Gayana Bot. 56(1): 1-15, 1999. ISSN 0016-5301

GRUPOS FUNCIONALES EN ARBUSTOS DESERTICOS DEL NORTE DE CHILE, DEFINIDOS SOBRE LA BASE DE LAS FUENTES DE AGUA UTILIZADAS*

FUNCTIONAL GROUPS IN NORTH CHILEAN DESERT SHRUB SPECIES, BASED ON THE WATER SOURCES USED

Francisco A. Squeo[1], Nancy Olivares[1,2], Sandra Olivares[1], Alberto Pollastri[3], Evelyn Aguirre[3], Ramón Aravena[4], Carmen Jorquera[1] y James R. Ehleringer[5]

RESUMEN

La productividad primaria y la estructura de la vegetación en ecosistemas áridos están determinadas por la disponibilidad de agua. En un estudio realizado en el secano costero del norte-centro de Chile (29/43'S; 71/14'O, 300 m) se compararon los mecanismos de utilización de distintas fuentes de agua por las especies arbustivas, en dos años con precipitaciones contrastantes. Se entregan antecedentes de estudios fenológicos, de arquitectura radicular y de las fuentes de agua utilizadas por arbustos mediante el uso de isótopos estables. Se reconocen 6 grupos funcionales basados en la obtención y utilización del agua. Los grupos funcionales fueron definidos en base a su hábito (deciduo y siempre-verdes), sus sistemas radiculares (superficial, dimórfico o profundo) y a la capacidad de utilizar distintas fuentes de agua (superficial y/o profunda). Debido al impacto diferencial sobre los distintos grupos funcionales, se postula que el sobre pastoreo con caprinos resultaría en una menor utilización de aguas superficiales. Un plan de manejo y/o restauración debería maximizar la utilización de todas las fuentes de agua disponibles para recuperar la productividad primaria y la estabilidad del sistema.

PALABRAS CLAVES: fuentes de agua, proporción de isótopos estables, δ^2H, $\delta^{18}O$, zonas áridas, relaciones hídricas, fenología, sistema radicular, Desierto de Atacama, Chile.

ABSTRACT

Primary productivity and vegetation structure in arid ecosystems are determined by water availability. In a study conducted in the coastal dryland of north-central Chile (29/43'S, 71/14'O, 300 m), the mechanisms to use different water sources by shrubs species, in two contrasting rainfall years were compared. Information on phenological studies, root architecture and water sources used by shrubs through the use of of stable isotopes is brought. Six functional groups based on water uptake and water use are recognized. The functional groups were defined based on their habits (deciduous and evergreen), their root systems (shallow, dimorphic and deep), and their ability to use different water sources (surficial and/or deep). Because of the differential impact of the goat overgrazing on different functional groups, this would result on a lower utilization of surficial waters. A management plan and/or restoration should maximize the use of all water sources availables to recover the primary productivity and the system stability.

KEYWORDS: water sources, stable isotope ratio, δ^2H, $\delta^{18}O$, arid zone, water relations, phenology, root system, Atacama Desert, Chile.

INTRODUCCION

La definición de grupos funcionales provee una herramienta efectiva para analizar la diversidad de respuestas ecofisiológica en los ecosistemas naturales (Chapin 1993, Körner 1993, Larcher 1995, Lambers et al., 1998). Originalmente, un "grupo funcional" fue definido como un conjunto de especies que cumplen un cierto rol funcional en el ecosistema (Cummins 1974, MacMahon et al., 1981, Hawkins et al., 1989). Sin embargo con el

*Investigación Financiada por el Proyecto FONDECYT Nº 1960037.
[1] Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, Casilla 599, La Serena, Chile. E-Mail: f_squeo@userena.cl
[2] Programa de Magíster en Ciencias Biológicas c/m Ecología de Zonas Aridas, Universidad de La Serena.
[3] Comisión Chilena de Energía Nuclear.
[4] University of Waterloo, Canadá.
[5] University of Utah, USA.

tiempo se ha utilizado como sinónimo de gremio (sensu Root 1967), al incoporar en la definición la forma en que se utilizan los recursos (Mengue et al., 1986). Root (1967) define "gremio" como "un grupo de especies que explotan la misma clase de recurso ambiental de una manera similar". Simberloff & Dayan (1991) plantean que el estudio de grupos de especies que utilizan recursos similares de una manera similar, independientemente de como se llamen, ayudará a resolver la pregunta de como las interacciones interespecíficas conducen la coevolución en la naturaleza. A pesar de que se requiere de una evaluación crítica del significado de cada característica que se considera con relevancia ecológica para la existencia de una planta en un ambiente particular, es posible distingir tipos funcionales ecofisiológicamente diferentes (Körner 1993, Larcher 1995). Los esquemas de estrategias ecológicas / fisiológicas (por ejemplo, formas de vida (*sensu* Raunkiaer 1934); triángulo de competencia - estrés - perturbación (Grime 1977); formas de crecimiento (Chapin 1993, Larcher 1995); tipos funcionales de economía hídrica (Larcher 1995) permiten describir el funcionamiento del componente biológico del ecosistema en términos de un número limitado de grupos funcionales, y de esta forma facilitar su análisis (Lambers et al., 1998).

El agua es el recurso más importante que influencia la productividad primaria y la estructura de la vegetación en ecosistemas áridos (Whittaker & Niering 1975, Hadley & Szarek 1981, Ehleringer & Mooney 1983, Smith & Nobel 1986, Polis 1991, Gutiérrez 1993, Squeo et al., 1994b, 1998, Reynolds et al., 1999). Sin embargo las especies pueden responder diferencialmente a los eventos de precipitación (Ehleringer et al., 1991). Especies con diferentes formas de vida aparentemente difieren en su capacidad de utilizar ciertos eventos de precipitación. Mientras los arbustos leñosos con raíces profundas presentan baja habilidad para utilizar agua desde las capas superficiales del suelo, muchas especies herbáceas pueden usar esta fuente de humedad para su crecimiento y reproducción (Ehleringer et al., 1991). La disponibilidad de agua afecta directamente las características del intercambio de gases y la productividad, la interacción entre las especies y la estructura de la comunidad (Barbour 1969, Mooney et al., 1974, Ackerman 1979, Hadley & Szarek 1981, Ehleringer & Mooney 1983, Arroyo et al., 1988, 1993, Osmond et al., 1990, Chapin 1993, Squeo et al., 1994a).

La baja productividad del recurso forrajero a consecuencia de la escasez de agua es reconocido como uno de los factores más importantes que limita la producción de los caprinos en el norte chico de Chile, principal fuente de proteína animal y recurso económico con que cuentan sus comunidades agrícolas (Meneses 1991, 1993, Meneses et al., 1990). Por lo tanto, el conocimiento de la fuente de agua que utilizan los arbustos nativos es fundamental para los planes de restauración / incremento de la productividad del secano costero de la región. El aumento de la productividad vegetal en estos sectores depende, en parte, de optimizar la utilización de las fuentes de aguas disponibles (aguas subterráneas, neblina, precipitaciones). El cambio en la composición y abundancia de especies vegetales a consecuencia del sobre pastoreo y extracción de leña, probablemente ha resultado en una menor capacidad de captura de agua para la producción de materia seca. Una reducción en la cobertura de arbustos puede significar, además, una menor infiltración de agua y capacidad de colecta de neblinas, incremento en la tasa de evaporación y lavado de nutrientes, etc. (Keeley & Johnson 1977, Jaksic & Montenegro 1979, Gutiérrez et al., 1992).

El objetivo de este trabajo es definir grupos funcionales en base a comparar los mecanismos de utilización de distintas fuentes de agua que presentan las especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile.

Los antecedentes que se entregan en este trabajo incluyen información publicada o en preparación referente a estudios fenológicos (Olivares & Squeo, 1999); arquitectura radicular (Olivares et al., 1998, Olivares & Squeo, en preparación) y fuentes de agua utilizadas por arbustos mediante el uso de isótopos estables (Squeo et al., en preparación).

SITIO DE ESTUDIO

El estudio fue realizado en la Quebrada El Romeral ubicada a 29°43' S y 71°15' O, 300 msnm, a 21 km al norte de la ciudad de La Serena (Fig. 1).

CLIMA

La Quebrada El Romeral se ubica dentro de la

región climática tipo mediterráneo-árido con influencia de neblinas. La precipitación promedio anual en La Serena de los últimos 16 años bordea los 90 mm (Fig. 2). Durante este período, son frecuentes los años con precipitaciones inferiores a los 50 mm (años secos) en comparación a los escasos años lluviosos (con precipitaciones por sobre los 200 mm). Estos últimos se encuentran asociados a ENSO (El Niño Southern Oscillation) (Maya & Arriaga 1996, Jorquera et al., en preparación).

Antecedentes de este siglo muestran que la precipitación en La Serena, calculado como la media móvil de 30 años, ha caído desde valores promedio cercanos a los 170 mm a principios de siglo hasta cerca de 80 mm en la actualidad (Fig. 3). La precipitación media histórica para La Serena es de 114,4 mm. Mientras la precipitación se concentra en los meses de invierno, el aporte de agua por neblina se hace más importante en primavera (Jorquera et al., en preparación).

Las temperaturas promedio mensuales fluctúan entre los 12,4°C y 21,7°C. Las temperaturas abso-lutas varían entre los 4,4°C y 30,2°C. La Humedad Relativa promedio mensual varia entre 70 y 80%

VEGETACIÓN

La cobertura vegetal de especies arbustivas en la Quebrada El Romeral varía entre un 20 y 30%, con cambios en las especies dominantes (Squeo et. al., 1990). En las planicies del sitio de estudio, la especie dominante es *Haplopappus parvifolius*, seguida de *Senna cumingii* y *Pleocarphus revolutus*. En las quebradas, las especies dominantes más importantes son *Pleocarphus revolutus* y *Senna cumingii*. En las laderas de exposición norte, dominan *Heliotropium stenophyllum*, *Haplopappus parvifolius, Opuntia miquelii y Cordia decandra*, mientras que en las laderas de exposición sur, las especies dominantes son *Haplopappus parvifolius, Balbisia peduncularis, Proustia cuneifolia y Baccharis paniculata*.

RESULTADOS Y DISCUSION

RESPUESTA FENOLÓGICAS

Las especies arbustivas estudiadas por Olivares y Squeo (1999) pueden agruparse básicamente en dos grupos funcionales respecto a su similitud temporal en el crecimiento vegetativo. En este estudio fenológico de dos años de duración (1996, pp= 46,6 mm; 1997, pp= 233,4 mm), se separan claramente las 5 especies siempre verdes (incluyendo a *Senna cumingii*, potencialmente considerada decidua de sequía extrema), de las restantes especies deciduas (Fig. 4). Dentro de las especies deciduas, 8 de las 9 especies estudiadas por Olivares y Squeo (1999) iniciaron su actividad vegetativa en forma sincrónica, luego de las primeras precipitaciones invernales, y presentaron una actividad vegetativa de mayor magnitud y duración luego de un invierno lluvioso, indicando su mayor dependencia de las precipitaciones.

El agua es uno de los factores abióticos más importantes en el crecimiento de la planta y el inicio de las fenofases (Beatley 1974, Kemp 1983, Kramer & Boyer 1995). En el ecosistema desértico costero del norte-centro de Chile, las precipitaciones se concentran en los meses de invierno, generando condiciones favorables para desarrollar los procesos reproductivos (Mooney et al., 1974). La precipitación de invierno es el mejor predictor de germinación masiva en el desierto costero del norte-centro de Chile (Vidiella 1992). A los 30°S, la cantidad total de precipitación se encuentra sobre el umbral mínimo de germinación una vez cada dos años, y a los 27/S una vez cada cinco años. Squeo et al. (1994b) muestran que la forma de crecimiento de *Encelia canescens* y la magnitud del crecimiento se correlacionan positivamente con las precipitaciones ocurridas en un gradiente de aridez en el norte-centro de Chile.

En otras regiones desérticas, las precipitaciones también son un factor que regula el crecimiento y los eventos reproductivos (Beatley 1974, Kemp 1983, Grazanfar 1997, Keya 1997, 1998). Según Beatley (1974), los eventos fenológicos en el Desierto de Mojave y la mayoría de los fenómenos biológicos son indirecta o directamente dependientes de las precipitaciones, donde usualmente son gatillados por lluvias mayores a 25 mm. Para una comunidad de arbustos desérticos del noroeste de México, Maya y Arriaga (1996) muestran que las especies se pueden agrupar de acuerdo a su producción de estructuras vegetativas en relación a la disponibilidad de agua, y que estas son afectadas diferencialmente por años excepcionalmente húmedos asociados a ENSO. En el Desierto de Omán, el inicio y la duración del crecimiento y la floración en todos los grupos funcionales están también correlacionados con la ocurrencia y la

magnitud de las precipitaciones (Grazanfar 1997).

En nuestro sistema, la primera lluvia invernal significativa sincroniza el inicio del crecimiento, lo que se traduce en una alta similitud de las fenofases vegetativas entre las especies. Sin embargo, a medida que avanza la estación de crecimiento, las fenofases reproductivas son cada vez más disimiles. Este resultado sugiere una menor influencia de las precipitaciones en determinar las fenofases de floración y fructificación. Sobre estas fenofases podrían haber actuado otros factores selectivos adicionales (e.g., depredación, polinización, dispersión, competencia interespecífica, temperaturas extremas, sequía) (Arroyo et al., 1981, 1985, 1988; Rathcke & Lacey 1985; Herrera 1986; Rozzi et al., 1989; Jones 1992; Kramer & Boyer, 1995; Willson et al., 1995; Notzold et al., 1998). En un estudio de demografía inferido por los anillos de crecimiento realizado por Milton et al. (1997) en el desierto de Koroo en Sudáfrica, se mostró que las precipitaciones explicaban sólo el 33% de la variación en reclutamiento. Estos autores sugieren que otros factores, como la reducción de competencia por sequía o pastoreo, podrían tener una gran influencia en los patrones de reclutamiento.

ARQUITECTURA RADICULAR

Los arbustos estudiados presentan cuatro arquitecturas radiculares básicas: sistema radicular superficial, superficial suculento, dimórfico y profundo (Fig. 5, Olivares et al., 1998). Una interpretación parsimoniosa de estos patrones sugiere que las especies con sistema radicular profundo utilizarían primariamente agua subterránea, las especies con sistema radicular superficial utilizan el agua de las precipitaciones, mientras que las con sistema radicular dimórfico tendrían acceso a ambas fuentes de agua. Las especies con sistema radicular superficial suculento, junto con utilizar las precipitaciones, tienen la capacidad de almacenar el agua en sus tejidos.

La mayoría de las especies caducifolias poseen un sistema radicular superficial o dimórfico, teniendo potencialmente acceso a una fuente de agua superficial. Por otro lado, las especies perennifolias poseen arquitecturas radiculares superficial, dimórfica o profunda (Olivares et al., en preparación). Nuestros resultados indican que, independiente de la arquitectura radicular, todas las especies presentaron la mayor actividad vegetativa en los meses de invierno - primavera, y los mínimos a fines de verano y otoño. Adicionalmente, luego de un invierno lluvioso, todas las especies presentaron una mayor duración de la estación de crecimiento.

Estudios de excavación de plantas de desierto han mostrado que las raíces pueden ocupar probablemente todas las zonas del suelo que son anualmente recargadas con agua, que unas pocas penetran hasta el nivel freático, y que las raíces de las plantas anuales están limitadas a la capa superior del suelo (Cannon, 1911; Forseth et al., 1984; Cody, 1986; Manning & Barbour, 1988; Manning & Groenveld, 1989). Sin embargo, otros autores (e.g. Drew 1979; MacMahon & Schimpf, 1981) sugieren que la excavación de raíces *per se* ha contribuido muy poco al entendimiento de las fuentes de agua utilizadas por diferentes especies. El hecho que la mayoría de la biomasa radicular se localice en las capas superiores del suelo no significa que todas esas raíces están funcionalmente activas para absorber agua o que el agua siempre es extraída de esa zona. Por ejemplo, la mayoría de las raíces de *Artemisia tridentata* están localizadas a menos de un metro de profundidad, sin embargo raíces profundas (> 3 m) y de pequeño diámetro, son importantes para la absorción de agua durante los meses de verano (Caldwell & Richards 1989; Caldwell 1990). Esto puede significar que raíces de diferentes profundidades poseen diferentes propósitos funcionales, por ejemplo, las raíces profundas podrían ser primariamente para la absorción de agua mientras que las raíces superficiales servirían para la absorción de nutrientes.

LAS FUENTES DE AGUA DE LAS PLANTAS DE DESIERTO

Las especies vegetales en los ecosistemas áridos son sensibles a eventos episódicos (1-10 años) tales como prolongados períodos de sequía o inusuales períodos de alta precipitación, los que pueden resultar en importantes cambios fisiológicos y dramáticas modificaciones en la composición de la comunidad (Stockton & Meko, 1975; MacMahon & Schimpf, 1981; Vidiella & Armesto, 1989; Turner, 1990; Vidiella, 1992; Armesto & Vidiella, 1993). La sobrevivencia de las especies perennes durante prolongados períodos de sequía es producto de la habilidad de las raíces para adquirir el agua remanente en el

suelo y de la habilidad de la parte aérea de tolerar estrés hídrico (MacMahon & Schimpf, 1981; Ehleringer, 1985; Smith & Nowak, 1990). Con una aparente menor variación interanual, la neblina costera es potencialmente una importante fuente adicional de agua para las especies herbáceas y leñosas de estos ambientes, que adicionalmente modera las temperaturas y disminuye el déficit de presión de vapor y consecuentemente la tasa de transpiración (Mooney et al., 1980; Aravena & Acevedo, 1985; Aravena et al., 1989; Ingraham & Matthews, 1990; Rundel et al., 1991; Vidiella, 1992; Arroyo et al., 1993; Gutiérrez, 1993; Dawson, 1998). Adicionalmente, en algunos ecosistemas de desierto costero, agua proveniente de la neblina puede infiltrar en el suelo y recargar el sistema de agua subterránea (Clark et al., 1987; Ingraham & Matthews, 1990). El agua subterránea es también una potencial fuente de aguas para especies con sistemas radiculares profundos. Por ejemplo, en un trabajo pionero en Chile, Aravena y Acevedo (1985) mostraron que *Prosopis tamarugo* de la Pampa del Tamarugal estaba utilizando sólo agua subterránea. A pesar de esta información, la importancia relativa de cada fuente de agua a nivel comunitario es virtualmente desconocida.

En la Quebrada El Romeral, las potenciales fuentes de agua para las plantas son las lluvias invernales, las neblinas, y el agua presente en el suelo profundo y/o de agua subterránea (Squeo et al., en preparación). La composición de isótopos estables de hidrógeno y oxígeno en el agua provee una útil herramienta para determinar las fuentes de agua utilizadas por las plantas (Ehleringer & Dawson, 1992). En el trabajo de Aravena y Acevedo (1985), las ramas de *P. tamarugo* tenían un valor de δ^2H = -60‰, muy cercano al del agua subterránea (!62‰), y distante del agua atmosférica (-106‰) y del suelo (-52‰).

Nuestros datos de Quebrada El Romeral (1996 - 1998) muestran que la neblina tiene un δ^2H que oscila entre los -2‰ y -18‰, con un promedio de -11‰. La lluvia puede ser dividida en dos grupos, las más débiles con δ^2H generalmente cercanos a -25‰, y las mas importantes cercanas a -42‰. El agua subterránea también puede ser dividida en dos grupos, las obtenidas de los pozos situados hacia tierra adentro (Quebrada Romeral, entre -37‰ y -46‰, promedio -41‰); y las más cercanas a la costa con δ^2H que oscilan entre los -92‰ en los años secos y los -81‰ luego de un invierno lluvioso, indicando mezcla de aguas de dos orígenes distintos. La principal fuente de agua de los pozos cercanos a la costa son de origen cordillerano (i.e., el agua del Río Elqui tiene un δ^2H= -101‰), y contribuye en distintos porcentajes agua proveniente de la Quebrada Romeral (!41‰). Dada su composición isotópica, el acuífero de Quebrada El Romeral sería recargado por las grandes precipitaciones que ocurren asociadas a los eventos ENSO. En nuestro sistema, las aguas provenientes de las neblinas o de las lluvias someras parecen no tener influencia en estos acuíferos. En contraste, los valores de δ^2H encontrados en el agua subterránea de El Tofo (-33‰) y Fray Jorge (-30‰) estarían indicando una contribución de la neblina al agua subterránea en esas dos localidades costero-montañosas. El bajo contenido de tritio en el agua subterránea de Fray Jorge y de Quebrada El Romeral indica que su tiempo de permanencia en el acuífero es mayor a 35 años (Aravena et al., 1989, Jorquera et al., en preparación).

Los contenidos isotópicos del agua extraída de tallos de 14 especies arbustivas que habitan en fondo de quebrada muestran el uso directo de dos fuentes de agua: las primeras asociadas a un estrato superficial no superior a los 50 cm de profundidad (zona del suelo recargada directamente por las precipitaciones) y otras a un estrato más profundo que se asocia a aguas más profundas y/o subterránea (Tabla I). Esta tendencia se mantiene en los años secos (1994-1996, pp < 50mm), sin embargo, en un año inusualmente lluvioso asociado a un evento ENSO (1997, 233 mm), todas las especies son capaces de utilizar directamente el agua de lluvia (Squeo et al., en preparación). Esta respuesta oportunista en años lluviosos de las especies leñosas independiente de su hábito y/o sistema radicular también ha sido documentada en otras comunidades desérticas (e.g., Reynolds et al., 1999). Por último, en nuestros datos no se evidencia una contribución directa del agua proveniente de las neblinas al agua que es transpirada por las plantas.

Para un desierto frío al sur de Utah, Ehleringer et al. (1991) mostraron que todas las especies perennes (herbáceas, leñosas y suculentas) utilizaban el agua caída durante el invierno. Sin embargo, durante el verano, sólo las especies anuales y suculentas de la comunidad respondieron y utilizaron exclusivamente las precipitaciones de verano. Las especies perennes herbáceas y leñosas usaron diferentes mezclas de

aguas caídas en verano e invierno (las perennes herbáceas usaron un 91% de las lluvias de verano y las leñosas un 57%). Basados en estos datos, Ehleringer et al. (1991) postularon que los cambios en la precipitación de verano, predichos por los modelos de cambio climático global, resultarían en un incremento paulatino en la frecuencia de las especies perennes herbáceas y suculentas, mientras que la frecuencia de las especies leñosas podría disminuir.

También se han documentado cambios estacionales de las fuentes de agua que utilizan especies leñosas en otras comunidades (por ejemplo, *Pinus edulis, Juniperus osteosperma, Artemisia tridentata, Ambrosia dumosa, Encelia farinosa* en Norte América, y *Pistacia lentiscus, Phyllirea angustifolia, Quercus ilex* en Europa), otras especies no utilizan las lluvias de verano, siendo capaces de obtener el agua desde niveles más profundos del suelo (por ejemplo, *Chrysothamnus nauseosus, Acacia greggii, Cercidium floridum, Chilopsis linearis, Ephedra viridis* en Norte América, y *Q. pubescens, Q. cerris* en Europa) (Ehleringer & Cook, 1991; Flanagan & Ehleringer, 1991; Flanagan et al., 1992; Valentini et al., 1992).

Gregg (1991) entregó evidencias de un cline en la capacidad de respuesta a las lluvias de verano en una especie arbórea. A lo largo de un gradiente geográfico, donde la fracción de precipitación de verano varía entre el 18% y el 40%, Gregg (1991) observó que los árboles de *Juniperus osteosperma* responden a la lluvia de verano sólo en los sitios con considerable precipitación de verano. No es sorprendente que exista una variación ecotípica en la estructura de la raíz a lo largo de un gradiente geográfico, pero es poco usual la sugerencia sobre la falta de una respuesta inducida por las lluvias de verano en esos árboles de zonas áridas (Gibson & Nobel, 1986).

LEVANTAMIENTO HIDRÁULICO

El levantamiento hidráulico se refiere a la redistribución de agua realizada a través de los sistemas radiculares desde las capas profundas hacia los niveles más secos cercanos a la superficie del suelo (Richards & Caldwell, 1987). En la actualidad existe evidencia de levantamiento hidráulico en más de 30 especies (Caldwell et al., 1998). Este proceso puede mejorar significativamente el estado hídrico y nutricional de la planta, así como puede proveer beneficios a sus vecinos (Caldwell & Richarson, 1989; Caldwell, 1990; Dawson, 1996; Dawson & Pate, 1996; Caldwell et al., 1998). Entre las ventajas del levantamiento hidráulico se encuentran el proveer humedad a las capas superiores del suelo lo que facilita la actividad y sobrevivencia de un sistema radicular fino superficial, así como mejora las condiciones biogeoquímicas que estimulan los procesos microbianos y la biodisponibilidad de nutrientes (Caldwell et al., 1998). Por otro lado, Burgess et al. (1998) demostraron recientemente que el agua caída durante la estación lluviosa puede ser transportada por las raíces desde la superficie húmeda hacia los horizontes más profundos, fenómeno conocido como levantamiento hidráulico reverso. En nuestro sitio de estudio, dos especies muestran evidencia indirecta de levantamiento hidráulico, ambas especies son siempre verdes y con sistemas radiculares dimórficos. Durante las excavaciones de los sistemas radiculares de *Pleocarphus revolutus* y *Senna cumingii* se encontraron a profundidades intermedias (i.e., 30-120 cm) estratos con mayor contenido gravimétrico de agua (4-5%), los que coincidían con la ramificación lateral de estos sistemas radiculares. Por sobre y bajo estos estratos, el suelo tenia mucho menor contenido de agua (ca. 1%). No descartamos que otras de las especies estudiadas presenten este fenómeno.

GRUPOS FUNCIONALES

Puesto que el agua es el primer factor limitante de la productividad primaria en ecosistemas, es posible postular una mayor productividad en condiciones de mayor diversidad de grupos funcionales basados en la obtención y utilización de este recurso limitante, tal como lo plantea Tilman et al. (1996, 1997). Por otro lado, una mayor estabilidad del ecosistema se produciría en condiciones de mayor redundancia de especies dentro de cada grupo funcional (Naeem & Li 1997). En nuestro sistema, los grupos funcionales pueden ser definidos en base a su hábito (deciduo y siempre-verdes), sus sistemas radiculares (superficial, dimórfico o profundo) y en la capacidad de utilizar distintas fuentes de agua (superficial y/o profundo). Basados en estos aspectos, en el sistema estudiado se pueden reconocer 6 grupos funcionales básicos (Tabla I).

Entre las especies arbustivas perennifolias se encuentran:

a) aquellas con sistema radicular profundo capaces de utilizar agua profunda. En este caso se encuentra *Haplopappus parvifolius*, especie que es dominante en los llanos, y co-dominante en los fondos de quebrada.

b) con sistema radicular dimórfico, capaces de utilizar ambas fuentes de agua, y potencialmente realizar levantamiento hidráulico re-movilizando agua subterránea hacia las capas más superficiales del suelo.

c) con sistema radicular superficial, capaces de explotar intensivamente los estratos superficiales e intermedios del suelo.

Entre las especies de arbustos caducifolios se presentan:

d) con sistema radicular superficial utilizan sólo agua proveniente de las precipitaciones invernales desde las capas superficiales del suelo.

e) con sistema radicular superficial suculento, capaces de utilizar y almacenar en sus tejidos el agua desde las capas superficiales del suelo.

f) con sistema radicular dimórfico y/o profundo, que utilizan ambas fuentes de agua, dependiendo de su disponibilidad.

Implicancias para planes de manejo y restauración ecológica.

Entre las causas de la pérdida de productividad primaria en el norte-centro de Chile están el sobre pastoreo y la extracción de leña, los que habrían provocado un cambio en la composición y abundancia de especies, y una reducción potencial de la cobertura arbustiva (Squeo et al., 1990).

Las especies arbustivas consumidas por el ganado caprino pertenecen a los grupos funcionales de las caducifolias con sistema radicular superficial (e.g., *Bridgesia incisifolia*), superficial suculento (e.g., *Oxalis gigantea*) y dimórfico (e.g., *Balbisia peduncularis* y *Flourensia thurifera*), y en menor medida a las perennifolias con sistema radicular superficial (e.g., *Ephedra chilensis*). En el otro extremo, las especies no palatables integran a perennifolias y caducifolias con sistema radicular dimórfico o profundo. En consecuencia, el sobre pastoreo podría resultar en una menor utilización de aguas superficiales. Esta misma tendencia se observa en otras comunidades vegetales de zonas áridas. Agnew (1997) indica que el sobre pastoreo reduce la cobertura de gramíneas, grupo funcional con sistema radicular superficial, reduciéndose de esta forma la capacidad de utilizar pequeños pulsos de precipitación.

En ausencia casi completa de especies arbóreas en este sistema, la extracción de leña se concentra en arbustos leñosos con madera dura. Entre las especies estudiadas más utilizadas para leña se encuentran *Cordia decandra* (caducifolia, superficial) y *Ephedra chilensis* (perennifolia, superficial).

Un plan de manejo y/o restauración debería tender a maximizar la utilización de todas las fuentes de agua disponibles para recuperar la productividad primaria y la estabilidad del sistema. Esto se lograría a través de reforzar los grupos funcionales más afectados, y a las especies facilitadoras (e.g., que presentan levantamiento hidráulico, fijadoras de nitrógeno). Estos planes deben considerar además el escenario futuro, que incluye aspectos tan disímiles como las tendencias climáticas (e.g., disminución de las precipitaciones) y cambios socio-culturales (e.g., promoción de la crianza intensiva del ganado caprino en vez de extensiva).

INTERACCIONES INTER ESPECÍFICAS

Para entender la dinámica de una comunidad vegetal se requiere profundizar en el conocimiento de cada grupo funcional y de sus interacciones. Suponemos que las interacciones ecológicas entre especies de un mismo grupo funcional definido en base al mecanismo de adquición y uso de un recurso limitante (por ejemplo, agua, nutrientes) deberían ser más estrechas que entre especies de diferente grupo funcional. Sin embargo, fenómenos como el levantamiento hidráulico podrían resultar en interacciones de facilitación entre especies de distintos grupos funcionales.

La variación inter anual en las precipitaciones, una característica intrínseca de los sistemas desérticos, establece otra fuente de variación a las presiones selectivas que están operando. Briones et al. (1998) mostró que la intensidad de la competencia inter específica por agua depende de la disponibilidad de agua en el suelo. Especies de tres grupos funcionales del Desierto de Chihuahua no compiten por agua en años con baja precipitación, sin embargo aparecen interacciones negativas luego de lluvias intensas (Briones et al. 1998).

Un reto adicional al estudio de las interacciones entre y dentro de grupos funcionales en los

ámbitos de la co evolución y la dinámica de los ecosistemas desértico lo imponen las rápidas fluctuaciones climáticas en el contexto del cambio global. Una pregunta abierta que habría que evaluar en términos de composición de especies y productividad primaria, es cuáles serán las consecuencias a nivel comunitario en el largo plazo de la disminución paulatina de la precipitación en el centro-norte de Chile.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro sincero agradecimiento a los que colaboraron en este trabajo, en especial a Edmund Grote y Nelson Hichins por su apoyo en el trabajo de terreno y Laboratorio, y a los Sres. Vasco Larraechea, Mario Rojo, Herman Argandoña y al personal de la Compañía Minera del Pacífico (CMP) por el apoyo logístico. Nuestro agradecimiento al Dr. Julio Gutiérrez por sus valiosos comentarios. Este estudio fue financiado por el proyecto FONDECYT Nº1960037 y CMP. La co-autora N. Olivares tuvo una beca de estudios de Postgrado de la Compañía Minera del Pacífico.

REFERENCIAS

ACKERMAN T.L. 1979. Germination and survival of perennial plant species in the Mojave Desert. The Southwestern Naturalist 24: 399-408.

AGNEW A.D.Q. 1997. Switches, pulses and grazing in arid vegetation. Journal of Arid Environments. 37: 609-617.

ARAVENA R. & E. ACEVEDO 1985. The use of environmental isotopes oxygen-18 and deuterium in the study of water relations of *Prosopis tamarugo* Phil. In The Current State of Knowledge on *Prosopis tamarugo* (ed. M.A. Habit), pp 251-256. FAO, Santiago de Chile.

ARAVENA R., O. SUZUKI & A. POLLASTRI 1989. Coastal fog and its relation to groundwater in the IV Región of northern Chile. Chemical Geology (Isotope Geoscience Section) 79: 83-91.

ARMESTO J. & P.E. VIDIELLA 1993. Plant life-forms and biogeograohic relations of the flora of Lagunillas (30°S) in the fog-free Pacific coastal desert. Annals of the Missouri Botanical Garden 80: 499-511.

ARROYO M.T.K., ARMESTO J., & VILLAGRÁN C. 1981. Plant phenological patterns in the high Cordillera de los Andes in Central Chile. Journal of Ecology 61: 205-233.

ARROYO M.T.K., J.J. ARMESTO & R. PRIMACK 1985. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. Plant Systematic & Evolution 149: 187-203.

ARROYO M.T.K., F.A. SQUEO, J.J. ARMESTO & C. VILLAGRÁN 1988. Effects of aridity on plant diversity in the northern Chile Andes. Annals of the Missouri Botanical Garden 75: 55-78.

ARROYO M.T.K., J.J. ARMESTO, F.A. SQUEO & J.R. GUTIÉRREZ 1993. Global change: flora and vegetation of Chile. In Earth System Responses to Global Change: Contrasts between North and South America (eds. H. Mooney, E. Fuentes & B. Kronberg), pp 239-263. Academic Press, New York.

BARBOUR M.G. 1969. Age and space distribution of the desert shrub *Larrea divaricata*. Ecology 50: 679-685.

BEATLEY J.C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert Ecosystems. Ecology 55: 856-863.

BRIONES O., C. MONTAÑA & E. EZCURRA 1998. Competition intensity as a function of resource availability in a semiarid ecosystem. Oecologia 116: 365-372.

BURGESS S.S.O., M.A. ADAMS, N.C. TURNER & C.K. ONG 1998. The distribution of soil water by tree root systems. Oecologia 115: 306-311.

CANNON W.A. 1911. The root habits of desert plants. Carnegie Institution of Washington Yearbook 131: 7-96.

CALDWELL M.M 1990. Water parasitism stemming from hydraulic lift - a quantitative test in the field. Israel Journal of Botany 39: 395-402.

CALDWELL M.M. & RICHARDS J.H. 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. Oecologia 79: 1-5.

CALDWELL MM, TE DAWSON & JH RICHARDS 1998. Hydraulic lift: consequences of water effux from the roots of plants. Oecologia 131: 151-161.

CHAPIN F.S.III 1993. Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. In Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe (eds. J.R. Ehleringer & C.B. Field). pp.287-312. Academic Press Inc., San Diego.

CLARK I.D., P. FRITZ, O.P. QUINN, P.W. RIPPON, H. NASH & S. BARGHASH BIN GHALIB AL SAID 1987. Modern and fossil groundwater in an arid environment: a llok at the hydrogeology of southern Oman. Proc. Symp. on Isotope Techniques in Water Resources Development. I.A.E.A. (Int. At. Energy Agency), Vienna pp 167-187.

CODY M.L. 1986. Roots in plant ecology. Tree 1: 76-78.

COLWELL R.K. & D.J. FUTUYMA 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology 52: 567-576.

CUMMINS K.W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. Bioscience 24: 631-641.

DAWSON T. E. 1996. Determining water use by trees and forest from isotopic, energy balance and transpiration analyses: the roles of tree size and hydraulic lift. Tree Physiology 16: 263-272.

DAWSON T. 1998. Fog in the California redwood forest: ecosystem inputs and use by plants. Oecologia.

DAWSON, T. E. & J. S. PATE 1996. Seasonal water uptake and movement in root systems of Australian phraeatophytic plants of dimorphic root morphology: A stable isotope investigation. Oecologia 107: 13-20.

DREW M.C. 1979. Root development and activities. In Arid-land Ecosystems: Structure, Functioning and management Vol. 1. (eds. D.W. Goodall, R.A. Perry & K.M.W. Howes) pp 573-606. Cambridge University Press, Cambridge.

EHLERINGER J.R. 1985. Annuals and perennials of warm deserts. In Physiological Ecology of North American Plant Communities (eds. H.A. Mooney & B.F. Chabot) pp. 162-180.

EHLERINGER J.R. & T.E. DAWSON 1992. Water uptake by plants: Perspectives fron stable isotope composition. Plant, Cell and Environment 15: 1073-1082.

EHLERINGER J.R. & H.A. MOONEY 1983. Productivity of desert and mediterranean-climate plants. In Physiological Plant Ecology IV (eds. O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler), pp. 205-231. Springer-Verlag, Berlin.

EHLERINGER J.R., S.L. PHILLIPS, W.F.S. SCHUSTE & D.R. SANDQUIST 1991. Differential utilization of summer rains by desert plants: implications for competition and climate change. Oecologia 88: 430-434.

FLANAGAN L.B. & J.R. EHLERINGER 1991. Stable isotope compostion of stem and leaf water: Aplications to the study of plant water-use. Functional Ecology 5, 270-277.

FLANAGAN L.B., J.R. EHLERINGER & J.D. MARSHALL 1992. Differential uptake of summer precipitation among co-occurring trees and shrubs in a pinyon-juniper woodland. Plant, Cell and Environment 15: 831-836.

FORSETH I.N., J.R. EHLERINGER, K.S. WERK & C.S. COOK 1984. Field water relations of Sonoran Desert annuals. Ecology 65: 1436-1444.

GIBSON A.C. & P.S. NOBEL 1986. The Cactus Primer. Harvard University Press, Cambridge, MA.

GHAZANFAR, S. A. 1997. The phenology of desert plants: A 3-year study in a gravel desert wadi in northern Oman. Journal of Arid Environments. 35: 407-417.

GOLDSMITH F.B., C.M. HARRISON & A.J. MORTON 1986. Description and analysis of vegetation. En: PD Moore & SB Chapman (eds) Methods in Plant Ecology: 437-524. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

GREGG J. 1991. The differential occurrence of the mistletoe, *Phoradendron juniperinum*, on its host, *Juniperus osteosperma* in the Western United States. M.Sc. Thesis, University of Utah, Salt Lake City.

GRIME J.P. 1977. Evidence for the existance of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. American Naturalist 111: 1169-1194.

GUTIÉRREZ J.R. 1993. Desertification effects on ephemeral plants in the Chilean coastal desert. Revista Chilena de Historia Natural 66: 337-344.

GUTIÉRREZ J.R., L.E. AGUILERA & J.J. ARMESTO 1992. The effects of water and macronutrients addition on aboveground biomass production of annual plants in an old field from a coastal desert site of north-central Chile. Revista Chilena de Historia Natural 65: 83-90.

HADLEY N.F. & S.R. SZAREK 1981. Productivity of desert ecosystems. BioScience 31: 747-753.

HAWKINS C.P. & J.A. MACMAHON 1989. Guilds: the multiple meanings of a concept. Annual Review of Entomology 34: 423 - 451.

HERRERA J. 1986. Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Doñana, South Spain. Vegetatio 68: 91-98.

INGRAHAM N.L. & R.A. MATTHEWS 1990. A stable isotopic study of fog: the Point Reyes Peninsula, California, U.S.A. Chemical Geology (Isotope Geoscience Section) 80, 281-290.

JAKSIC F.M. & G. MONTENEGRO 1979. Resource allocation of Chilean herbs in response to climatic and microclimatic factors. Oecologia 40, 81-89.

JONES H.G. 1992. Plants and Microclimate. Cambridge University Press, Cambridge.

KEELEY S.C. & A.W. JOHNSON 1977. A comparison of the pattern of herb and shrub growth in comparable sites in Chile and California. American Midland Naturalist 97: 120-132.

KEMP P.R. 1983. Phenological patterns of Chihuanhuan desert plants in relation to the timming of water. Ecology 71: 427-436.

KEYA G.A. 1997. Environmental triggers of germination and phenological events in an arid savannah region of northern Kenya. Journal of Arid Environments. 37: 91-106.

KEYA G.A. 1998. Growth, water relations and biomass production of the savanna grasses *Chloris roxburghiana* and *Cenchrus ciliaris* in Kenya.Journal of Arid Environments. 38: 205-219.

KRAMER P.J. & J.S. BOYER 1995. Water Relations of Plants and Soils. Academic Press. San Diego.

KÖRNER CH. 1993. Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. En: Schulze, E.D. & H.A. Mooney (eds.) Biodiversity and Ecosystem function. Springer, Berlin, pp. 117-140.

LAMBERS H., F.S. CHAPIN III & T.L. PONS 1998. Plant Physiological Ecology. Springer, NY.

LARCHER W. 1995. Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. Springer, Berlin.

MACMAHON J.A. & D.J. SCHIMPF 1981. Water as

a factor in the biology of North American desert plant. In Water in Desert Ecosystems (eds. D.D. Evans & J.L. Thames) pp. 114-171. US/IBP Synthesis Series 11. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsburg.

MACMAHON J.A., D.J. SCHIMPF, D.C. ANDERSEN, K.G. SMITH & R.L. BAYN 1981. An organism based approach to some community and ecosystem concepts. Journal of Theoretical Biology 88: 287-307.

MANNING S.J. & M.G. BARBOUR 1988. Root systems, spatial patterns, and competition for soil moisture between two desert subshrubs. American Journal of Botany 75: 885-893.

MANNING S.J. & D.P. GROENVELD 1989. Shrub rooting characteristics and water acquisition on xeric sites in the western Great Basin. In Proceedings Symposium on Cheatgrass Invasion, Shrub Die-off, and Other Aspects os Shrub Biology and management. US Forest Service tech Report INT-276 pp 238-244.

MAYA Y. & L. ARRIAGA 1996. Litterfall and phenological patterns of the dominant overstorey species of a desert scrub community in north-western Mexico. Journal of Arid Environments. 34: 23-35.

MENESES R. 1991. Efecto de la suplementación post-natal en la productividad de caprinos criollos en la zona costera de la región de Coquimbo. Agricultura Técnica 51: 159 - 165.

MENESES R. 1993. Efecto de la época de suplementación con heno de alfalfa en la producción de leche en cabras criollas. Agricultura Técnica 53: 150 - 159.

MENESES R., C. CREMPIEN & F. SQUELLA 1990. Sistema de producción ovina para la franja costera de la zona de clima mediterraneo árido de Chile. II. Producción Animal. Agricultura Técnica 50: 252-259.

MENGE B.A., J. LUBCHENCO, L.R. ASHKENAS & F. RAMSEY 1986. Experimental separation of effects of consumers on sessile prey in the low zone of a rocky shore in the Bay of Panama: direct and indirect consequences of food web complexity. Journal of Experimental Marine Biology & Ecology 100: 225-269.

MILTON S.J., I.D. GOURLAY & W.R.J. DEAN 1997. Shrub growth and demography in arid Karoo, South Africa: inference from wood rings. Journal of Arid Environments. 37: 487-496.

MOONEY H.A., D.J. PARSONS & J. KUMMEROW 1974. Plant development in Mediterranean climates. En (H. Lieth, ed.): Phenology and Seasonality Modeling. New York, Springer-Verlag. 8: 255-267.

MOONEY H.A., S.L. GULMON, P.W. RUNDEL & J.J. EHLERINGER 1980. Further observations on the water relations of *Prosopis tamarugo* of the northern Atacama Deset. Oecologia 44, 177-180.

NAEEM S & S. LI 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. Nature 390: 507-509.

NOTZOLD R., B. BLOSSEY & E. NEWTON 1998. The influence of below ground herbivory and plant competition on growth and biomass allocation of purple loosestrife. Oecologia 113: 82-93.

OLIVARES N., C.B. JORQUERA, E. GROTE, J.R. EHLERINGER & F.A. SQUEO 1998. Arquitectura radicular y fuentes de agua utilizadas por especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile. VII Reunión Anual de la Sociedad de Ecología de Chile. La Serena, julio 24-25 1998. Programa y Resumenes: 10-11.

OLIVARES S. & F.A. SQUEO. 1999. Patrones fenológicos en especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile. Revista Chilena de Historia Natural: 72: en prensa.

OSMOND C.B., L.F. PITELKA & G.H. HIDY 1990. Plant Biology of the Basin and Range. Springer Verlag, New York.

POLIS G.A. 1991. Desert communities: an overview of patterns and processes. En (G.A. Polis, ed.): The Ecology of Desert Communities. pp.1-26. The University of Arizona Press, Tucson.

RAUNKIAER C. 1934. The life form of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford.

RATCHCKE B. & E.P. LACEY 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Annual Review of Ecology and Systematics 16: 179-214.

REYNOLDS J.F., R.A. VIRGINIA, P.R. KEMP, A.G. DE SOYZA & D.C. TREMMEL 1999. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. Ecological Monography 69: 60-106.

RICHARDS J.H. & M.M. CALDWELL 1987. Hydraulic lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. Oecologia 73: 486-489.

ROOT R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecological Monographs 37: 317-150.

ROZZI R., J.D. MOLINA & P. MIRANDA 1989. Microclima y períodos de floración en laderas de exposición ecuatorial y polar de los Andes de Chile central. Revista Chilena de Historia Natural 62: 75-84.

RUNDEL P.W., M.O. DILLON, B. PALMA, H.A. MOONEY, S.L. GULMON & J.R. EHLERINGER 1991. The phytogeography & ecology of the coastal Atacama & Peruvian deserts. Aliso 13: 1-49.

SIMBERLOFF D. & T. DAYAN 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. Annual Review of Ecology & Systematics 22: 115-143.

SMITH S.D. & P.S. NOBEL 1986. Desets. En (N.R. Baker & S.P. Long, eds.): Photosynthesis in Contrasting Environments, pp.13-62, Elsevier

SMITH S.D. & R.S. NOWAK 1990. Ecophysiology of plant in the intermountain lowlands. En C.B. Osmond, L.F. Pitelka, G.M. Hudy, eds.): Plant Biology of the Basin and Range, pp. 179-241. Springer Verlag, New York.

SOTO, G. & F. ULLOA (eds.) 1997. Diagnóstico de la

Desertificación en Chile. CONAF, La Serena.

SQUEO F.A., L. CONTRERAS, J.E. NOVOA, G. ARANCIO & V. VALVERDE 1990. Estudio Línea de Base de la Flora y Fauna en el Área del Distrito Minero El Romeral. Universidad de La Serena - Compañía Minera del Pacífico, La Serena.

SQUEO F.A., R. OSORIO & G. ARANCIO 1994a. Flora de los Andes de Coquimbo: Cordillera de Doña Ana. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena.

SQUEO F.A., J.R. EHLERINGER, N. OLIVARES & G. ARANCIO 1994b. Variation in leaf level energy balance components of *Encelia canescens* along a precipitation gradient in north-centran Chile. Revista Chilena de Historia natural 67: 143-155.

SQUEO, F.A., L.A. CAVIERES, G. ARANCIO, J.E. NOVOA, O. MATTHEI, C. MARTICORENA, R. RODRIGUEZ, M.T.K. ARROYO & M. MUÑOZ. 1998. Biodiversidad de la flora vascular en la región de Antofagasta, Chile. Revista Chilena de Historia Natural 71: 571-591.

STOCKTON C.W. & D.M. MEKO 1975. A long-term history of drought occurrence in the western United States as inferred from tree rings. Weatherwise 28: 244-249.

TILMAN D., D. WEDIN & J. KNOPS 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. Nature 379: 718-720.

TILMAN D., J. KNOPS, D. WEDIN, P. REICH, M. RITCHIE & E. SIEMANN 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. Science 277: 1300-1302.

TURNER R.M. 1990. Long-term vegetation change at a fully protected Sonoran Desert site. Ecology 71: 464-477.

VALENTINI R., G.E. SCARASCIA-MUGNOZZA & J.R. EHLERINGER 1992. Hydrogen and carbon isotope ratios of selected species of a Mediterranean macchia ecosystem. Functional Ecology 6: 627-631.

VIDIELLA P.E. & J.J. ARMESTO 1989. Emergence of ephemeral plant species from soil samples of the Chilean coastal desert in response to experimental irrigation. Revista Chilena de Historia Natural 62, 99-107.

VIDIELLA P.E. 1992. Desierto florido: estudio experimental de la emergencia de plantas efímeras en respuesta a distintos regímenes de precipitación. Tesis Magister, Universidad de Chile, Santiago.

WILSON M.F., C. SMITH-RAMÍREZ, C. SABAG & J.F. HERNÁNDEZ 1995. Mutualismo entre plantas y animales en bosques templados de Chile. En: (J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo, eds) Ecología del Bosque Nativo de Chile: 251-264. Editorial Universitaria, Santiago.

WHITTAKER R.H. & W.A. NIERING 1975. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. Biomass, production, and diversity along the elevation gradient. Ecology 56: 771-790.

Fecha de publicación: 30 de junio de 1999

Tabla 1.- Relación entre la fuente de agua utilizada y las características de hábito y sistema radicular en 14 especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile, 30/S.

Código	Especie	Hábito[1]	Sistema Radicular[2]	Fuente de Agua[3]			
				Jul 96	Nov 96	Abr 97	Jul 97
Bi	*Bridgesia incisifolia*	D	s	-	A	-	-
Cc	*Calliandra chilensis*	D	s	-	A	A	-
Cd	*Cordia decandra*	D	s	-	A	-	-
Ec	*Encelia canescens*	D (SV)	s	-	A	-	A
Ep	*Ephedra chilensis*	SV	s	B?	A	A	B?
Hs	*Heliotropium stenophyllum*	SV	s	B	B	AB	B
Og	*Oxalis gigantea*	D, TF, PF	ss	-	A	-	-
Ls	*Lobelia polyphylla*	D	ss	-	A	-	-
Bp	*Balbisia peduncularis*	D	d	-	A	AB	-
Ft	*Flourensia thurifera*	D	d	-	A	-	-
Pr	*Pleocarphus revolutus*	SV	d	B	B	B	B
Sc	*Senna cumingii*	SV (D)	d	B	B	B	B
Hp	*Haplopappus parvifolius*	SV	p	B	B	B	B
Pc	*Proustia cuneifolia*	D	p	-	B	-	A

[1] Hábito: D decidua, SV siempre-verde, TF= tallo fotosintético, PF peciolo foliar fotosintético (peciolo foliar persiste por un tiempo luego de la caída de la hoja) (según Olivares & Squeo, 1999).
[2] Sistema radicular: s= superficial, ss= superficial suculento, p= profundo, d= dimórfico (ver Fig. 5, según de Olivares et al. 1998).
[3] Fuente de Agua: en base al análisis de composición isotópica se diferencian dos estratos: A (superficial) y B (profundo). (según Squeo et al., en preparación).

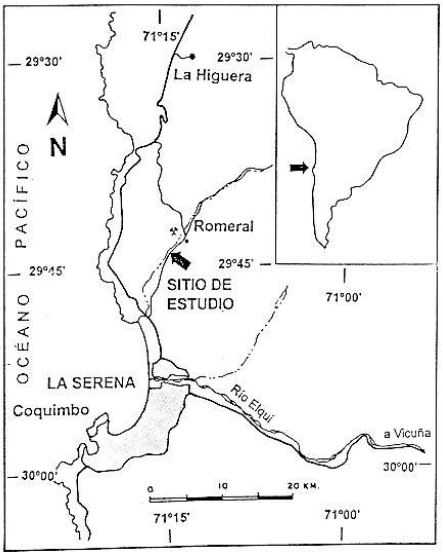

FIG. 1. Localización del sitio de estudio, Quebrada El Romeral, norte-centro de Chile.

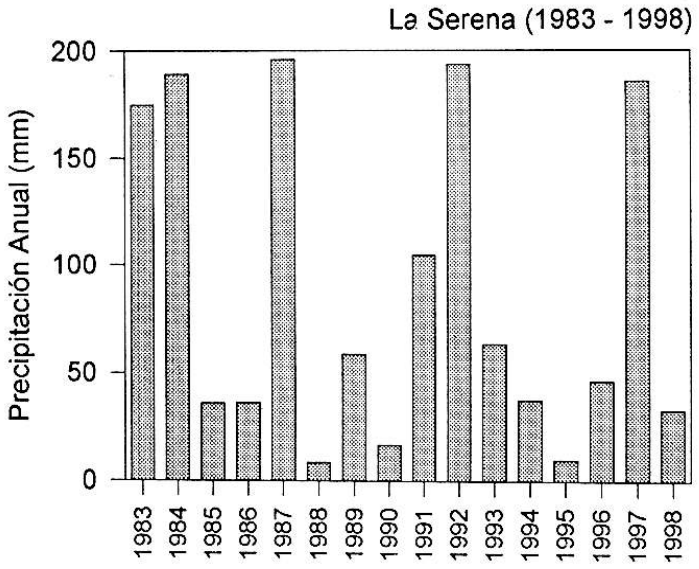

FIG. 2. Precipitación Anual entre 1983 y 1998 en La Serena. Datos aportados por la Dirección General de Aeronáutica de Chile, Aeropuerto La Florida, La Serena.

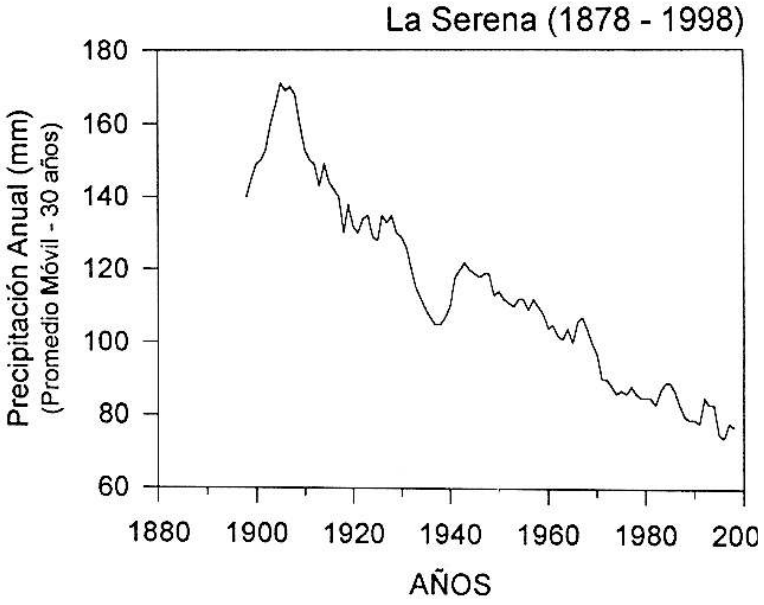

FIG. 3. Promedio móvil (30 años) de la pluviometría en La Serena, período 1878 y 1998 (modificado de Fuenzalida en Soto & Ulloa, 1997).

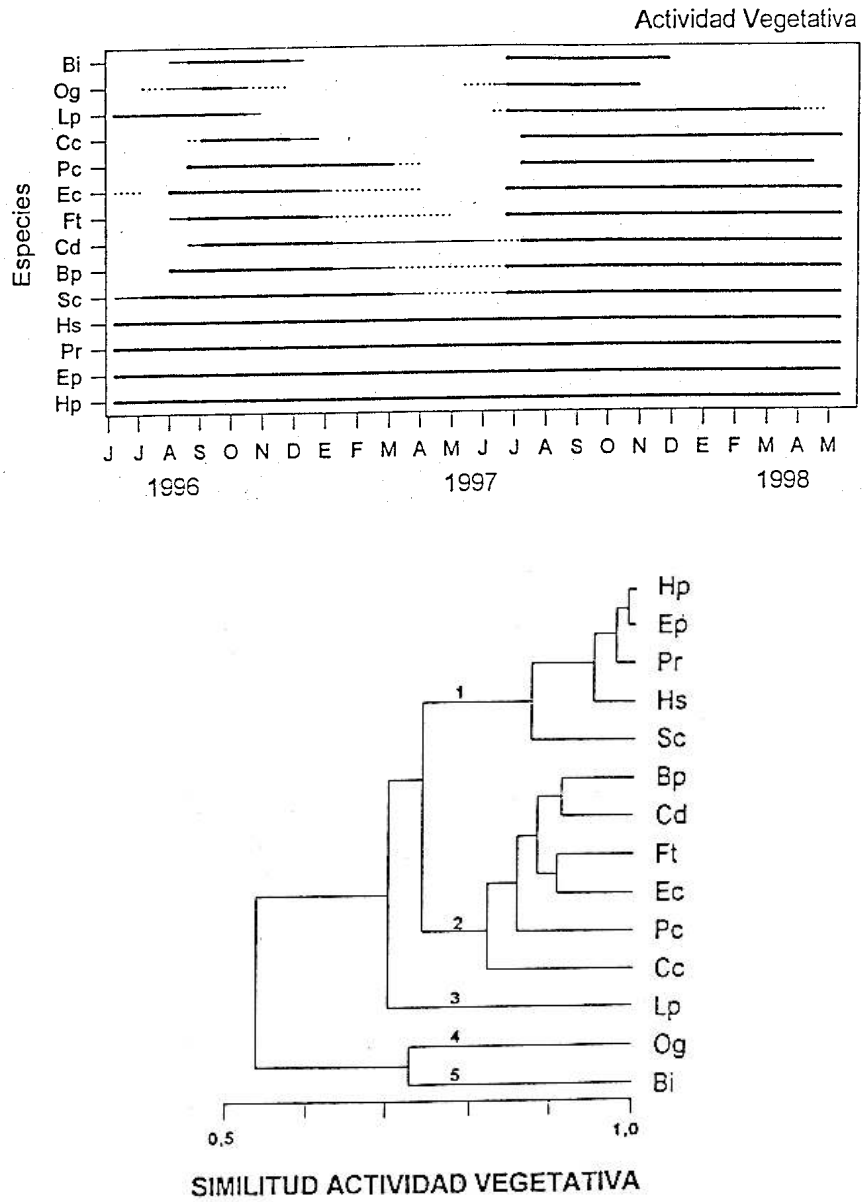

FIG. 4. Fenofase de actividad vegetativa en 14 especies arbustivas durante dos ciclos de crecimiento anual, Quebrada Romeral, norte-centro de Chile. Las líneas indican que sobre el 5% (línea punteada), 25% (línea continua delgada) ó 50% (línea continua gruesa) de los individuos se encontraban en esta fenofase. Ver los códigos de las especies en Tabla 1 (según Olivares & Squeo, 1999).

Para evaluar si existían grupos de especies con un comportamiento fenológico semejante, se realizó un análisis de similitud utilizando el índice de Colwell & Futuyma (1971):

$$S_{jk} = 1 - ½ \sum_{i=1}^{t} *P_{ij} - P_{ik}*$$

donde P_{ij} y P_{ik} son la proporción de la fenofase en el tiempo i-esimo para las especies j y k. El dendrograma se construyó a partir de la matriz de similitud (Goldsmith et al., 1986).

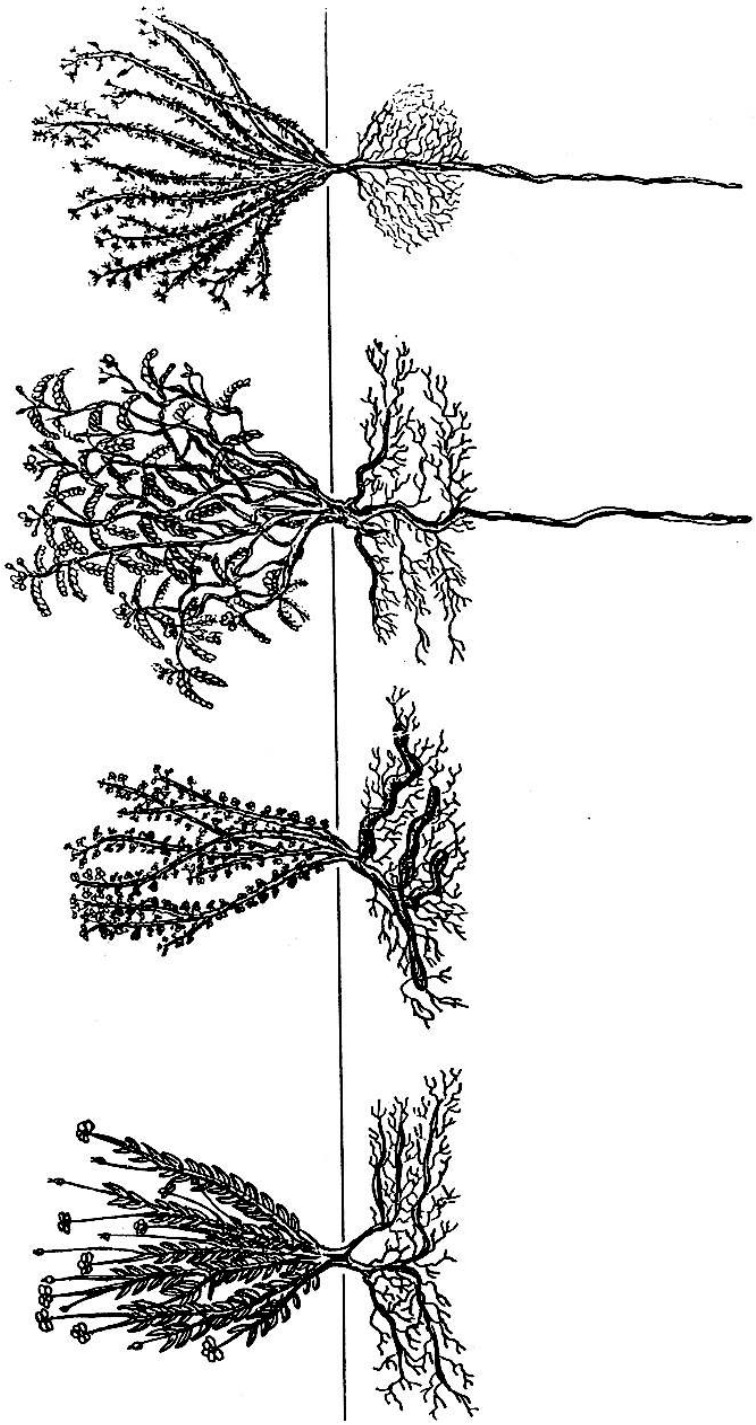

FIG. 5. Arquitecturas radiculares que presentan las especies arbustivas estudiadas en Quebrada El Romeral, norte-centro de Chile (según Olivares et al,. 1998). Arquitecturas radiculares superficial (*Encelia canescens*), superficial suculenta (*Oxalis gigantea*), dimórfica: (*Senna cumingii*) y profunda: (*Haplopappus parvifolius*).