

Patrones de Sucesión Vegetal: Implicancias para la conservación de las Lomas de Atiquipa del Desierto Costero del Sur del Perú

DIEGO A. SOTOMAYOR MELO, PERCY JIMÉNEZ MILÓN

Departamento Académico de Biología. Universidad Nacional de San Agustín de Arequipa

Email: diego.sotomayor@gmail.com, pejimi@hotmail.com

RESUMEN

El estudio de los patrones de sucesión vegetal se espera contribuya al uso sostenible y conservación de las Lomas de Atiquipa, ecosistemas frágiles que se desarrollan bajo la influencia de neblinas invernales en la zona árida costera de Arequipa, sur del Perú. Se monitorearon las especies, su abundancia y la cobertura de hojarasca en dos cerros: Barrera, producto de una perturbación reciente, y Lagunillas, producto de sobrepastoreo y tala que cesó hace aproximadamente cuatro años. El monitoreo se realizó entre febrero 2005 y febrero 2006 utilizando 90 parcelas de 0,5 x 0,5 m; 45 por cerro. Barrera presentó una comunidad dominada por arbustos, producto de una perturbación rápida y muy significativa, integrada por plantas residentes y colonizadoras, representando un ecosistema de sucesión primaria autogénica temprana. En este cerro probablemente las arbustivas residentes estarían favoreciendo la instalación de otras especies. De otro lado, Lagunillas con una comunidad estacional propia de los ecosistemas de Lomas y un sustrato más favorable en cuanto a nutrientes, dominada por la hierba anual *Fuertesimalva peruviana* y con presencia importante de la invasora *Portulaca oleracea*, representó una sucesión secundaria alogénica producto de una perturbación prolongada, siendo un ecosistema con mayor desarrollo, y por lo tanto de sucesión más avanzada.

Palabras clave: Atiquipa, atributos de historia de vida, conservación, especies invasoras, Lomas costeras, perturbación, sucesión vegetal, sustrato, zonas áridas Perú.

ABSTRACT

Successional patterns studies are expected to contribute to the sustainable use and conservation of the Atiquipa Lomas, fragile ecosystems being developed under the influence of winter fogs in the coastal arid zone of Arequipa, south of Peru. We monitored species, their abundances and fallen leaves cover in two hills: Barrera, product of a recent perturbation, and Lagunillas, product of overgrazing and deforestation ended approximately four years ago. Monitoring was conducted between February 2005 and February 2006 utilizing 90 plots of 0,5 x 0,5 m; 45 per hill. Barrera presented a community dominated by shrubs, product of a rapid and very significant

*perturbation, integrated by resident and colonizer plants, representing an early autogenic primary succession ecosystem. In this hill, resident shrubs might be favoring the installation of other species. By the other side, Lagunillas with a seasonal community, typical of Lomas ecosystems, and a more favorable soil in terms of nutrients, dominated by the annual herb **Fuertesimalva peruviana** and with the important presence of the invasive **Portulaca oleracea**, represented an alogenic secondary succession product of a prolonged perturbation, being an ecosystem with more development, and thereof with a more advanced succession.*

Keywords: Atiquipa, life history traits, conservation, invasive species, coastal Lomas, perturbation, vegetal succession, soil, arid zones Peru.

El Desierto de Sechura y el Desierto de Atacama forman un cinturón continuo (el Desierto Costero Peruano-Chileno), muy árido de más de 3500 km a lo largo de una faja de territorio ubicada en la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes (Rundel *et al.*, 1991). Dentro de estos desiertos se presentan los ecosistemas de Lomas, referidos como “praderas de vegetación” por Ono (1986), cuya distribución es exclusiva para Sudamérica, desde los cerros Campana y Cabezón en Trujillo - Perú (8° LS) hasta Huasco y Coquimbo en Chile (30° LS). Durante el invierno la Corriente Peruana contribuye a la formación de un manto neblinoso, usualmente entre junio y setiembre, el mismo que se condensa y precipita lentamente (Ferreira, 1986). Este manto neblinoso en zonas de topografía plana y baja se disipa en amplias áreas con un impacto biológico mínimo, sin embargo en zonas colinosas y de pendiente abrupta, es interceptado y genera una zona húmeda que permite el desarrollo de formaciones vegetales llamadas Lomas (Rundel *et al.*, 1991).

Las Lomas son unidades fitogeográficas periódicas que generalmente contienen un número elevado de géneros y especies endémicas (Mostacero *et al.*, 1996). El 42% de su flora está conformada por especies endémicas (Müller, 1985), dentro de las cuales destacan las pertenecientes a los géneros *Mathewsia*, *Palaua*, *Weberbauerella*, *Domeykoa* y *Nolana*, entre otras (Ferreira, 1986). Esta gran cantidad de endemismos probablemente sea fruto del aislamiento geográfico, ya que estas formaciones vegetales funcionan como islas separadas por hábitat hiperárido desprovisto de vida vegetal (Weberbauer, 1945; Péfaur, 1978, 1982; Rundel *et al.*, 1991; Mostacero *et al.*, 1996).

La distribución actual de las Lomas correspondería al remanente de un gran ecosistema de chaparral que se extendía entre Argentina, Chile y Perú a lo largo de todo el sistema de Los Andes (Péfaur, 1978). Estas comunidades vegetales, abarcan actualmente en el Perú solo 2000 km² y en Chile una menor extensión (Mostacero *et al.*, 1996); pero, según se sabe ocuparon más de 15, 000 Km² hace 5 siglos cuando servían de sustento a centros poblados importantes (Engel, 1981). Las causas de esta dramática disminución son el sobrepastoreo y la deforestación (Mostacero *et al.*, 1996).

Las Lomas costeras debido a que son “islas de vegetación” en el desierto, han tenido gran importancia económica y ambiental, ya que proporcionaban leña, forraje y madera, atenuando las condiciones de extrema aridez del desierto costero (Engel, 1981; Jiménez *et al.*,

1999). Sin embargo, este aprovechamiento ha sido en gran medida insostenible, llevando a que éstas estén consideradas como ecosistemas críticos en vías de desaparición por el Centro de Datos para la Conservación de la Universidad Agraria La Molina (Zeballos *et al.*, 2000), mostrando la urgencia en la implementación de programas de manejo sostenible para su aprovechamiento.

Dentro de estas formaciones vegetales, las Lomas de Atiquipa, representan un ecosistema muy importante, debido a que tienen un área estimada de 22,800 ha (Canziani & Mujica, 1997), la más grande dentro de este tipo de formaciones; y por su estructura vegetal que ofrece una gran variedad de hábitats (Villegas *et al.*, 2004). Es así que las Lomas de Atiquipa constituyen un ecosistema único en el mundo, y por lo tanto de gran importancia para la biósfera.

En la actualidad en Atiquipa se conserva una importante extensión de bosques de alrededor de 2190 ha, mientras que en una extensión relativamente pequeña (70 ha) se desarrolla el cultivo de frutales, alfalfa, maíz, entre otros, y la ganadería por la comunidad campesina. Además, estas Lomas representan para la población local uno de los principales recursos naturales; sin embargo, la forma de explotación a través del sobrepastoreo y la deforestación, conduce irremediamente a su desertificación, fenómeno que ya se puede apreciar de manera alarmante en grandes extensiones que hoy presentan tan solo vestigios de su anterior condición natural (Arias & Torres, 1990).

Esta situación evidencia la necesidad de estudios sobre sucesión vegetal con la finalidad de desarrollar estrategias adecuadas para la recuperación y uso sostenible de estas Lomas. La sucesión vegetal como proceso de cambio en el tiempo de una comunidad, tanto en su composición, como en su estructura, ha sido estudiada en diversos lugares desde fines del siglo XIX (Pickett, 1976; Jaksic & Marone, 2007); y aunque su desarrollo como teoría integral aún no ha sido consolidado, constituye uno de los pilares básicos para el desarrollo de las estrategias ya mencionadas (Whisenant, 1999; van Andel & Aronson, 2006; Jaksic & Marone, 2007). El estudio de la sucesión vegetal tiene gran importancia para la ciencia básica, así como para la ciencia aplicada. Para la ciencia básica el conocimiento de los patrones y procesos que se llevan a cabo durante la sucesión vegetal resultan muy importantes no sólo desde el punto de vista vegetal, sino también desde el punto de vista de todos los organismos interactuantes en el ecosistema.

El enfoque aplicativo, se da en ciencias como la Biología de la Conservación y aún de manera más importante, en la Restauración Ecológica (Whisenant, 1999; van Andel & Aronson, 2006). El desempeño de las especies, la disponibilidad de sitios, y capacidad de las especies influyen el paso y la dirección del cambio vegetal (Pickett *et al.*, 1987). Cada una de estas causas establece un conjunto de procesos o condiciones contribuyentes o factores influyentes. Esta organización de causas, procesos y factores influyentes proveen un formato conveniente para diseñar estrategias de reparación para problemas específicos. Estas acciones de manejo van desde aquellas con efectos inmediatos (p. ej. control de malezas, remoción de plantas o preparación de "camas" de semillas), hasta acciones con objetivos a largo plazo (p. ej. establecimiento de arbustos en sitios degradados para coleccionar las semillas transportadas por el viento o en todo caso atraer aves que a su vez traerán semillas) (Whisenant, 1999).

Vistos estos antecedentes, este trabajo tiene por objetivo determinar algunos patrones de sucesión vegetal y sus implicancias para la conservación de las Lomas de Atiquipa, analizando las propiedades del sustrato sobre el que viven las comunidades de plantas, y las características de historia de vida (p. ej. forma de vida) de las diferentes especies de flora vascular.

MATERIAL Y MÉTODOS

Zona de estudio

Las Lomas de Atiquipa están ubicadas en la costa del sur del Perú, en la Región Arequipa, provincia de Caravelí y distrito de Atiquipa; geográficamente entre los 15° 40' y 15°50' de LS, y los 74°18' y 74°30' de LO (Figura 1). El pueblo de Atiquipa, se encuentra a 298 m snm, distando solo 5 km del mar y está rodeado por cerros (ONERN, 1976).

En esta zona, la costa presenta relieve colinoso, levantado, llegando hasta los 1297 m de elevación a sólo 6 km del litoral (cerros Cusihuamán y Cahuamarca), y que corresponde a restos erosionados de la Cadena Costanera de la Cordillera de la Costa (Olchanski, 1980; Ñaupas, 1984). Esta Cordillera, de edad pre-Cambriana, es un sistema montañoso fuertemente erosionado y cubierto por sedimentos marinos y continentales así como atravesado por potentes intrusiones de diversas edades, que van desde el Secundario al Terciario (Ñaupas, 1984). De otro lado, el litoral de la costa sur, que generalmente corre en dirección sureste-noroeste, en la zona presenta un marcado quiebre en dirección este-oeste (Canziani & Mujica, 1997).

Las condiciones geográficas, de elevación y orientación, conforman una gigantesca barrera natural perpendicular a los vientos dominantes, que transportan desde el mar nubes y aire húmedo, originando el desarrollo de una densa y permanente cobertura vegetal en una zona predominantemente árida (Arias & Torres, 1990).

El suelo de las Lomas de Atiquipa es muy variable, siendo por lo general arenoso, arcilloso o pedregoso. CIZA *et al.* (1989) describen que las Lomas de Atiquipa se levantan sobre suelos de ligera a moderada salinidad, de profundidad muy variable y de una fertilidad natural baja. Atiquipa pertenece a la zona desierto desecado-subtropical (dd-S) (INRENA, 1994).

A partir de las características fisiográficas, altitudinales, la orientación y la incidencia de humedad se pueden distinguir tres zonas ecológicas: el litoral árido; las llanuras aluviales y laderas hasta una elevación de 300 a 400 m, con vegetación rala y arbustiva; y las zonas colinosas entre 500 y 1297 m con mayor humedad, pastos, vegetación arbustiva y formaciones de bosque (Canziani & Mujica, 1997), la vegetación más representativa de estas Lomas.

La flora de las Lomas de Atiquipa, desde el punto de vista cuantitativo, es la más interesante dentro de la flora de Lomas costeras (Ferreira, 1986). Además, estas Lomas tienen el mayor potencial hídrico de captación de neblinas (CIZA *et al.*, 1989). La zona cuenta con evidencias arqueológicas de un desarrollo rural bastante significativo, con asentamientos humanos estables de cerca de 200 casas y de unas 15,000 ha de terrazas agrícolas abastecidas por complejos sistemas de irrigación en el área de Cahuamarca, en tiempos en que esta zona estuvo cubierta de árboles (Engel, 1981).

Las parcelas semipermanentes utilizadas en este estudio estuvieron en dos lugares: el cerro Barrera (15° 45' 40.5" LS; 74° 22' 13.5" LO; 798 m; Figura 2) y el cerro Lagunillas (15° 46' 00.1" LS; 74° 22' 26.4" LO; 805 m; Figura 3). En estos cerros se instalaron 90 parcelas siguiendo el diseño de muestreo. Ambos cerros se encuentran en el área de protección estricta que la Comunidad Campesina de Atiquipa ha destinado para hacer conservación de los recursos naturales de las Lomas evitando el ingreso de animales grandes, especialmente herbívoros domésticos, que fue instalada en el 2002. Previo a la protección, toda esta área estuvo sometida a fuerte presión por pastoreo y tala indiscriminada de árboles. Las parcelas están dentro del área colinosa, que presenta mayor humedad que el resto de las Lomas, pastos y vegetación arbustiva (Canziani & Mujica, 1997).

Condiciones meteorológicas y descripción del sustrato

Las Lomas de Atiquipa se sitúan dentro de una zona muy árida, con precipitaciones anuales debajo de los 60 mm, una temperatura media anual de 18 °C, alcanzando valores de 28 °C en verano y 12 °C en invierno y una humedad relativa por encima del 75 %, llegando al 100 %, lo que produce la precipitación del agua en forma de fina lluvia, conocida localmente como garúa (CIZA *et al.*, 1989; Arias & Torres, 1990). Las horas de insolación tienen mayor incidencia en los meses de verano, disminuyendo considerablemente en los demás meses; estas condiciones climáticas, dan forma a la dinámica global ambiental y permiten en última instancia la ocurrencia de pisos vegetacionales característicos (Péfaur, 1982). Los registros de captación de neblina registrados por el Proyecto PER/01/G35 en cerro Lloque a 980 m para el periodo octubre 2002-setiembre 2006 muestran que el mes de mayor captación de agua de las neblinas es setiembre con 43,55 l/m²/día en promedio, mientras que el mes con menos captación es marzo con 4,65 l/m²/día en promedio. Estos datos fueron recogidos con un neblinómetro manual de 1 m² de área.

Durante el periodo de tiempo de este estudio (febrero 2005-febrero 2006) la temperatura media fue de 15,2 °C; fluctuando entre 19,7 °C en febrero del 2005 y 2006, y 11,8 °C en agosto 2005. La precipitación total para este periodo fue de 82,7 mm, siendo setiembre 2005 el mes de mayor precipitación con 24,9 mm. En febrero, marzo, abril y junio del 2005, y febrero del 2006 no se registraron precipitaciones. Estos datos fueron proporcionados por el Proyecto PER/01/G35, registrados por la Estación Meteorológica automática Vantage Pro2 instalada en el cerro Barrera a 795 m. Debido a que la Estación fue instalada en agosto 2005, no se disponen datos de temperatura media para la zona de estudio, por lo tanto estos se aproximan utilizando los mismos datos de la Estación para el 2006; los datos de precipitación para el periodo previo a la instalación de la Estación automática fueron registrados en un pluviómetro ubicado en cerro Barrera.

Los criterios utilizados para describir el sustrato y comparar sus características son especificados en Siebe *et al.* (1996). El sustrato de Barrera fue perturbado recientemente (en marzo 2004) mediante la deposición de material producto de la excavación de un reservorio para almacenamiento de agua, de tal manera que el sustrato sobre el cual se desarrolló la cubierta vegetal actual corresponde al terreno que estuvo tres metros bajo tierra aproximadamente;

mientras que el sustrato de Lagunillas es el natural de la zona y no ha sido perturbado recientemente. La exposición de Barrera es sur-este, tratándose de un terreno casi plano con una pendiente del 1 %; por otro lado la exposición de Lagunillas es sur-sur-este, que de igual manera presenta un suelo casi plano con una pendiente del 2%. Lagunillas, con un suelo (arena-franca) franco-arenoso, presenta un horizonte orgánico reducido (< 3 cm de profundidad); y Barrera, con un suelo (franco-arenoso) arenoso-arcilloso no presenta un suelo propiamente dicho, debido a que no tiene horizonte orgánico. El sustrato de Lagunillas presenta un color grisáceo claro, mientras que el de Barrera es de color café rojizo.

Para hacer la caracterización fisicoquímica del sustrato, al inicio del periodo evaluado (febrero 2005) se tomaron 20 muestras al azar en el terreno de estudio de cada cerro, colectando los primeros 5 cm de sustrato. Estas muestras fueron homogenizadas y llevadas al Laboratorio Regional de Suelos de la Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Nacional de San Agustín para el análisis de caracterización fisicoquímica. En la Cuadro 1 se presentan los resultados del Análisis de Caracterización realizado a partir de muestras de sustrato.

De acuerdo a los criterios de Siebe *et al.* (1996), el sustrato de Barrera presenta una reacción ligeramente ácida, mientras que el del cerro Lagunillas una reacción moderadamente ácida. Debido a esto la movilidad de nitrógeno y azufre, así como la de calcio y magnesio es similar para ambos sustratos, sin embargo la movilidad de fósforo, boro, potasio y molibdeno es algo mayor en Barrera. La salinidad es muy ligera en Barrera, mientras que Lagunillas presenta condiciones de salinidad, actuando como limitante. El contenido calcáreo total de ambos sustratos es nulo. De acuerdo a los criterios de CIZA *et al.* (1989) los sustratos de Barrera y Lagunillas son muy superficiales debido a que su profundidad es menor de 25 cm, esto estaría vinculado al origen de los mismos; Lagunillas es producto de una historia de sobrepastoreo y tala indiscriminada, y Barrera está en formación debido a la reciente deposición de este terreno. El pH de Barrera es ligeramente ácido, y de Lagunillas es moderadamente ácido; la materia orgánica es baja en Barrera y alta en Lagunillas; el fósforo disponible es bajo en Barrera y alto en Lagunillas; el potasio disponible en forma de K_2O en Barrera es medio y en Lagunillas es alto; el sustrato de Barrera es muy ligeramente salino y en Lagunillas es ligeramente salino.

La capacidad de intercambio catiónico es media para el sustrato de Barrera, y alta para Lagunillas. Los porcentajes de saturación de sodio intercambiable en ambos sustratos se encuentran en un nivel bajo, de tal manera que no constituyen un factor limitante para el desarrollo de la vegetación. Los contenidos elevados de arena en ambos sustratos les dan características de suelos ligeros, que de por sí no favorecen la retención de nutrientes.

Diseño de muestreo y análisis de datos

Se realizaron colectas botánicas mediante el método ortodoxo o clásico, y se registraron las especies presentes en las parcelas de los cerros Barrera y Lagunillas entre febrero 2005 y febrero 2006. Dichas colectas se hicieron principalmente en la evaluación inicial (febrero 2005), recojiéndose preferentemente a aquellos individuos de la misma especie de los que

se presentaban dentro de las parcelas, con la finalidad de no disminuir la población de cada especie dentro de las mismas. Las especies que fueron apareciendo durante el periodo evaluado se marcaron hasta el momento en el cual pudieron ser colectadas para su determinación. La determinación de las muestras se realizó en el *Herbarium Arequipense* (HUSA) de la Universidad Nacional de San Agustín de Arequipa.

El enfoque metodológico en este estudio corresponde al propuesto por Braun Blanquet (1979) y BOLFOR *et al.* (2000), debido a que se realiza el seguimiento temporal de una misma zona. Se incluye la propuesta de McCook (1994) al trabajar a escalas espaciales pequeñas y con ensambles simples de especies. La unidad muestral corresponde a una parcela cuadrada de 0,25 m² (0,5 x 0,5m de lado). En cada cerro se instalaron 45 parcelas separadas entre sí por 1 m, las parcelas que se encontraron dispuestas hacia el borde tuvieron una separación del mismo de 2 m. El terreno de estudio fue de forma rectangular, conteniendo 5 parcelas en su ancho y 9 parcelas en su largo.

Se realizaron evaluaciones a principios de cada mes, durante 12 meses, es decir doce evaluaciones y una inicial, en donde se anotó el número de especies presentes y número de individuos, su cobertura, y el porcentaje de suelo cubierto por hojarasca. Con estos datos, se construyeron gráficos de serie temporal, que para el caso de las diferentes especies registradas por cerro se hicieron ordenando las especies de mayor abundancia a menor abundancia y trazando una línea recta por especie que describe su presencia durante el periodo de estudio; estos gráficos fueron contruidos de esa forma para facilitar su visualización. Para la cobertura de hojarasca se construyó un gráfico de barras mostrando la cobertura promedio mensual por cerro estudiado.

RESULTADOS

Especies encontradas e historias de vida

Durante el periodo de estudio se registraron un total de 21 especies de plantas con flores, de las cuales 8 estuvieron presentes en ambos cerros. En Barrera se presentaron 14 especies, mientras que en Lagunillas hubo 15 especies. El listado de las especies encontradas se muestra en el Cuadro 2. Cerro Barrera estuvo representado por una comunidad perenne donde las especies dominantes fueron *Senecio mollendoensis*, un arbusto endémico, y *Nicotiana paniculata*, un sufrútice endémico; mientras que Lagunillas tuvo una comunidad estacional representada fundamentalmente por la hierba anual nativa *Fuertesimalva peruviana*, y en segundo orden por la hierba anual ampliamente introducida *Portulaca oleracea*.

Senecio mollendoensis estuvo bien representada en el cerro Barrera, debido a que su frecuencia de aparición en las parcelas evaluadas fue alta, presentándose en todas o casi todas las parcelas durante el periodo de estudio; siendo similar el caso de *Nicotiana paniculata* (Cuadro 3). En Lagunillas, *Fuertesimalva peruviana* y *Portulaca oleracea* fueron especies bien representadas, con la diferencia fundamental de que estas especies no fueron registradas durante todo el periodo de estudio en este cerro (Cuadro 4). Estas especies bien representadas en su respectivo cerro, aparecieron mal representadas en el otro cerro evaluado, debido a que su frecuencia

de aparición fue generalmente de 1 registro, aunque *N. paniculata* en Lagunillas llegó a 32 registros en octubre 2005 y *F. peruviana* llegó a 16 registros en febrero 2005 en Barrera.

Marrubium vulgare, *P. oleracea* en Barrera; y *Dicliptera ruiziana* en Lagunillas fueron registradas sólo en una de las evaluaciones realizadas. Sin embargo, *D. ruiziana* es una especie registrada en todas las evaluaciones en cerro Barrera. *Grindelia glutinosa*, especie común en ambos cerros, se ha registrado en todas las evaluaciones realizadas en Barrera, mientras que en Lagunillas sólo se registró en abril y mayo 2005 y en febrero 2006. *Chenopodium macrospermun* fue registrada en febrero y marzo 2005 en Barrera, mientras que en Lagunillas fue registrada en julio, agosto y setiembre 2005, y nuevamente en diciembre 2005 y enero y febrero 2006.

En julio 2005 se registró el menor número de especies en Barrera, mientras que en Lagunillas esto ocurrió en febrero 2005. En los meses siguientes al inicio del estudio, el número de especies en Lagunillas se incrementó, mientras que en Barrera ocurrió lo contrario. La mayor diferencia entre el número de especies de ambos cerros se dio en febrero 2005, al inicio del estudio, ya que Barrera tuvo 5 especies más que Lagunillas. Sin embargo, esta diferencia se invirtió a partir de marzo 2005; y en julio 2005 la diferencia entre ambos cerros nuevamente llegó a ser máxima, debido a que Lagunillas tuvo 4 especies más que Barrera. Hacia el final del periodo evaluado (octubre 2005-febrero 2006) los números de especies en ambos cerros se hicieron similares.

Patrones sucesionales

Durante el periodo de estudio se pudieron distinguir dos patrones sucesionales muy diferentes en los dos cerros evaluados. En Barrera las especies más abundantes actuaron como residentes, debido a que permanecieron vivas todo el periodo evaluado, tal es el caso de *S. mollendoensis*, *N. paniculata* y *D. ruiziana*, mientras que las especies de menor abundancia no estuvieron presentes en todo el periodo de estudio y actuaron como colonizadoras (Figura 4). En Lagunillas, la situación fue a la inversa, las especies que alcanzaron mayor abundancia, como *F. peruviana* y *P. oleracea* no se encontraron vivas todo el periodo evaluado, y especialmente en el caso de la primera el patrón estacional en su abundancia fue muy evidente (Figura 5).

Las especies más abundantes de Barrera mostraron un incremento significativo de sus poblaciones en setiembre 2005 para *S. mollendoensis*, y en octubre 2005 para *N. paniculata*; sin embargo, las especies menos abundantes mostraron sus picos de abundancia recién en el periodo noviembre 2005 - enero 2006. Durante los primeros meses del periodo evaluado, entre febrero y agosto 2005, *S. mollendoensis* y *D. ruiziana* mantuvieron una población bastante constante. *N. paniculata* sufrió una disminución brusca entre febrero y abril 2005, de manera similar gran parte del resto de especies experimentaron caídas bruscas durante este periodo. Sólo *G. glutinosa* y *P. clandestinum* mantuvieron sus poblaciones constantes durante todo el periodo estudiado.

En Lagunillas, la dominancia de *F. peruviana*, dada por su abundancia poblacional observada en febrero 2005, se vio reemplazada por *P. oleracea* que dominó entre mayo y agosto 2005, manteniendo una población constante y alta en relación a las otras especies presentes en ese

cerro. Luego en setiembre 2005 ocurrió el desarrollo de una población significativa en número, correspondiente a *F. peruviana* cuyo pico se alcanzó en noviembre 2005. Por otro lado, en octubre 2005 ocurrió un pico de abundancia para *N. paniculata*, *P. oleracea* y *S. mollendoensis*. Luego de estos picos, la abundancia poblacional de todas estas especies cayó bruscamente, de tal manera que *P. oleracea* desapareció en diciembre 2005 y las poblaciones de las otras tres especies se encontraron por debajo de 10 individuos en total hacia febrero 2006.

Cantidad de hojarasca depositada sobre el sustrato

Para este parámetro se observó que ocurrieron dos picos en la producción de hojarasca; el primero en marzo 2005, más evidente en Lagunillas; y el segundo en noviembre 2005 (Figura 6). La cobertura por hojarasca varió entre $2,0 \pm 0,3$ % por parcela en julio 2005 para Barrera como mínimo, y $11,9 \pm 0,3$ % en marzo 2005 en Lagunillas como máximo. El promedio para el periodo evaluado fue de $4,9 \pm 0,2$ % de cobertura de hojarasca por parcela en los dos cerros estudiados. Durante el periodo evaluado, Lagunillas presentó mayor cantidad de hojarasca en sus parcelas que Barrera, a excepción de noviembre 2005 cuando Barrera presentó $5,1 \pm 0,3$ % de cobertura por hojarasca por parcela y Lagunillas $4,5 \pm 0,3$ % de cobertura por hojarasca por parcela.

La cantidad de hojarasca depositada sobre el sustrato, expresada en porcentaje de cobertura, fue diferente en ambos cerros evaluados durante el periodo febrero 2005 – febrero 2006; debido a que Barrera con $3,27 \pm 0,14$ % por parcela presentó menor cantidad de hojarasca que Lagunillas con $6,46 \pm 0,14$ % por parcela.

DISCUSIÓN

La dinámica estacional de las plantas de Lagunillas (Figura 5) hace que se encuentre gran cantidad de fósforo en su sustrato (Cuadro 1), especialmente después de las temporadas de crecimiento. Esta afirmación se apoya en lo expuesto por Fabre *et al.* (2006), quienes sugieren que el mayor contenido de fósforo se debe a un mayor aporte de fósforo inorgánico por parte de las células muertas o la muerte de las raíces finas de las plantas presentes en ese sustrato. Además, estos autores sugieren que un periodo lluvioso seguido de uno seco puede contribuir al crecimiento de las plantas luego del rehumedecimiento, de tal manera que un periodo de sequía de suelo puede favorecer los niveles de fertilidad.

El contenido de materia orgánica es alto para el sustrato del cerro Lagunillas, y muy bajo en Barrera; esto está directamente relacionado con el contenido de nitrógeno, que corresponde al 5% del contenido de materia orgánica. Se ha reportado que el incremento en el nitrógeno del suelo ocasiona dominancia de las especies introducidas y disminución de la biodiversidad (Brooks, 2003). Este sería el caso de Lagunillas, debido a que se observó dominancia de la invasora *P. oleracea* y un mayor contenido de nitrógeno, en comparación con Barrera (Figuras 4 y 5).

En cuanto a textura, el sustrato de Barrera es franco-arenoso, y el de Lagunillas es arena-franca; por lo tanto se evidencia una mayor presencia de arena en Lagunillas haciendo de este sustrato

uno con propiedades negativas en cuanto a la disponibilidad de nutrientes y al desarrollo de estructuras radicales de soporte para las plantas sobre el sustrato. En contraposición, los contenidos de fósforo y potasio son considerablemente mayores en Lagunillas que en Barrera, lo cual estaría indicando una fertilidad mayor en Lagunillas, teniendo en cuenta además, que las plantas en este cerro están más adaptadas al aprovechamiento de recursos en esas condiciones particulares. Este patrón de enriquecimiento del ecosistema de Lagunillas es propio de uno con mayor desarrollo, pero se ve altamente limitada su disponibilidad por las condiciones de mayor acidez de este sustrato (producto del pasado uso del suelo probablemente). Por otro lado, debemos considerar que la capacidad de intercambio catiónico, así como los cationes intercambiables son mayores en Lagunillas, lo cual indica que en ésta los procesos de regulación osmótica y equilibrio hídrico serían más eficientes, esto también relacionado con la mayor salinidad de este sustrato (Azcón-Bieto & Talón, 2000).

La competencia bajo el suelo sería mayor en Barrera que en Lagunillas, debido a que las plantas arbustivas abundan sobre este sustrato. Estas plantas arbustivas, de acuerdo a Casper & Jackson (1997), al tener mayor área superficial y por lo tanto mayor densidad de raíces presentarían una competencia bajo el suelo aún más fuerte que la que se puede apreciar sobre el suelo. La competencia bajo el suelo es más fuerte ya que involucra más vecinos que la competencia sobre el suelo; es así, que esta habilidad de competir bajo el suelo se correlaciona con densidad de raíces, área superficial, y plasticidad en el crecimiento de la raíz, así como con las propiedades de las enzimas involucradas en la toma de nutrientes. Estos autores llaman la atención a que esta competencia es más simétrica que la que ocurre sobre el suelo, y disminuiría con el aumento en los nutrientes.

La producción de hojarasca diferencia claramente a los ecosistemas de Barrera y Lagunillas (Figura 6), debido a que en este último, la producción de hojarasca fue considerablemente mayor. Grime (1973) establece que una mayor producción de hojarasca ofrece una ventaja competitiva sobre las especies que no la producen o producen menos. Es decir que las plantas de Lagunillas poseerían ventajas competitivas mayores y por lo tanto una mayor adaptación al sustrato en el que están, debido a que el desarrollo de estrategias competitivas implica un mayor tiempo de interacción en el ambiente del lugar.

La calidad del sustrato está estrechamente relacionada con la sucesión (Arbelo *et al.*, 2002), de tal manera que la degradación de los ecosistemas trae consigo una disminución en la calidad de los suelos. Los suelos de mayor desarrollo presentan mayor cantidad de materia orgánica (Arbelo *et al.*, 2002), lo que permite afirmar que el sustrato de Lagunillas, con más materia orgánica, sería de mayor desarrollo que el de Barrera. Los resultados de Boerner *et al.* (1998), donde el P y el C orgánico aumentaron a través del tiempo desde la perturbación, también estarían apoyando la afirmación de que Lagunillas es más desarrollado que Barrera.

Este mayor desarrollo, esta en relación directa con la cantidad de nutrientes; de tal manera que aunque en Barrera, el contenido de arcillas sea mayor, el contenido de nutrientes es menor (N, P, K) razón por la cual las plantas de este cerro producen menor cantidad de materia orgánica en comparación con Lagunillas. Berendse (1994) revisó este hecho de la descomposición de materia orgánica como componente del fitness de las plantas, evidenciando que esta menor

producción de materia orgánica es producto de la adaptación de las plantas a un ambiente pobre en nutrientes, propio de una sucesión temprana, al reducir la pérdida de nutrientes de la planta. Es preciso mencionar, que la cobertura por hojarasca fue cerca del doble en Lagunillas, con respecto a Barrera.

Las plantas registradas en ambos cerros corresponden a hierbas anuales, hierbas perennes, arbustos y sufrútices (Cuadro 2), donde las anuales abundan en Lagunillas (*F. peruviana*) y los arbustos y sufrútices en Barrera (*S. mollendoensis*). De acuerdo a Brako & Zarucchi (1993) en Lagunillas se presentan dos especies propias de áreas perturbadas que son *C. australis* y *N. physalodes*, y una introducida *C. dipsaceus*; mientras que en Barrera se presentan 4 especies de áreas perturbadas, *V. oppositifolia*, *C. squarrosus*, *M. vulgare* y *P. clandestinum*; siendo estas dos últimas introducidas. Además, *S. mollendoensis*, *N. coronata* y *N. paniculata* son especies endémicas. Este análisis permite establecer el grado de perturbación de los ecosistemas estudiados; es así que el ecosistema de cerro Lagunillas, es típico de Lomas debido a que presenta abundancia de la anual *F. peruviana* (Gutiérrez, 2001), sin embargo tiene signos de perturbación, pero con cierta antigüedad.

Del otro lado, Barrera presenta signos de una colonización reciente, producto de una perturbación importante, que en este caso logró remover todo el material biótico del sustrato (McCook, 1994). Esta afirmación se apoya además en el hecho de que Barrera posee más especies de sitios perturbados, y especies residentes dominantes arbustivas como *S. mollendoensis* y *N. paniculata*. Estas dos últimas especies, si bien es cierto son endémicas, presentan estrategias de dispersión (semillas pequeñas y anemocóricas) que les permitieron colonizar rápidamente el cerro Barrera; sin embargo no se presentan en la misma abundancia en el otro cerro, probablemente por las condiciones edáficas y las condiciones de fuerte presión de pastoreo que recibió en el pasado Lagunillas.

Una explicación a la mayor diversidad de plantas de lugares perturbados en Barrera, se puede encontrar en Bruno *et al.* (2003). Barrera, es un ambiente de mucho estrés para las plantas, ya que no posee un suelo plenamente formado; por otro lado Lagunillas también lo es por las condiciones de salinidad extrema, aunque con menor estrés debido a que tiene especies de comportamiento estacional más adaptadas a los condiciones particulares de su zona. En ambientes abiertos de mucho estrés, como Barrera, el mejoramiento del hábitat es una fuerza estructurante, de tal manera que las especies residentes podrían facilitar la colonización, antes que impedirla por competencia. En esta situación, la diversidad de plantas residentes puede estar correlacionada positivamente con la invasibilidad (Davis *et al.*, 2000; Sakai *et al.*, 2001). Esto hace que al seguir la sucesión se pueda suponer que el reemplazo de las exóticas por las nativas o viceversa sea una tendencia, hecho que se apoya en lo que sucedió en Lagunillas, donde las introducidas conviven con las nativas (ej. *C. dipsaceus*, como introducida), y la diversidad de especies es mayor.

Armesto & Pickett (1985) analizaron el matorral chileno en sucesión secundaria y encontraron que los arbustos esclerófilos, como en el caso particular de Barrera con *S. mollendoensis* en este estudio, pueden actuar como pioneros y a la vez como focos de invasión para varias otras especies. El microclima bajo los arbustos pioneros puede facilitar el establecimiento

de otras especies, hecho verificado entre noviembre 2005 y febrero 2006 (Figura 4), al ocurrir el desarrollo de especies diferentes a *S. mollendoensis* y *N. paniculata*. Es probable que *S. mollendoensis* y *N. paniculata* estén actuando en Barrera como especies fundadoras que estarían formando hábitat para el resto de especies que vendrían a continuación, ya que este comportamiento ha sido descrito para varias comunidades en otras regiones del mundo (Armesto & Pickett, 1985; Bruno *et al.*, 2003), y por lo tanto se deben realizar esfuerzos conservacionistas que se enfoquen en preservarlas así como a su rol como especies facilitadoras. En esta situación habría que esperar que en este cerro el paso siguiente sea el establecimiento de especies de árboles, tal vez como *Caesalpinia spinosa*, ya que en el matorral desértico el paso siguiente es el establecimiento de árboles. *S. mollendoensis* y *N. paniculata* corresponden a la descripción dada por estos autores para las especies pioneras de estos matorrales, sin embargo los reemplazos aún no se habrían dado, debido probablemente a la reciente data de colonización del área.

Siguiendo a Calow (1998) la sucesión de Barrera sería sucesión primaria, ya que la vegetación se desarrolló sobre un sustrato sin cubierta vegetal previa y sin materia orgánica. La sucesión en Lagunillas sería secundaria, ya que existe un suelo desarrollado, aunque pobre, típico de las zonas áridas. Sin embargo, de acuerdo a Blaun Blanquet (1979) la sucesión en Barrera y Lagunillas sería secundaria ya que ambas fueron desencadenadas por la acción del hombre. La diferenciación más clara entre sucesión primaria y secundaria la hace McCook (1994) y es en función de la perturbación que originó la sucesión. De esta manera, la sucesión en Barrera correspondería a una sucesión primaria ya que la perturbación que la originó removió todo el material biótico existente en el sustrato; mientras que en Lagunillas la sucesión sería secundaria ya que la perturbación que la originó fue el sobrepastoreo y la tala indiscriminada, seguidos por la instalación de cercos de protección, años atrás. La clasificación realizada siguiendo a McCook (1994) consideramos que es la más adecuada.

En cuanto a la clasificación en sucesión autogénica y alogénica adoptamos los criterios de McCook (1994). Así, la sucesión de Barrera sería autogénica, debido a que se originó por una perturbación rápida, como la remoción del terreno; mientras que la de Lagunillas sería alogénica porque ocurrió después de la introducción de cercos de protección en la zona. Siguiendo la clasificación de Odum (1986), ambas sucesiones serían autótrofas.

Por otro lado, se pudo observar fenómenos de recambio de especies, tal como lo predice Clements (1916), tanto en el caso de Lagunillas donde se apreció el desarrollo de las especies más abundantes en un primer momento (tales como *F. peruviana*, *P. oleracea*, *S. mollendoensis* y *N. paniculata*), y luego el desarrollo de las menos abundantes en un segundo momento (como *L. nodiflora*, *C. australis*, *N. urens*) (Figura 5, Cuadro 4); como en el caso de Barrera (Figura 4, Cuadro 3) con las especies más abundantes como *S. mollendoensis*, *N. paniculata* y *D. ruiziana* y luego las menos abundantes (*F. peruviana*, *V. oppositifolia*, *D. microcalyx*, *C. squarrosus* y *Spergularia* sp.).

Este patrón puede explicarse utilizando la teoría de la proporción del recurso de Tilman (1985), debido a que las especies se estarían distribuyendo de acuerdo a una serie de gradientes de recursos, como la disponibilidad de humedad, traída por la precipitación y

neblina. Así, la humedad sería aprovechada inicialmente por las semillas más abundantes en el banco de semillas transitorio (que probablemente sean competitivamente superiores en el aprovechamiento del agua) y posteriormente por las menos abundantes. El modelo de Tilman (1985) se ajusta principalmente a la sucesión de las plantas dominantes en Lagunillas debido al reemplazo en la dominancia de la comunidad que existió entre *P. oleracea* y *F. peruviana* hacia abril 2005 (Figura 5, Cuadro 4), ya que *P. oleracea* requiere de mayor temperatura y fotoperiodo para su germinación y desarrollo (Baskin & Baskin, 1987), y *F. peruviana* se desarrolla en condiciones ambientales opuestas como menor temperatura, menor fotoperiodo y baja insolación. Además, la distribución de las especies en los cerros de estudio obedecería a un contenido de nutrientes del suelo muy variable, de tal manera que las plantas que estén viviendo muy cerca podrían estar expuestas a diferentes suministros de nutrientes, similar a lo observado por Gutiérrez (2001) en el desierto costero chileno.

Pickett *et al.* (1987) interpretan la sucesión como un proceso que puede ser explicado en función a tres jerarquías. Es así, que haciendo un análisis en función a la primera jerarquía (causas generales de la sucesión) la sucesión de Lagunillas muestra zonas completamente desprovistas de cubierta vegetal en ciertos periodos del año, así como especies con características para poblar rápidamente estas áreas (*F. peruviana*), lo que indica una mayor adaptación de las especies a su ambiente. El caso de Barrera es diferente ya que presenta una comunidad vegetal arbustiva, con plantas perennes y tienen mecanismos de reclutamiento ineficientes para el área en la que están (evidenciado por el bajo número de plántulas que llegan a adultos) (D. Sotomayor, obs. pers.), lo cual denota una menor adaptación a las condiciones de su ambiente particular; de tal manera que el ecosistema de Lagunillas estaría más desarrollado que el de Barrera.

Siguiendo al segundo nivel jerárquico (referido a procesos o condiciones de sucesión), Lagunillas presenta mayor disponibilidad de recursos (Cuadro 1), estrategias de dispersión menos eficientes (plantas con semillas más grandes), reclutamiento más eficaz y menor estrés ambiental (sustrato más ácido y fundamentalmente salino, pero con plantas adaptadas a estas condiciones). Barrera muestra menor disponibilidad de recursos, mejores estrategias de dispersión (plantas con semillas pequeñas dispersadas fácilmente por el viento), reclutamiento ineficaz y mayor estrés ambiental. Es así, que en Lagunillas las plantas se encuentran adaptadas a ese ecosistema particular con mejores estrategias para asegurar su permanencia en este sustrato, mientras que en Barrera al tratarse de especies oportunistas-colonizadoras los caracteres adaptativos están menos desarrollados.

El tercer nivel jerárquico, que involucra factores determinantes de la sucesión, no corresponde a los alcances de este trabajo, debido a que su análisis requeriría de estudios más profundos en temas específicos tales como: configuración del paisaje, uso de la tierra, régimen de perturbaciones, microclima, topografía, requerimientos de germinación, diferenciación de poblaciones y relaciones inter- e intra- específicas. En vista de los resultados presentados aquí, estos estudios son altamente recomendables.

En síntesis, siguiendo el modelo de Pickett *et al.* (1987), debemos mencionar que la sucesión de Lagunillas se presenta como un proceso con características de mayor desarrollo y con

especies más adaptadas a sus condiciones ambientales particulares. En Barrera, las especies colonizadoras y las condiciones edáficas determinan un ecosistema más joven y de menor desarrollo.

Otro argumento a favor del mayor desarrollo del ecosistema de Lagunillas es la presencia de micorrizas vesículo-arbusculares, debido a que éstas otorgan ventajas competitivas a las plantas de desierto (Miller, 1987; Gutiérrez, 2001; Lucero *et al.*, 2006). Los datos de campo (D. Sotomayor, obs. pers.) confirman la presencia de esporocarpos, especialmente en Lagunillas, durante casi todo el año (excepto febrero-marzo 2005) asociados a *S. mollenoensis*, *N. paniculata*, *P. oleracea*, *L. nodiflora*, *F. peruviana* y *N. coronata*. La presencia de este tipo de micorrizas ya fue estudiada en Atiquipa por CIZA *et al.* (1989), quienes encontraron micorrizas en *Senecio* sp., *L. nodiflora*, *Heliotropium* sp., *G. glutinosa*, *N. paniculata*, *Onoseris odorata*, *Verbena* sp., *Caesalpinia spinosa*, relacionadas a un mayor contenido de humedad.

El estudio de la sucesión en relación a la perturbación es uno de los temas centrales de este trabajo. Los ecosistemas de las Lomas de Atiquipa han sido ampliamente perturbados y es por esto que el estudio de la sucesión en sitios perturbados y no perturbados debe ser incluido en las medidas de manejo de las Lomas. Diferentes autores (Whisenant, 1999; van Andel & Aronson, 2006) han revisado la importancia de la sucesión vegetal para la restauración ecológica. En este sentido proponemos que la conservación de los patrones y procesos de los ecosistemas debe ser sobreestimada sobre la conservación de las especies, ya que son los primeros los que generan diversidad *in situ*. Es así que, Niering (1987), por ejemplo, establece la importancia de conocer la dinámica de la vegetación para la manipulación de las comunidades de plantas.

Los esfuerzos de restauración de las Lomas deben considerar que su sustrato es producto de un desarrollo y que su depredación lleva a un cambio irreversible en la composición de especies y en los procesos involucrados con éstas. En este sentido, los resultados de este trabajo son alentadores por un lado, debido a que sugieren que las Lomas tienen la capacidad de colonizar rápidamente luego de la apertura de un nuevo sitio; y por otro lado desalentadores debido a que el recupero de la “salud” del ecosistema luego de las presiones antrópicas típicas de la zona es lento. Además, la introducción de hierbas como *P. oleracea* que se desarrollan en épocas desfavorables para las Lomas perjudica enormemente la diversidad del mismo.

Como consecuencia de la desertificación inducida por el humano los planes de restauración de áreas perturbadas en el desierto costero del Perú deben considerar no solo la fertilización (al haberse cambiado los patrones naturales de fertilización del suelo) sino también la revegetación con especies nativas de arbustos y árboles para reconstruir el patrón previo de heterogeneidad en la fertilidad del suelo.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo recibió financiamiento del Proyecto “Recuperación y Uso Sostenible de los Ecosistemas de las Lomas de Atiquipa y Taimara, por Gestión Comunal” (PER/01/G35). Los miembros de este Proyecto, así como todos los pobladores de la Comunidad Campesina

de Atiquipa colaboraron en la fase de campo. Diego Sotomayor agradece el apoyo de la Beca CONICYT M-58080091 durante la redacción final de este documento.

LITERATURA CITADA

- Arbelo, C., J. Rodríguez, J. Guerra & J. Mora. 2002.** Calidad del suelo y sucesión vegetal en andosoles forestales de las Islas Canarias. *Edafología* 9(1):31-38.
- Arias, C. & J. Torres. 1990.** Dinámica de la vegetación de las Lomas del sur del Perú: Estacionalidad y Productividad Primaria, Caso: Lomas de Atiquipa (Arequipa). *Zonas Áridas* 6:55-76.
- Armesto, J. & S. Pickett. 1985.** A mechanistic approach to the study of succession in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural* 58:9-17.
- Azcón-Bieto, J. & M. Talón. 2000.** Fundamentos de fisiología vegetal. Ed. McGraw Hill Interamericana. Madrid-España. 522 pp.
- Baskin, J. & C. Baskin. 1987.** Role of temperature in regulating the timing of germination in *Portulaca oleracea*. *Canadian Journal of Botany* 66:563-567.
- Berendse, F. 1994.** Litter decomposability - a neglected component of plant fitness. *Journal of Ecology* 82(1):187-190.
- Boerner, R., A. Scherzer & J. Brinkman. 1998.** Spatial patterns of inorganic N, P availability, and organic C in relation to soil disturbance: a chronosequence analysis. *Applied Soil Ecology* 7:159-177.
- BOLFOR, B. Mostacedo & T. Fredericksen. 2000.** Manual de Métodos Básicos de muestreo y análisis en Ecología Vegetal. Santa Cruz-Bolivia. 87 pp.
- Brako, L & J. Zarucchi. 1993.** Catálogo de Angiospermas y Gimnospermas del Perú. Missouri Botanical Garden. St. Louis, U.S.A.
- Braun Blanquet, J. 1979.** Fitosociología: Bases para el estudio de las comunidades vegetales. Blume Ediciones. Madrid-España.
- Brooks, M. 2003.** Effects of increased soil nitrogen on the dominance of alien annual plants in the Mojave Desert. *Journal of Applied Ecology* 40:344-353.
- Bruno, J., J. Stachowicz & M. Bertness. 2003.** Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18(3):119-125.
- Calow, P. 1998.** The Encyclopedia of Ecology and Environmental Management. Blackwell Science Ltd. pp. 728-729. USA.
- Canziani, J. & E. Mujica. 1997.** Atiquipa: un caso prehispánico de manejo sustentable en ecología de Lomas. En: E. González, B. Revesz & A. Tapia (eds.). *Perú: El problema agrario en debate*. 503-526. Seminario Permanente e Investigación Agraria VI, Lima – Perú.
- Casper, B. & R. Jackson. 1997.** Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:545-570.
- CIZA, ONERN & SENAMHI. 1989.** Aprovechamiento de nieblas costeras en las zonas áridas de la costa, Lomas de Atiquipa (Prov. Caravelí, Dpto. Arequipa). CONCYTEC. Lima-Perú.

- Clements, F. 1916.** Plant succession. Carnegie Institution Washington, Publication N° 242.
- Davis, M., J. Grime & K. Thompson. 2000.** Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88(3):528-534.
- Engel, F. 1981.** Prehistoric Andean Ecology Man, Settlement and Environment in the Andes. The Deep South. University of New York. USA.
- Fabre, A., T. Gauquelin, F. Villasante, A. Ortega & H. Puig. 2006.** Phosphorus content in five representative landscape units of the Lomas de Arequipa (Atacama Desert-Peru). *Catena* 65:80-86.
- Ferreira, R. 1986.** Flora y vegetación del Perú. En Gran Geografía del Perú Vol. 2. Editorial Manfer-Juan Mejía Baca. España. 174 pp.
- Grime, J. 1973.** Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242:344-347.
- Gutiérrez, J. 2001.** Dynamics of ephemeral plants in the coastal desert of North-Central Chile. En I. Prakash (ed.). *Ecology of desert environments*. 105-124. Scientific Publishers. Jodhpur – India.
- INRENA. 1994.** Mapa Ecológico del Perú: Guía explicativa. Dirección de Estudios de Recursos Naturales. Lima – Perú.
- Jaksic, F. & L. Marone. 2007.** Sucesión Capítulo 7. En F. Jaksic & L. Marone (eds.) *Ecología de comunidades*. 109-115. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago de Chile.
- Jiménez, P., C. Talavera, L. Villegas, E. Huamán & A. Ortega. 1999.** Condiciones meteorológicas en las Lomas de Mejía en “El Niño 1997-98” y su influencia en la vegetación. *Revista Peruana de Biología*, Vol. Extraordinario:133-136.
- Lucero, M., J. Barrow, P. Osuna & I. Reyes. 2006.** Plant-fungal interactions in arid and semi-arid ecosystems: Large-scale impacts from microscale processes. *Journal of Arid Environments* 65:276-284.
- McCook, L. 1994.** Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110:115-147.
- Miller, M. 1987.** Mycorrhizae and succession. En W. Jordan III, M. Gilpin & J. Aber (eds.). *Restoration ecology: a synthetic approach to ecological research*. 205-219. Cambridge University Press, Cambridge-United Kingdom.
- Mostacero, J., F. Mejía & F. Peláez. 1996.** Fitogeografía del Norte del Perú. Serie Ciencias-CONCYTEC. Lima-Perú. 406 pp.
- Müller, G. 1985.** Zur floristischen Analyse der peruanischen Loma – Vegetation. *Flora* 176:153-165.
- Niering, W. 1987.** Vegetation dynamics (sucesión and climax) in relation to plant community management. *Conservation Biology* 1(4):287-295.
- Ñaupas, H. 1984.** Visión geosistémica del Perú. Ed. San Marcos. Lima-Perú. 199 pp.
- Odum, E. 1986.** Fundamentos de Ecología. Nueva Editorial Interamericana. pp. 319 – 343. México D.F. – México.
- Olchanski, E. 1980.** Geología de los cuadrángulos de Jaqui, Cora Cora, Chala y Cháparra. Hojas 31 N, 31 O y 32 O. Instituto Geológico, Minero y Metalúrgico. Lima.

- ONERN. 1976. Mapa Ecológico del Perú. Mapa Ecológico del Perú. Guía Explicativa. Oficina Nacional de Recursos Naturales, Lima.
- Ono, M. 1986. Definition, classification and taxonomic significance of the Lomas vegetation. En: M. Ono (ed.). *Taxonomic and Ecological Studies on the Lomas Vegetation in the Pacific Coast of Peru*. 5 – 14. Makino Herbarium, Tokyo Metropolitan University. Tokyo-Japan.
- Péfaur, J. 1978. Composition and structure of communities in the Lomas of southern Perú. PhD Dissertation. The University of Kansas. 215 pp.
- Péfaur, J. 1982. Dynamics of plant communities in the Lomas of southern Perú. *Vegetatio* 49:163-171.
- Pickett, S. 1976. Succession: An evolutionary interpretation. *American Naturalist* 110:107-119.
- Pickett, S., S. Collins & J. Armesto. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69:109-114.
- Rundel, P., M. Dillon, B. Palma, H. Money, L. Gulmon & J. Ehleringer. 1991. The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso* 13(1):1-49.
- Sakai, A., F. Allendorf, J. Holt, D. Lodge, J. Molofsky, K. With, S. Baughman, R. Cabin, J. Cohen, N. Ellstrand, D. McCauley, P. O'Neil, I. Parker, J. Thompson & S. Weller. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:305-332.
- Siebe, C., R. Jahn & K. Stahr. 1996. Manual para la descripción y evaluación ecológica de suelos en el campo. Publicación Especial 4. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo. A. C. Chapingo-Mexico. 57 pp.
- Tilman, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist* 125(6):827-852.
- van Andel, J. & A. Grootjans. 2006. Concepts in restoration ecology. En: J. van Andel. & J. Aronson (eds.). *Restoration Ecology The New Frontier*. 16-28. Blackwell Publishing. United Kingdom.
- Villegas, L., K. Caballero & H. Zeballos. 2004. Rol ecológico de la avifauna de las Lomas de Atiquipa, Arequipa. *Dilloniana* 4(1):156-158.
- Weberbauer, A. 1945. El Mundo Vegetal de los Andes Peruanos. Ministerio de Agricultura. Lima-Perú. 624 pp.
- Whisenant, S. 1999. Repairing Damaged Wildlands: A process-oriented, landscape-scale approach. Cambridge University Press, Cambridge-United Kingdom. 312 pp.
- Zeballos, H., L. Villegas, R. Gutiérrez, K. Caballero & P. Jiménez. 2000. Vertebrados de las Lomas de Atiquipa y Mejía, Sur del Perú. *Revista de Ecología Latinoamericana* 7(3):11-18.

Cuadro 1. Resultados del Análisis de Caracterización fisicoquímica a partir de muestras de sustrato provenientes de los cerros Barrera y Lagunillas.

Parámetro	Barrera	Lagunillas
pH	6,2	5,7
CE (mmhos/cm)	1,97	4,93
CaCO ₃ (%)	0	0
MO (%)	0,3	9
P (ppm)	3,28	81,76
K ₂ O (ppm)	377,61	3154,55
CIC (meq/100)	15,7	39,1
Ca (meq/100)	9,3	18,4
Mg (meq/100)	1,5	5
K (meq/100)	1,01	4
Na (meq/100)	0,38	0,25

CE: Conductividad eléctrica; MO: Materia orgánica; CIC: Capacidad de intercambio catiónico.

Cuadro 2. Especies, presencia en las parcelas, forma de vida, origen y endemismo

Especie	Presencia	Forma de vida	Origen	Lugares perturbados*
<i>Portulaca oleracea</i> L.	B,L	Hierba anual	Exótica	
<i>Fuertesimalva peruviana</i> (L.) Fryxell	B,L	Hierba anual	Nativa	
<i>Senecio mollendoensis</i> Cabrera	B,L	Arbusto	Endémico	
<i>Cucumis dipsaceus</i> Ehrenberg ex Spach	L	Hierba perenne	Exótica	Si
<i>Nicotiana paniculata</i> L.	B,L	Sufrútice	Endémica	
<i>Nicandra physalodes</i> (L.) Gaertner	L	Sufrútice	Nativa	Si
<i>Nolana coronata</i> R. & P.	L	Hierba anual	Endémica	
<i>Solanum</i> sp.	B,L	Sufrútice		
<i>Palaua malvifolia</i> Cavanilles	L	Hierba anual	Endémica	
<i>Lippia nodiflora</i> (L.) Michaux	L	Hierba perenne	Nativa	
<i>Grindelia glutinosa</i> (Cavanilles) Dunal	B,L	Arbusto	Nativa	
<i>Chenopodium macrospermum</i> Hooker f.	B,L	Hierba anual	Nativa	
<i>Cotula australis</i> (Sieber ex Sprengel) Hooker f.	L	Hierba anual	Nativa	Si
<i>Nasa urens</i> (Jacq.) Weigend	L	Hierba anual	Nativa	
<i>Dicliptera ruiziana</i> Wasshausen	B,L	Hierba perenne	Nativa	
<i>Pennisetum clandestinum</i> Hochstetter ex Chiovenda	B	Hierba perenne	Exótica	Si
<i>Vasquezia oppositifolia</i> (Lagasca) S. F. Blake	B	Hierba anual	Nativa	Si
<i>Dichondra microcalyx</i> (Hallier f.) Fabris	B	Hierba anual	Nativa	
<i>Cyperus squarrosus</i> L.	B	Hierba anual	Nativa	Si
<i>Spergularia</i> sp.	B	Hierba anual		
<i>Marrubium vulgare</i> L.	B	Hierba anual	Exótica	Si

Presencia: Barrera, B; Lagunillas, L.

* Según Brako & Zarucchi (1993)

Cuadro 3. Registros mensuales de las especies presentes en las parcelas instaladas en cerro Barrera, para el periodo febrero 2005 - febrero 2006.

Especie	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SET	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB
<i>Senecio mollendoensis</i>	44	44	44	44	44	44	44	45	45	45	45	45	44
<i>Nicotiana paniculata</i>	32	22	14	11	12	12	10	8	9	10	10	4	3
<i>Pennisetum clandestinum</i>	4	4	4	4	4	4	4	3	4	4	4	4	4
<i>Vasquezia oppositifolia</i>	9	3	1	1	0	0	0	0	1	4	3	1	2
<i>Dicliptera ruiziana</i>	13	10	5	5	3	3	3	4	5	8	11	8	7
<i>Solanum sp.</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Fuertesimalva peruviana</i>	16	2	0	0	0	0	0	0	1	5	1	1	0
<i>Dichondra microcalyx</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Cyperus squarrosus</i>	5	4	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>Chenopodium macrospermun</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Portulaca oleracea</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Grindelia glutinosa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Spergularia sp.</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Marrubium vulgare</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Total especies/mes	12	11	8	8	9	6	7	8	9	9	10	9	8

Los números en los casilleros representan el número de parcelas donde se registró la especie en mención, excepto por la última fila.

Cuadro 4. Registros mensuales de las especies presentes en las parcelas instaladas en cerro Lagunillas, para el periodo febrero 2005 - febrero 2006.

Especie	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SET	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB
<i>Portulaca oleracea</i>	43	41	36	34	36	28	27	26	28	17	8	0	0
<i>Fuertesimalva peruviana</i>	45	44	20	12	2	0	0	45	45	45	45	19	1
<i>Senecio mollendoensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	4	4	3	2	2
<i>Cucumis dipsaceus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Nicotiana paniculata</i>	1	6	3	4	4	4	3	2	32	4	2	1	1
<i>Nicandra physalodes</i>	1	2	3	3	2	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Nolana coronata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2
<i>Solanum sp.</i>	0	3	1	1	2	2	1	1	1	0	0	0	0
<i>Palaua malvifolia</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Lippia nodiflora</i>	0	2	1	1	2	2	2	2	1	2	2	1	1
<i>Grindelia glutinosa</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Chenopodium macrospermun</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	1	1
<i>Cotula australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Nasa urens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Dicliptera ruiziana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Total especies/mes	7	10	11	11	10	10	10	11	9	10	12	8	8

Los números en los casilleros representan el número de parcelas donde se registró la especie en mención, excepto por la última fila..

Apéndice 1. Códigos de las especies

Especie	Código
<i>Portulaca oleracea</i>	Pole
<i>Fuertesimalva peruviana</i>	Fper
<i>Senecio mollendoensis</i>	Smol
<i>Cucumis dipsaceus</i>	Cdip
<i>Nicotiana paniculata</i>	Npan
<i>Nicandra physalodes</i>	Nphy
<i>Nolana coronata</i>	Ncor
<i>Solanum sp.</i>	Sisp
<i>Palaua malvifolia</i>	Pmal
<i>Lippia nodiflora</i>	Lnod
<i>Grindelia glutinosa</i>	Gglu
<i>Chenopodium macrospermum</i>	Cmac
<i>Cotula australis</i>	Caus
<i>Nasa urens</i>	Nure
<i>Dicliptera ruiziana</i>	Drui
<i>Pennisetum clandestinum</i>	Pcla
<i>Vasquezia oppositifolia</i>	Vopp
<i>Dichondra microcalyx</i>	Dmic
<i>Cyperus squarrosus</i>	Csqu
<i>Spergularia sp.</i>	Sesp
<i>Marrubium vulgare</i>	Mvul

Figura 1. Mapa de ubicación de la zona de estudio, Lomas de Atiquipa-Caravelí, Arequipa.

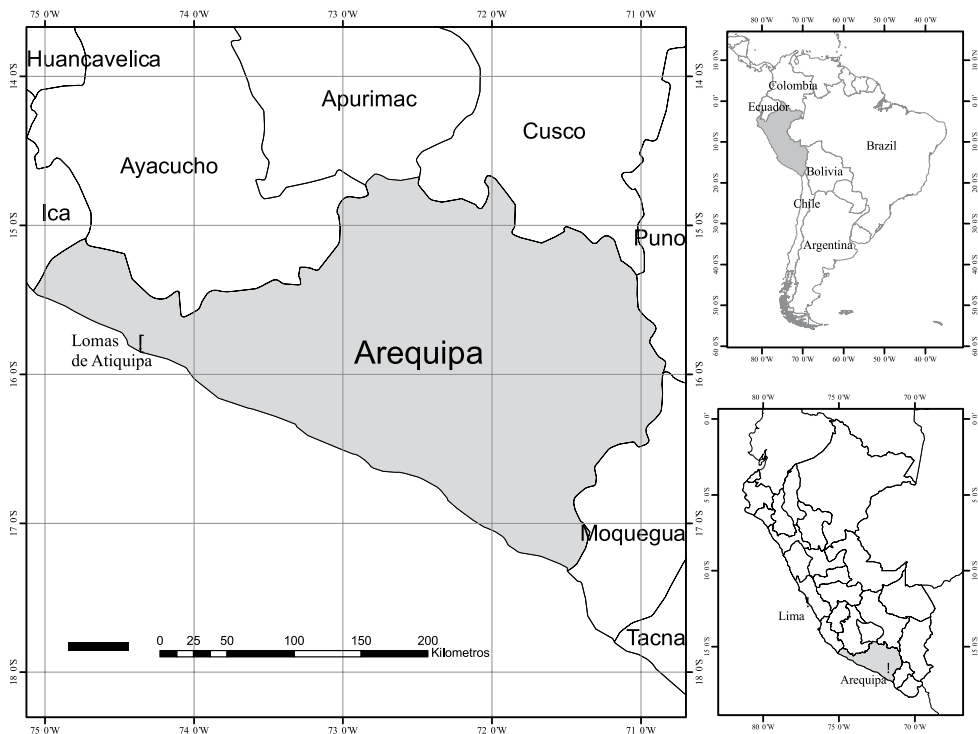




Figura 2. Comunidad vegetal presente en Cerro Barrera. (Foto: D. Sotomayor)



Figura 3. Comunidad vegetal presente en Cerro Lagunillas en setiembre 2005, temporada de crecimiento. (Foto: D. Sotomayor)

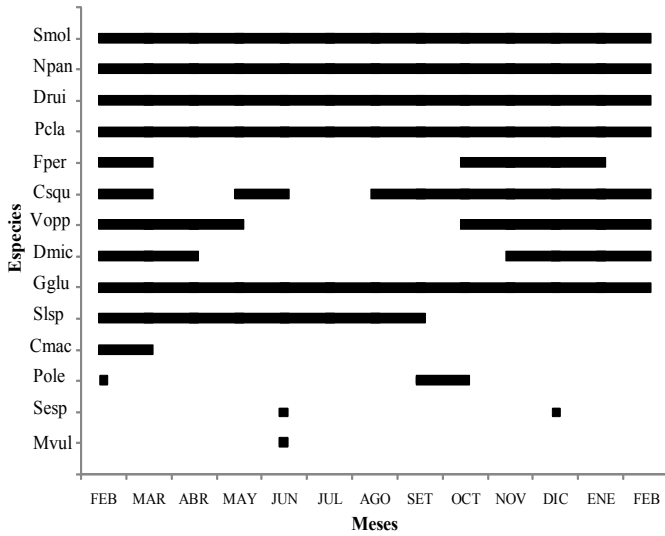


Figura 4. Presencia de las especies registradas en Cerro Barrera durante el periodo febrero 2005 - febrero 2006, ordenadas desde la más abundante (arriba: Smol) hasta la menos abundante (abajo: Mvul).

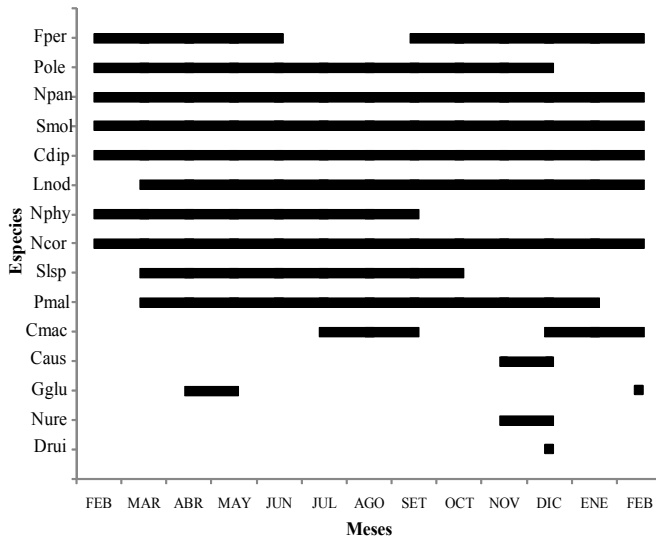


Figura 5. Presencia de las especies registradas en Cerro Lagunillas durante el periodo febrero 2005 - febrero 2006, ordenadas desde la más abundante (arriba: Fper) hasta la menos abundante (abajo: Drui).

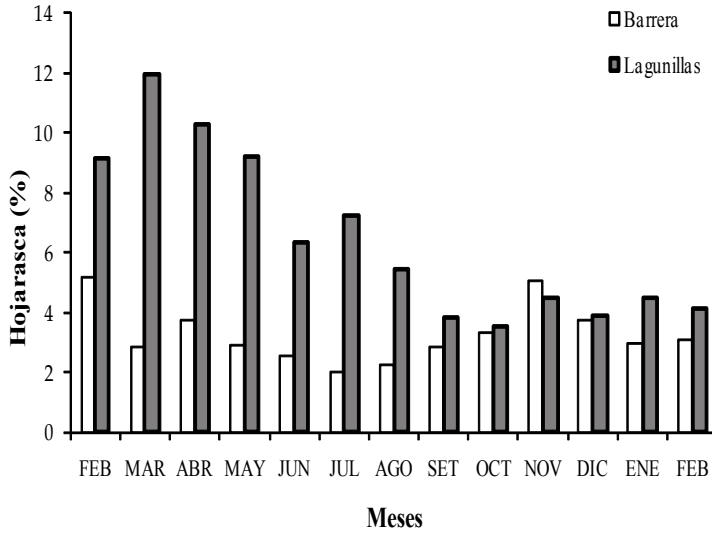


Figura 6. Variación en la cantidad de hojarasca, expresada en porcentaje de cobertura, para las parcelas de los cerros Barrera y Lagunillas entre febrero 2005 y febrero 2006.