha*, *A. spartioides*, y *F. fiebrigii* entre otras.

El objetivo del trabajo es evaluar la distribución espacial de *T. pasacana* en relación al espacio disponible y si existe relación entre ese patrón y las semillas presentes en el banco.

MATERIALES Y MÉTODOS

Area de estudio: El estudio se realizó en el Parque Nacional Los Cardones, provincia de Salta (N.O. República Argentina), en dos sitios del Valle de Tin Tin (25° 23' S, 65° 51' W), de 9000 ha de extensión: Cardonal y Aguada Duendeyacu, situados a 7 km de distancia. El clima es árido, la precipitación anual promedio en Cachi (25° 7' S, 66° 12' W), 40 km al norte del sitio de estudio, es de 146 ± 67 mm (media de 46 años de registro). Más del 90% de las precipitaciones se producen de diciembre a marzo. Todo el año existe una gran amplitud térmica diaria, superior a los 20°C (de Viana 1995).

Distribución espacial y asociaciones: La población de cardones se muestreó con nueve transectas en faja de 100 x 10 m ubicadas al azar, en cada zona considerada. En cada transecta se registró el número de cardones, la altura (con tubo de aluminio telescópico), y la presencia o ausencia de planta nodriza (cuando su copa incluía la base del cardón, distancia cero).

La distribución espacial de los cardones, considerando tres clases de altura: renuevos (< 11 cm), juveniles (11 < X < 150 cm) y adultos (>150 cm), se analizó en relación al área cubierta por dos ambientes contrastantes: suelo desnudo y cobertura de las especies arbustivas en conjunto, como así también considerando la cobertura de cada una de las especies arbustivas, empleando la prueba G de bondad de ajuste y la de Haberman (Greig-Smith 1983), bajo la hipótesis nula que la abundancia de cardones es una función del área cubierta por cada microambiente considerado.

Banco de semillas: El banco de semillas se estimó trazando tres transectas de 100 x 1 m partiendo del centro de las áreas de estudio, en direcciones elegidas al azar, generadas según un círculo imaginario de 360°. En cada transecta se registró la especie vegetal y su cobertura lineal. Bajo cada planta base, se tomaron tres muestras de suelo de 10 cm de diámetro y 2 cm de profundidad. Se extrajeron además, muestras en nueve puntos al azar en suelo desnudo. El muestreo se realizó en dos años consecutivos, 1992 y 1993. Cada muestra de suelo se pulverizó suavemente y se tamizó, a los efectos de aislar las semillas de cardón.

Distribución espacial de plantas y semillas: A los efectos de comparar si existe correspondencia entre la distribución espacial de los cardones y la abundancia de las semillas en el banco, se probó la hipótesis nula (G) que la presencia de los cardones bajo las distintas nodrizas, es una función de la abundancia relativa de las semillas encontradas en el banco, en los distintos microambientes considerados (Sokal & Rolf 1981).

RESULTADOS

Composición de la población, densidad y asociación: La densidad de los cardones es de 43/ha ± 15 en el Cardonal y 65/ha ± 38 en Duendeyacu. La composición por clases de altura fue diferente en ambas zonas, con 1% de renuevos, 46% de juveniles y 52% de adultos en el Cardonal y 35% de renuevos, 41% de juveniles y 24% de adultos en Duendeyacu (Cuadro 1).

CUADRO 1

Caracterización de los sitios de estudio: con respecto a abundancia (individuos/ha ± desvío estándar) y composición por clase de altura de T. pasacana, diversidad de especies arbustivas (Shannon y riqueza) y altitud

Parámetro	Sitios de estudio	
	Cardonal	Duendeyacu
Densidad (Ind./ha ± D.S.)	43 ± 14.8	65 ± 38.4
Renuevos (%)	1	35
Juveniles (%)	46	41
Adultos (%)	52	24
Shannon	1.23	3.17
Riqueza	7	19
Altitud (msnm)	2803	2610

El porcentaje de cardones asociado con otras especies vegetales (creciendo a una distancia cero) en toda la población (N = 248) fue del 96%, de los cuales el 71% estuvo asociado con *L. divaricata*, el 10 % con *P. ferox*, el 7% con *A. spartioides*, el 3% con *B. boliviensis*, el 2% con *G. glutinosa* y un 3% con otras especies vegetales como *P. tetraantha*, *F. fiebrigii*, *Senecio* sp y *Verbena* sp. No se detectaron diferencias en la proporción de cardones asociados a especies vegetales según las distintas clases de altura, consideradas para el total de la población que incluye las dos zonas (N = 248; renuevos, juveniles, adultos. $X^2 = 4.7$; $P = 0.09$) (Cuadro 2, Fig. 1).

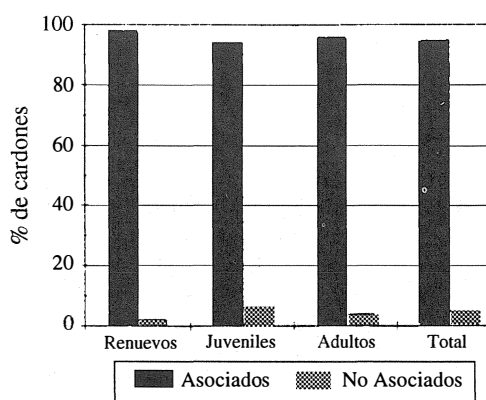


Fig. 1. Cardones asociados por clase de altura y en la población total.

El grado de asociación de las distintas clases de altura fue diferente en las dos zonas estudiadas. En el Cardonal, hubo una mayor proporción de renuevos sin asociación ($X^2 = 37$; $P < 0.000001$), mientras que en Duendeyacu los juveniles presentaron la mayor proporción sin asociar ($X^2 = 20$; $P = 0.0003$) (Fig. 2).

En ambas zonas se probó la hipótesis nula (G, bondad de ajuste) de que la cantidad de *T. pasacana* asociados o no a otras especies vegetales, es una función del área total cubierta por dos tipos de microambientes diferentes: las copas de todas las especies arbustivas y el suelo desnudo, ya que constituirían los lugares contrastantes para la germinación y establecimiento de la especie. En ambas zonas, la diferencia fue altamente significativa ($G = 206$ y 66 respectivamente, $P < 0.001$), encontrándose más cardones de los que podría esperarse por azar, bajo la copa de las especies arbustivas (Fig. 1, 2).

Excluyendo del análisis la cobertura de suelo desnudo (que supera el 76%) y considerando las distintas especies arbustivas, también se detectaron diferencias significativas ($G = 68$ y 145 ; $P < 0.001$, para ambas zonas respectivamente) (Cuadro 3). En el Cardonal, *T. pasacana* es significativamente más frecuente, bajo *L. divaricata* y menos frecuente bajo *P. tetraantha*, *F. fiebrigii* y otras especies arbustivas de lo que podría esperarse con base en la cobertura. En Aguada Duendeyacu, *T. pasacana* es significativamente más frecuente bajo *P. ferox* y *A. spartioides* y menos frecuente bajo *G. glutinosa* y otras especies (Prueba de Haberman, Cuadro 3).

CUADRO 2

Cardones asociados y sin asociación a otras especies arbustivas en los dos sitios de estudio

Sitio	Cardones %	Ld	Cardones asociados a					Sin asoc.
			Pf	As	Bb	Gg	Otras	
Cardonal								
Renuevos	4	50	0	0	0	0	25	25
Juveniles	75	94	0	0	0	0	3	2
Adultos	89	96	0	0	0	0	1	1
Población	168	94	0	0	0	0	2	2
Duendeyacu								
Renuevos	40	38	23	32	5	2	0	0
Juveniles	46	33	17	15	13	2	4	15
Población	116	37	24	17	7	5	3	6
Total	284	71	10	7	3	2	3	4

Referencias: Ld: *L. divaricata*; Pf: *P. ferox*; As: *A. spartioides*; Bb: *B. boliviensis*; Gg: *G. glutinosa*; Otras: *P. tetraantha*, *Senecio* sp, *Verbena* sp, *F. fiebrigii*.

CUADRO 3

Distribución espacial de *T. pasacana* en función de la cobertura de las distintas especies arbustivas de la comunidad

Especie vegetal	Cobertura	Cardonal		Prueba de Haberman
		Observado	Esperado	
<i>L. divaricata</i>	58	147	88	6.3
<i>P. tetraacantha</i>	25	2	38	-5.8
<i>F. fiebrigii</i>	8	2	12	-2.8
Otras spp*	9	0	13	-3.6
		Duendeyacu		
<i>L. divaricata</i>	52	43	57	-1.8
<i>G. glutinosa</i>	17	6	19	-2.9
<i>B. boliviensis</i>	6	8	7	0.6
<i>S. crassiramea</i>	5	3	5	-0.9
<i>A. spartioides</i>	4	20	4	8.0
<i>P. ferox</i>	3	28	3	15.0
Otras spp**	13	1	14	-4.0

Referencias: Los valores de Haberman > 2, son significativamente diferentes, 5% de la Distribución Normal. **B. boliviensis*, *P. ferox*, *Verbena* sp, ***F. fiebrigii*, *Senecio* sp, *Salvia* sp.

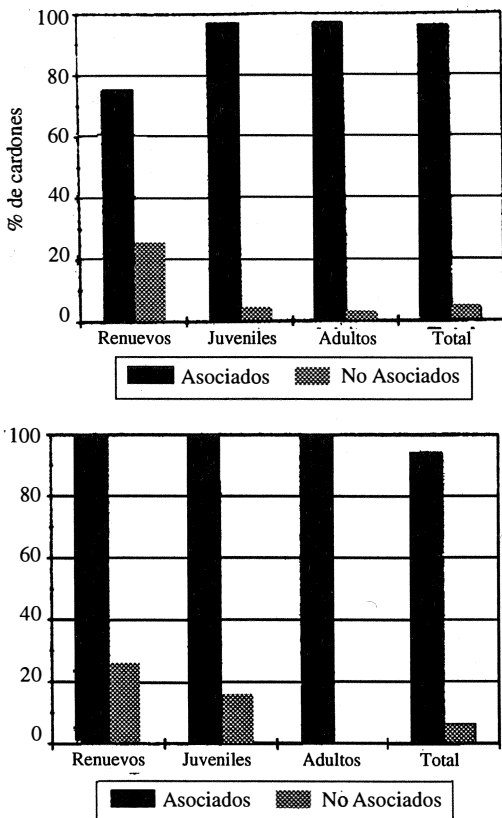


Fig. 2. Cardones asociados por clase de altura en el Cardonal (arriba) y en Duendeyacu (abajo).

Almacenamiento en el banco: El número total de semillas en 1000 ml de suelo procesado en los distintos microambientes considerados, fue de 26 (1991, N = 116) y 27 (1992, N = 144) en el Cardonal y 38 (1991, N = 51) y 18 (1992, N = 125) en Aguada Duendeyacu (Cuadro 4). En el Cardonal, el mayor número de semillas se encontró alrededor de *T. pasacana*, siendo reducido el número de semillas bajo la copa de otras especies vegetales. En ninguna zona se encontraron semillas en las muestras de suelo desnudo.

En ambas zonas se detectaron marcadas diferencias entre el número de semillas observado y el esperado en los distintos microambientes muestreados en relación a su cobertura relativa. Las semillas de *T. pasacana* se encuentran más frecuentemente de lo que podría esperarse por azar, bajo la copa de las especies arbustivas ($G = 1160$ y 5019 ; $P < 0.00001$, para Cardonal y Duendeyacu respectivamente), similar a lo observado con la distribución de los cardones (Fig. 3).

Tomando en consideración sólo la cobertura de las especies arbustivas, también se detectaron diferencias significativas en el número de semillas bajo las distintas copas. En el Cardonal, el número de semillas encontrado bajo *L. divaricata* y *P. tetraacantha* es menor que el esperado con base en su cobertura, mientras que es mayor bajo *B. boliviensis*, *P. ferox* y *Verbena* sp ($G = 254$; $P < 0.0001$) (Cuadro 5). En

CUADRO 4

Banco de semillas bajo la copa de las especies arbustivas y en suelodesnudo, en los dos sitios y años de estudio

Banco de semillas 1992							
Cardonal				Duendeyacu			
Microambiente	Semillas	Ger	Vol	Microambiente	Semillas	Ger	Vol
<i>L. divaricata</i>	4	12	4088	<i>L. divaricata</i>	0	0	1140
<i>F. fiebrigii</i>	1	0	2212	<i>F. fiebrigii</i>	0	0	306
<i>B. boliviensis</i>	6	0	1440	<i>A. spartioides</i>	2	0	1230
<i>P. tetraacantha</i>	4	0	2109	<i>Salvia</i> sp	0	0	372
<i>Verbena</i> sp	0	0	375	<i>S. crassiramea</i>	3	0	1115
<i>P. ferox</i>	4	0	465	<i>T. pasacana</i>	33	11	2916
<i>T. pasacana</i>	7	42	6872	Suelo desnudo	0	0	1320
Suelo desnudo	0	0	1620	Total	38	11	8399
Total	26	27	19181				
			1993				

Banco de semillas 1993							
Cardonal				Duendeyacu			
Microambiente	Semillas	Ger	Vol	Microambiente	Semillas	Ger	Vol
<i>L. divaricata</i>	2	14	2940	<i>L. divaricata</i>	1	0	2325
<i>F. fiebrigii</i>	1	0	1495	<i>F. fiebrigii</i>	0	0	2175
<i>B. boliviensis</i>	2	0	1260	<i>P. ferox</i>	1	33	4075
<i>P. tetraacantha</i>	1	0	1884	<i>A. spartioides</i>	3	25	2350
<i>Verbena</i> sp	2	0	2250	<i>S. crassiramea</i>	0	0	2130
<i>P. ferox</i>	11	28	651	<i>B. boliviensis</i>	1	50	1900
<i>T. pasacana</i>	8	16	15235	<i>G. glutinosa</i>	2	20	3195
Suelo desnudo	0	0	1620	<i>T. pasacana</i>	10	11	8130
Total	27	15	27560	Suelo desnudo	0	0	1670
				Total	18	15	27950

Referencias: Semillas: número / 1000 ml de suelo; Ger: porcentaje de germinación; Vol: volumen de tierra procesado.

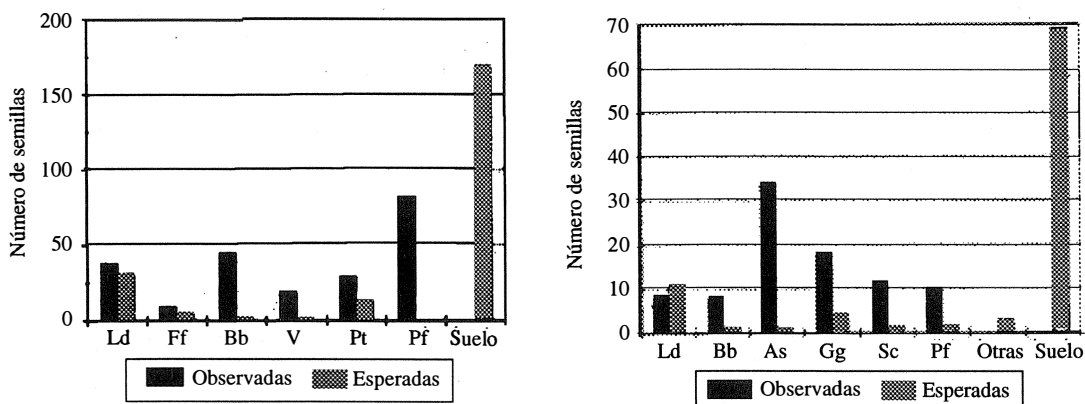


Fig. 3. Semillas de cardón observadas y esperadas por microambiente (Ld: *L. divaricata*; Ff: *F. fiebrigii*; Bb: *B. boliviensis*; V: *Verbena* sp; Pt: *P. tetraacantha*; Pf: *P. ferox*; As: *A. spartioides*; Gg: *G. glutinosa*; Suelo: suelo desnudo) en el Cardonal (arriba) y en Duendeyacu (abajo).

CUADRO 5

Número total de semillas observado (O) y esperado (E) bajo la copa de las especies arbustivas

Microambiente	Cobertura	Cardonal		Haberman
		O	E	
<i>L. divaricata</i>	58	19	66	-5.8
<i>F. fiebrigii</i>	8	5	9	-1.3
<i>B. boliviensis</i>	4	23	5	8.1
<i>P. tetraacantha</i>	25	15	28	-2.5
<i>Verbena</i> sp	2	10	2.5	4.7
<i>P. ferox</i>	2	41	2.5	24.4
Total	99	222	222	
		Duendeyacu		
<i>L. divaricata</i>	52	8	46	-5.6
<i>A. spartioides</i>	4	34	4	15
<i>S. crassiramea</i>	5	11	4	-3.5
<i>G. glutinosa</i>	17	18	15	-0.8
<i>B. boliviensis</i>	6	8	5	1.3
<i>P. ferox</i>	3	10	3	4.1
Otras spp.	13	0	12	-3.5
Total	100	89	89	

Referencias: Los valores absolutos de Haberman > 2, son significativamente diferentes, 5% de la Distribución Normal. Cobertura: %; semillas: número / 1000 ml de suelo. (G = 254 y 90; P < 0.001 para Cardonal y Duendeyacu respectivamente).

CUADRO 6

Prueba de Haberman para el número de cardones observado (O) y esperado (E) en asociación con otras especies arbustivas, con base en la abundancia relativa de las semillas en el banco

Microambiente	Ab. Rel semillas	Cardonal		Prueba de Haberman
		O	E	
<i>L. divaricata</i>	0.17	158	28	24.5
<i>P. tetraacantha</i>	0.13	2	21	-4.0
<i>F. fiebrigii</i>	0.04	2	7	-1.9
<i>B. boliviensis</i>	0.20	0	32	-5.7
<i>Verbena</i> sp	0.09	0	15	-3.9
<i>P. ferox</i>	0.36	0	66	-8.7
		Duendeyacu		
<i>L. divaricata</i>	0.09	43	10	10.0
<i>G. glutinosa</i>	0.20	6	22	-3.0
<i>B. boliviensis</i>	0.09	8	10	-0.6
<i>S. crassiramea</i>	0.12	3	13	-2.7
<i>A. spartioides</i>	0.38	20	41	-3.0
<i>P. ferox</i>	0.11	28	12	4.6

Duendeyacu, las semillas fueron más abundantes de lo esperado bajo la copa de *A. spartioides*, *P. ferox* y *S. crassiramea* y menores de lo esperado bajo *L. divaricata* y otras especies arbustivas (G = 90; P < 0.001) (Cuadro 5).

Distribución espacial de plantas y semillas: La distribución espacial de los cardones

difiere de la que podría esperarse con base en la abundancia relativa de las semillas encontradas en el banco. En el Cardonal, los cardones son significativamente más frecuentes bajo la copa de *L. divaricata* y menos frecuentes bajo *P. tetraacantha*, *Verbena* sp y *P. ferox*. En Duendeyacu, son más frecuentes bajo *L. divaricata* y *P. ferox* y significativamente menos frecuentes

bajo *G. glutinosa*, *S. crassiramea* y *A. spartioides*. La abundancia de los cardones bajo la copa de *F. fiebrigii* en el Cardonal y de *B. boliviensis* en Duendeyacu, no difiere de la esperada según la abundancia relativa de las semillas encontradas en el banco (Cuadro 6).

DISCUSIÓN

Los factores que influyen en la agregación de especies en las comunidades de zonas áridas han sido abordados a partir del estudio de las restricciones físicas, de las interacciones bióticas derivadas de las limitaciones impuestas por los ambientes xéricos y de las interacciones interespecíficas (competencia y predación) (Turner *et al.* 1966, Steenberg & Lowe 1977, Yeaton 1978, McAuliffe 1984, Franco & Novel 1989, Valiente-Baunet 1991b, Vetaas 1992). La mayoría de los estudios concuerda en la importancia de los micrositios favorables para el éxito de la germinación y el establecimiento de las plántulas.

No obstante, existen controversias acerca de la especificidad de la interacción cactáceas-nodrizas (Arriaga *et al.* 1993), la relación facilitación-competencia a lo largo del ciclo vital de ambas especies (Yeaton 1978, McAuliffe 1984, Fowler 1986) y del papel de la depredación (Shreve 1919, Niering *et al.* 1963, Steenberg & Lowe 1977, Reader 1990).

A diferencia de otros estudios, no se detectaron cambios en el nivel de asociación en las distintas clases de altura de los cardones, por lo que podría descartarse un patrón cíclico de reemplazo cactáceas-nodrizas, relacionado con la competencia por el agua, que fuera reportado en otras zonas áridas (McAuliffe 1984, Fowler 1986, Valiente-Baunet *et al.* 1991a). No obstante, sería necesario relaizar un trabajo específico para comprobar la posible ausencia de competencia cardón-nodriza.

El bajo porcentaje de cardones sin asociación (5%) con otras especies vegetales, sugiere en este caso, la importancia de la planta nodriza, como fuera destacado anteriormente para otras cactáceas. En ambas zonas, *L. divaricata* es la especie con mayor número de cardones asociados. No obstante, la interacción no es estricta, ya que otras especies cumplen el mismo rol, a pesar de su escasa cobertura, como *P. ferox* y *A. spartioides*.

La abundancia de cardones asociados con *B. boliviensis*, no difiere de la esperada con base en su abundancia relativa, a pesar de estar presente, ser abundante y contener bajo su copa, gran cantidad de semillas de cardón. Esta especie posee hojas perennes, con gran cantidad de compuestos resinosos, los que podrían presentar efectos alelopáticos. Sería importante corroborar esta apreciación, ya que en experimentos de germinación, se observó una disminución en el porcentaje de germinación de las semillas mantenidas bajo la copa de esta especie (de Viana 1995).

Una situación similar ocurre con *S. crassiramea* y *Verbena* sp, arbustos bajo los cuales existe una concentración de semillas superior a la que podría esperarse en relación a su cobertura. No obstante, la proporción de cardones asociados a estas especies, es significativamente menor de la que podría esperarse por azar. Estas especies pierden las hojas durante el invierno y por lo tanto no serían eficaces protectoras contra la radiación ni las heladas.

F. fiebrigii y *P. tetraacantha*, cuando presentes en la comunidad, son muy abundantes. Los cardones son significativamente menos frecuentes bajo estas especies y la abundancia de semillas bajo su copa no difiere de la que podría esperarse por azar en relación a su cobertura para la primera y es significativamente menor para la segunda. Ambos son arbustos deciduos; es poco probable que actúen como perchas debido a su arquitectura y, además, bajo la copa de *P. tetraacantha*, son frecuentes las cuevas de roedores granívoros (de Viana 1995).

De la relación encontrada entre la distribución espacial de los cardones y las semillas, se podría inferir una mortandad diferencial de las semillas o plántulas que emergen bajo *B. boliviensis*, *verbena* sp y *S. crassiramea*, ya que bajo la copa de estas especies, las semillas son más frecuentes de lo esperado, mientras que los cardones son significativamente menos frecuentes. Contrariamente, bajo *L. divaricata* en ambos sitios (Cardonal y Duendeyacu) y bajo *P. ferox* en Duendeyacu, la probabilidad de supervivencia de las semillas y plántulas sería máxima.

Asimismo, la acumulación diferencial de semillas bajo los arbustos, podría indicar la actividad de vertebrados dispersores, como en el caso de *P. ferox*, que es utilizado como percha. La diferencia entre sitios con respecto

a esta especie podría radicar en la forma de crecimiento. En Duendeyacu es arbórea, mientras que en el Cardonal no supera 1 m de altura, y si bien es utilizado como percha, el desarrollo de la copa no sería el suficiente para proteger a las plántulas del cardón.

A. spartioides, *S. crassiramea*, *B. bolivien-sis* y *Verbena* sp, son también sitios de acumulación diferencial de semillas. En estos casos, es probable que se deba a la acción conjunta de vertebrados dispersores y de las precipitaciones ya que dada la gran ramificación que presentan desde su base, podrían concentrar las semillas que son arrastradas con las lluvias.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó como parte de un proyecto mayor, financiado por la International Foundation for Science.

RESUMEN

En dos sitios del Parque Nacional Los Cardones, se estudió la distribución de *T. pasacana*, en función del espacio disponible y la relación entre la distribución espacial de las plantas y la abundancia de semillas en el banco. El 96% de los cardones se encontró asociado con otras especies arbustivas. No se detectaron diferencias en el nivel de asociación en las distintas clases de altura consideradas. En ambas zonas, el reclutamiento de esta especie estaría restringido a las áreas bajo la copa de especies arbustivas que actuarían como nodrizas. Esta asociación no es función de la abundancia relativa o cobertura de las distintas especies en la comunidad, habiendo más cardones de los que podría esperarse por azar asociados con *L. divaricata*, *A. spartioides* y *P. ferox*. Las semillas presentes en el banco fueron más abundantes de lo esperado bajo la copa de *B. bolivien-sis*, *Verbena* sp, *P. ferox*, *A. spartioides* y *S. crassiramea*, patrón que se corresponde parcialmente con el observado en la población.

REFERENCIAS

- Acreche, N., M. de Viana y C. Palaci. 1989. Los cardones: distribución, abundancia y crecimiento. Com. Mus. Cs. Nat. (Salta, Argentina), Serie Conocer para Preservar # 7, 15 p.
- Agnew, A.W.Q. & R.W. Haines. 1960. Studies on the plant ecology of the Jazira of central Iraq. Bull. Coll. Sci. Bagdad, 5: 41-60.
- Arriaga, L., Y. Maya, S. Díaz & J. Cancino. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. J. Veget. Sci. 4: 349-356.
- Barbour, M.G., J.H. Burk & W.D. Pitts. 1980. Terrestrial plant ecology. Benjamin / Cummings, Menlo Park, California.
- De Viana, M., N. Acreche, R. Acosta y L. Moraña. 1990. Población y asociaciones de *Trichocereus pasacana* en Los Cardones, Argentina. Rev. Biol. Trop. 38: 383-386.
- De Viana, M.L. 1995. Distribución del cardón (*Trichocereus pasacana*): ¿Asociación positiva o dispersión?. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba.
- Fowler, N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. Annu. Rev. Ecol. Syst. 17: 89-110.
- Franco, A.C. & P.S. Nobel 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cactii. J. Ecol. 77: 870-886.
- Greig-Smith, P. 1983. Quantitative Plant Ecology. Blackwell, Oxford. 329 p.
- Hutto, R.L., J.R. McAuliffe & L. Hogan. 1986. Distributional associates of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). Southw. Nat. 31: 469-476.
- Jordan, W.P. & P.S. Nobel. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. Ecology 62: 901-906.
- McAuliffe, J.R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. Oecologia (Berlin) 64: 319-321.
- Muller, W.H. & C.H. Muller. 1953. The association of desert annuals with shrubs. Am. J. Bot. 40: 53-60.
- Niering, W.A., R.H. Whittaker & C.H. Lowe. 1963. The saguaro: a population in relation to environment. Science 142: 15-23.
- Nobel, P.S. 1980. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. Bot. Gaz. 141: 188-191.
- Reader, R.J. 1990. Control of seedling emergence by ground cover: a potential mechanism involving seed predation. Can. J. Bot. 69: 2084-2087.
- Shreve, F. 1910. The rate of establishment of the giant cactus. Plant World 13: 234-240.
- Sokal, R.R. & F.J. Rolf. 1981. Biometry. Freeman, San Francisco. 362 p.
- Steenbergh, W.F. & C.H. Lowe. 1977. Ecology of the Saguaro: II, Reproduction, Germination, Establishment, Growth, and Survival of the young plant. National Park Service scientific monograph # 8. Government Printing Office, Washington D.C.

- Turner, R.M., S.M. Alcorn, G. Olin & J.A. Booth.1966, The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Bot. Gaz.* 127: 95-102.
- Valiente-Baunet, A.,A. Bolongaro-Crevenna, O.Briones, E.Ezcurra, M. Rosas, H. Nuñez, G. Barnard & E. Vazquez.1991, a. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in asemi arid environment in central Mexico. *J. Veg. Sci.* 2: 15-20.
- Valiente-Baunet, A., F. Vite & J.A. Zavala-Hurtado.1991, b. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *J. Veg. Sci.* 2: 11-14.
- Vandermeer, J. 1980. Saguaro and nurse trees: a new hypothesis to account for population fluctuations. *Southw. Nat.* 25: 357-360.
- Vetaas, O.R.1992. Micro-site effects of trees and shrubs in dry savanas. *J. Veg. Sci.* 3: 337-344.
- Went, F.W. 1942. The dependence of certain annual plants on shrubs in the Southern California desert. *Bull. Torrey Bot. Club* 69: 100-114.
- Yeaton, I.R.1978. A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan desert. *J. Ecol.* 74: 587-595.