

Capítulo 6

Estructura y dinámica de la vegetación del ecosistema semiárido del Parque Nacional Bosque Fray Jorge entre 1989 y 2002.

JULIO R. GUTIÉRREZ, PETER L. MESERVE & DOUGLAS A. KELT

RESUMEN

Se informa de los valores de cobertura de plantas arbustivas y herbáceas en la Quebrada de Las Vacas (ecosistema semiárido) del Parque Nacional Bosque Fray Jorge desde 1989 hasta el 2002 (14 años de datos). Esta es una de las series continuas de observación de la vegetación más largas registradas en el país. Durante este intervalo de tiempo han ocurrido tres eventos El Niño (1991-1992, 1997, 2002) y un evento La Niña (1998) con efectos notables en las precipitaciones de esos años. Asociados a los eventos El Niño hay precipitaciones hasta tres veces superiores al promedio, mientras que durante el evento de La Niña la precipitación alcanzó sólo 2 mm en el Parque. Las precipitaciones tuvieron un efecto notable sobre la cobertura de la vegetación herbácea anual, especialmente de aquellas especies restringidas a las áreas bajo los arbustos. El efecto de las precipitaciones sobre la cobertura de la vegetación arbustiva fue menor, permaneciendo alrededor de 60% durante todo el período de monitoreo.

Palabras Clave: plantas efímeras, herbáceas anuales, herbáceas perennes, ENOS, zonas áridas

INTRODUCCIÓN

El ambiente árido del Norte Grande y Norte Chico de Chile (entre 18° y 32°S) es causado por un régimen climático dominado por la corriente fría de Humboldt que se mueve de sur a norte y por un centro de alta presión en el Océano Pacífico Occidental que impide el movimiento hacia el norte de tormentas excepto en algunos inviernos. Las condiciones atmosféricas, influenciadas por un anticiclón subtropical estable, resulta en un clima costero uniforme templado con lluvias escasas (Rundel et al. 1991). La corriente de Humboldt produce una anomalía térmica negativa, lo que resulta en temperaturas 3-5°C más bajas que las esperadas para la correspondiente latitud así como también temperaturas altamente uniformes (Ochsenius 1982). La geomorfología del área costera está dominada por la Cordillera de la Costa (ver Capítulo 3). Es usual la presencia de una densa cobertura de nubes estratus por debajo de los 1.000 m durante los meses de invierno. Cuando las laderas abruptas de la Cordillera de la Costa interceptan estas nubes, se desarrolla una zona de neblinas. Esta humedad permite incluso la permanencia de comunidades boscosas como es el caso del bosque de Fray Jorge.

Aunque alrededor de un tercio de la superficie de Chile se puede considerar como desierto o semi-desierto, sólo unos pocos sitios se han establecido como reservas protegidas. Una parte significativa de la vegetación original de la región árida y semiárida de Chile ha sido destruida por actividades humanas. Las plantas leñosas se han utilizado intensiva y extensivamente como combustible para casas y actividades mineras durante los últimos dos siglos (Solbrig 1984). La agricultura de secano en pendientes pronunciadas y el sobrepastoreo por ovejas y cabras han contribuido al proceso de la desertificación sobre una gran porción del Norte Chico (Fuentes & Hajek 1978, 1979, Solbrig 1984). Los Parques Nacionales Bosque Fray Jorge (30°38'S), Llanos de Challe (28°09'S) y Pan de Azúcar (26°07'S) son las únicas tres áreas del desierto costero en la categoría de parques bajo la administración de la Corporación Nacional Forestal. La superficie de estos tres parques combinados representan menos del 1,0% del total del área costera desértica de Chile (Lagos et al. 2001). Estos sitios protegidos, sin embargo, contienen una gran proporción de la flora nativa de la región (Squeo et al. 2001).

El Parque Nacional Bosque Fray Jorge posee una superficie de 9.959 ha, cubiertas con vegetación arbustiva espinosa y parches de bosques relictos (remanentes) en la zona con influencia de neblinas (ver Capítulo 9). El Parque está protegido del pastoreo y alteración humana desde 1941 (Muñoz & Pisano 1947). Este parque está en el límite norte de la zona mediterránea de Chile y en el borde sur del desierto de Atacama, por lo que es una zona transicional donde convergen representantes florísticos de la zona central y norte de Chile. El bosque de Olivillo – Petrillo - Canelo, que comprende sólo 86,8 ha del total del área protegida (Capítulo 8), ha sido objeto de numerosos estudios florísticos y fitogeográficos (Philippi 1884, Looser 1935, Muñoz & Pisano 1947, Skottberg 1950, Schmithusen 1956, Villagrán & Armesto 1980, Troncoso et al. 1980). Se ha puesto bastante menos atención a la vegetación arbustiva espinosa que rodea al bosque. La composición florística de este arbustal espinoso se ha descrito en detalle (Muñoz & Pisano 1947, Skottberg 1950), pero se conoce poco sobre la estructura y dinámica de la vegetación, es decir, cual es la abundancia de las especies de plantas y los cambios que experimenta esta abundancia a través del tiempo. El principal objetivo de este capítulo es describir la composición florística y la abundancia (medida como cobertura del dosel) de las especies de plantas a través del tiempo en una comunidad representativa del arbustal espinoso en el Parque Nacional Bosque Fray Jorge. Los censos de la vegetación se realizaron durante 14 años (1989-2002) en la misma área donde anteriormente Fulk (1975), Meserve (1981a,b) y Meserve & Le Boulangé (1987) realizaron estudios demográficos de micromamíferos (p. ej. roedores).

SITIO DE ESTUDIO

El sitio de estudio es un valle (Quebrada de Las Vacas, 230 m de altitud) que tiene una orientación norte-sur y que está en la vertiente oriental de la Cordillera de la Costa en el Parque Nacional Bosque Fray Jorge (30°38'S, 71°40'O; Fray Jorge de aquí en adelante), alrededor de 5 km al este de la línea costera del Océano Pacífico (Fig. 1). El clima es semiárido mediterráneo, con 90% de las precipitaciones en los meses de invierno (Mayo-Septiembre). Los meses del verano son cálidos y secos, pero la neblina costera contribuye con humedad adicional durante muchos meses (Kummerow 1966). La temperatura máxima promedio en el mes más caluroso (Enero) es 24°C, y la temperatura mínima promedio del mes más frío (Julio) es 4°C. Los datos climáticos previos a 1998 provienen de la Estación Meteorológica del Parque que está ubicada a 2 km al este del sitio de estudio, y los datos posteriores a

1998 provienen de la Estación Meteorológica instalada en el sitio de estudio. Una característica importante de esta región es la variación interanual extrema en las precipitaciones. Por ejemplo, entre 1928-1946, en Talinay (10 km al sur de Fray Jorge), la precipitación promedio anual fue 209,4 mm (Muñoz & Pisano 1947). Antes de 1965, la precipitación promedio anual en Fray Jorge fue alrededor de 127 mm. En 1965 se registró una precipitación anual excepcionalmente alta de 326 mm (Kummerow 1966). Entre 1969 y 1976 la precipitación promedio anual fue de 68,9 mm (Meserve & Le Boulangé 1987). Los patrones de precipitación en la región muestran actualmente una periodicidad de aproximadamente 3-4 años; un año lluvioso es seguido por 2-3 años con lluvias escasas o en el promedio. Años lluviosos a lo largo de la costa del Pacífico se han asociado al fenómeno de El Niño – Oscilación del Sur (ENOS) (Dillon & Rundel 1990), es decir, perturbaciones infrecuentes pero recurrentes de las corrientes meteorológicas y marinas normales de la cuenca del Pacífico Tropical (Graham & White 1988). Cuando ocurren estas condiciones, las aguas costeras se calientan considerablemente durante los meses de invierno, rompiendo la inversión térmica permitiendo la intrusión de masas de aire húmedo del Pacífico (Rundel et al. 1991).



Fig. 1. Vista panorámica de la Quebrada de Las Vacas, Parque Nacional Bosque Fray Jorge, IV Región, Chile.

La comunidad vegetal general está caracterizada por arbustos esclerófilos siempreverde y deciduos de sequía espinosos de 2-3 m de altura, con una cubierta herbácea de plantas efímeras (anuales y geófitas) y algunas gramíneas perennes. La comunidad específica que ocupa el valle donde este estudio se realizó se ha denominado asociación *Porlieria chilensis-Adesmia bedwellii-Proustia cuneifolia* (= *P. pungens*) que son los arbustos más abundantes (Muñoz & Pisano 1947). La flora de esta región combina elementos de las laderas secas andinas occidentales con unas pocas especies del Desierto de El Monte de el lado opuesto de los Andes (Sarmiento 1975).

MÉTODOS

Para determinar la cobertura de plantas herbáceas perennes y arbustos, usamos cuatro parcelas de 75 x 75 m localizadas al azar en un área de 4 km². Dentro de cada parcela dispusimos cuatro líneas paralelas permanentes separadas por 15 m. En cada línea se marcaron 150 puntos a intervalos de 50 cm. Estas líneas se censaron cada tres meses (en Marzo, Junio, Septiembre y Diciembre) usando la técnica de punto interceptado (Mueller-Dombois & Elleberg 1974). Para medir la cobertura de hierbas anuales y geófitas (plantas con bulbos subterráneos), se aplicó la técnica de punto interceptado a 10 segmentos de 1,5 m seleccionados al azar a lo largo de las líneas permanentes cada mes durante la estación de crecimiento (invierno-primavera). Cada segmento de 1,5 m fue subdividido en 30 puntos separados a intervalos de 5 cm. Esta técnica de muestreo es consistente con el corto ciclo de vida y recambio de especies de hierbas anuales observada en otras regiones áridas (Gutiérrez & Whitford 1987a). Los resultados mostrados en este capítulo corresponden al mes de Diciembre para los arbustos y hierbas perennes y al valor de máxima cobertura alcanzada en cada año por las plantas efímeras.

RESULTADOS

Precipitación anual

La precipitación anual fue altamente variable en el sitio de estudio (Fig. 2). Esta fue desde tan bajo como 2 mm en 1998 cuando ocurrió un evento La Niña hasta 339 mm en 2002 cuando ocurrió un evento ENOS (El Niño – Oscilación del Sur).

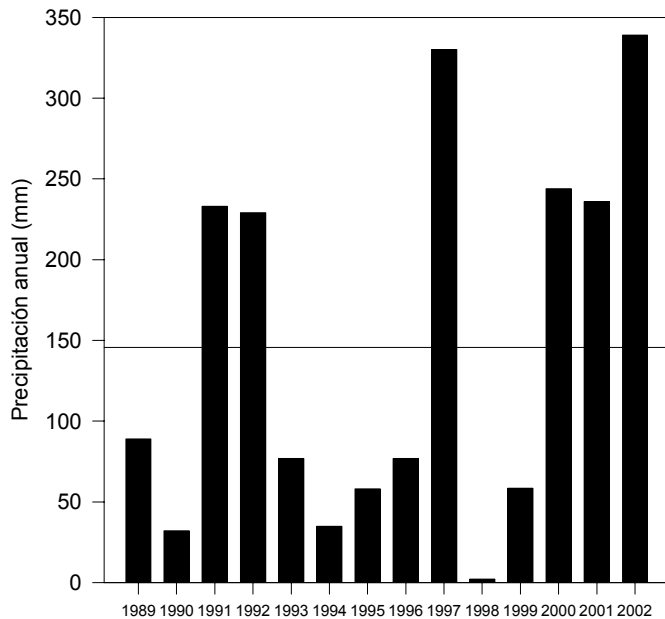


Fig. 2. Precipitaciones anuales desde 1989 hasta 2002 en el Parque Nacional Bosque Fray Jorge, IV Región Chile. Promedio 145,4 mm.

La precipitación promedio anual para los 14 años de estudio fue de $145,4 \pm 31,3$ (1 E.E.) mm que es más alto que lo informado para las décadas entre 1960 y 1990 con valores inferiores a 100 mm (Gutiérrez et al. 1993a); esto fundamentalmente por que durante estos 14 años hemos tenido tres eventos ENOS (1991-1992, 1997 y 2002). En esos años las precipitaciones anuales fueron de 233, 229, 330 y 339 mm, respectivamente. Llama la atención que los años 2000 y 2001, a pesar de no ser formalmente reconocidos como años ENOS, las precipitaciones anuales fueron de 244 y 236 mm, respectivamente. En ocho de los catorce años la precipitación anual fue menos de 100 mm (Fig. 2).

Arbustos y gramíneas perennes

Las especies se agruparon según las formas de vida definidas por Raunkier (Whittaker 1975), la que considera la posición del tejido perenne (que sobrevive las estaciones desfavorables y da origen a nuevos tejidos durante las estaciones favorables) en relación a la superficie del suelo. Las fanerófitas (arbustos leñosos con sus yemas por sobre los 25 cm de altura) y las caméfitas (semiarbustos con sus yemas por sobre el suelo pero por debajo de 25 cm de altura) fueron las formas de vida más abundantes en la comunidad (Tabla 1). La cobertura de las fanerófitas fue entre 41 y 51% no habiendo una relación significativa entre cobertura y precipitaciones. La cobertura de las caméfitas ha experimentado un importante aumento a partir del año 2000 (26-32%) y similar al que ocurrió en 1992-1993 (23-24%), es decir, después de al menos dos años consecutivos con precipitaciones superiores a los 200 mm. La diferente respuesta de estas dos formas de vida podría estar asociada con sus sistemas radiculares y las fuentes de agua utilizadas. Las fanerófitas principales (*Porlieria chilensis*, *Adesmia bedwellii* y *Proustia cuneifolia*) poseen sistemas radiculares profundos (Squeo & Gutiérrez, datos no publ.) lo que les permite utilizar aguas subterráneas, mientras que las caméfitas (*Chenopodium petiolare*, *Baccharis paniculata*) es muy probable que tengan sistemas radiculares más superficiales utilizando preferentemente el agua de lluvia. Otra forma de vida importante en el valle son las hemicriptofitas (con sus yemas a nivel del suelo) con coberturas entre 3-5%. Su ausencia en 1989-1990 es probablemente un error de muestreo.

Entre las fanerófitas, *Porlieria chilensis* (25-35% de cobertura), *Adesmia bedwellii* (3,4-4,9% de cobertura) y *Proustia cuneifolia* (4-9,2% de cobertura) fueron las especies dominantes. Estas especies caracterizan esta comunidad (Muñoz & Pisano 1947). *P. cuneifolia* es una especie arbustiva espinosa decidua de sequía, que incrementa su cobertura en los años lluviosos ($F_{(1,12)} = 12,59$; $P < 0,005$, Fig. 3) debido al desarrollo de hojas nuevas, rebrotes y nuevas plántulas. *Anisomeria littoralis* es un arbusto deciduo de sequía que no muestra una relación clara con las precipitaciones. Este especie se la encuentra frecuentemente creciendo entrelazada con *P. chilensis*. Sus frutos carnosos son probablemente dispersados por aves (aunque también son consumidos por zorros y lagartos, observación personal) y de ahí su ubicación tan característica. *Senna cumingii* var. *coquimbensis* es un arbusto semideciduo con coberturas entre 2-3%.

Entre las caméfitas, sólo el arbusto sufrutecente *Chenopodium petiolare* que usualmente se encuentra asociado a *P. chilensis*, tiene valores de cobertura sobre el 10% (6-28%). A contar del año 2000 su cobertura fue superior a 20% probablemente asociado a los tres años consecutivos de lluvia. Gutiérrez & Vásquez (1996) mostraron que la biomasa de esta especie aumenta en años lluviosos en Lagunillas,

Tabla 1. Porcentaje de cobertura promedio (1 E.E.) de plantas fanerofitas, camelifas, hemicriptofitas, enredaderas y suculentas en la Quebrada La Vacas, Parque Nacional Bosque de Fray Jorge entre 1989 y 2002.

ESPECIES*	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002
Fanerofitas														
<i>Adesmia bedwellii</i> Skottsb.	4,42 (2,00)	4,58 (2,53)	4,43 (2,37)	4,91 (2,85)	3,67 (1,64)	3,93 (2,18)	3,71 (2,01)	3,44 (2,00)	3,92 (2,29)	3,96 (2,29)	3,75 (2,12)	4,17 (2,37)	4,25 (2,37)	4,75 (2,70)
<i>Anisomeria litoralis</i> (P. et E.) Moq.	3,46 (1,58)	2,06 (1,05)	1,21 (0,27)	1,37 (0,54)	1,15 (0,52)	1,64 (0,66)	2,46 (1,15)	3,59 (1,46)	1,58 (0,56)	1,50 (0,61)	3,42 (1,81)	3,71 (2,04)	2,04 (0,93)	2,54 (1,36)
<i>Portleria chilensis</i> Johnston.	30,98 (4,28)	25,40 (6,40)	33,48 (4,06)	29,43 (1,27)	32,78 (3,21)	33,96 (3,09)	35,05 (4,47)	32,64 (2,99)	27,75 (2,57)	33,17 (2,96)	30,29 (4,12)	31,67 (4,70)	30,79 (4,38)	29,42 (3,74)
<i>Proustia cuneifolia</i> D Don fma. <i>cuneifolia</i>	5,23 (1,02)	6,13 (1,35)	9,22 (2,07)	8,52 (1,60)	4,60 (0,90)	3,99 (1,74)	5,77 (1,41)	7,32 (1,28)	7,13 (1,32)	5,75 (2,01)	6,46 (1,43)	8,75 (1,61)	8,04 (1,85)	7,58 (1,30)
<i>Senna cunningii</i> var. <i>coquimbensis</i> (Vogel)	0,65 (0,23)	3,15 (1,95)	3,00 (2,15)	2,74 (1,86)	4,75 (3,27)	2,66 (1,93)	2,50 (1,87)	2,51 (1,46)		2,25 (1,30)	2,58 (1,70)	2,88 (1,91)	2,96 (2,15)	3,21 (2,19)
Camelifas														
<i>Bahia ambrosioides</i> Lag.	0,29 (0,24)	0,83 (0,83)	0,87 (0,81)	0,83 (0,77)	0,60 (0,49)	0,86 (0,81)		0,51 (0,51)	0,58 (0,58)	0,13 (0,13)	0,17 (0,17)	0,46 (0,41)	0,33 (0,28)	0,54 (0,44)
<i>Baccharis paniculata</i> DC.	1,85 (1,14)	1,21 (0,67)	1,09 (0,54)	1,35 (1,03)	1,11 (0,89)	1,15 (0,78)	0,85 (0,44)	0,75 (0,69)	0,88 (0,76)	0,67 (0,50)	0,71 (0,65)	1,08 (0,92)	1,04 (0,93)	0,92 (0,86)
<i>Chenopodium petiolare</i> H.B.K.	11,20 (4,32)	18,72 (5,79)	13,06 (3,94)	19,07 (5,92)	9,27 (4,03)	8,72 (3,97)	6,22 (2,69)	10,28 (3,63)	15,58 (4,89)	15,00 (4,20)	16,29 (5,04)	24,17 (7,68)	26,96 (8,47)	27,75 (8,83)
<i>Erigeron</i> sp.				0,42 (0,42)			0,17 (0,17)				0,04 (0,04)	0,17 (0,17)	0,25 (0,25)	0,25 (0,25)
<i>Eupatorium sachia</i> Colla.			0,09 (0,09)	0,04 (0,04)		0,08 (0,08)	0,04 (0,04)				0,04 (0,04)	0,04 (0,04)	0,08 (0,08)	0,04 (0,04)
<i>Gutierrezia resinosa</i> (H. et A.) Blake			1,07 (0,70)	0,13 (0,13)	0,13 (0,13)				0,29 (0,29)	0,13 (0,13)	0,13 (0,13)	0,25 (0,25)	0,29 (0,29)	0,25 (0,25)

ESPECIES*	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002
<i>Haploppappus</i> sp.	0,41 (0,27)	0,32 (0,22)	0,44 (0,30)	0,48 (0,33)	0,31 (0,31)	0,52 (0,34)	0,48 (0,28)	0,40 (0,26)	0,58 (0,36)	0,42 (0,25)	0,38 (0,24)	0,46 (0,28)	0,46 (0,28)	0,50 (0,32)
<i>Senecio</i> sp.	0,05 (0,05)	0,14 (0,14)	0,13 (0,08)	0,75 (0,75)	0,35 (0,35)	0,13 (0,13)			2,88 (2,12)	0,04 (0,04)	0,03 (0,03)			
Hemicriptofitas														
<i>Nasella pubiflora</i> (Trin. et Rupr.) Desv.			3,23 (0,49)	4,64 (0,96)	3,32 (0,89)	1,89 (1,12)	3,73 (0,94)	3,80 (0,31)	1,33 (0,78)	4,88 (0,42)	3,38 (0,49)	5,12 (0,49)	4,17 (0,12)	4,00 (0,83)
<i>Stipa plumosa</i> Trin.			0,34 (0,34)	0,25 (0,25)	0,46 (0,26)	1,25 (0,67)	0,17 (0,17)	0,17 (0,17)	1,92 (1,14)	0,21 (0,21)	0,34 (0,28)	0,50 (0,35)	0,33 (0,33)	0,46 (0,36)
Suculentas														
<i>Echinopsis coquimbana</i> (Britton et Rose) A. Hoffmann	0,21 (0,17)	0,04 (0,04)	0,08 (0,08)	0,04 (0,04)	0,04 (0,04)	0,08 (0,08)	0,04 (0,04)	0,08 (0,08)		0,04 (0,04)	0,04 (0,04)	0,04 (0,04)		0,04 (0,04)
Enredadera														
<i>Tweedia confertiflora</i> (Dene.) Malme			0,13 (0,08)	0,04 (0,04)		0,13 (0,13)		0,04 (0,04)				0,13 (0,08)	0,13 (0,08)	
Fanerofitas														
	44,94 (5,00)	41,31 (6,19)	51,32 (6,66)	44,80 (6,47)	46,65 (8,65)	46,17 (7,26)	48,70 (4,19)	49,52 (4,02)	43,25 (6,39)	47,09 (2,66)	45,96 (4,69)	51,17 (5,45)	45,13 (4,35)	47,50 (5,86)
Caméfitas														
	13,80 (4,40)	21,26 (6,30)	16,74 (4,61)	23,63 (6,84)	24,00 (7,94)	11,46 (5,23)	9,95 (3,58)	11,94 (4,73)	17,92 (5,48)	16,42 (4,41)	18,13 (4,83)	26,63 (7,98)	32,38 (10,60)	30,29 (9,31)
Hemicriptofitas														
	0	0	3,56 (0,22)	4,53 (1,48)	2,55 (0,69)	3,14 (0,96)	2,59 (0,65)	3,96 (0,28)	3,25 (0,45)	5,08 (0,48)	3,71 (0,39)	5,67 (0,57)	4,50 (0,45)	5,04 (1,06)
Cobertura Total	58,56 (3,05)	49,49 (2,68)	59,17 (4,90)	58,96 (4,36)	54,85 (1,81)	55,35 (5,04)	50,78 (6,57)	50,88 (3,59)	64,42 (8,61)	56,29 (1,27)	53,46 (4,16)	57,85 (5,08)	56,54 (7,29)	56,92 (7,07)

*I.a nomenclatura de las especies según Muñoz & Pisano (1947), Hoffmann (1989), Marticorena & Quezada (1985), Marticorena et al. (2001)

15 km al sur de Coquimbo. Excepto por *Baccharis paniculata*, la cobertura de las otras especies de camefitas estuvieron por debajo del 1%. Las hemcriptofitas estuvieron representadas por dos gramíneas perennes (*Nasella pubiflora* y *Stipa plumosa*). El grupo de las suculentas estuvo representado por el cactus columnar *Equinopsis coquimbana*. Se encontró una enredadera leñosa en los muestreos de algunos años (*Tweedia confertiflora*).

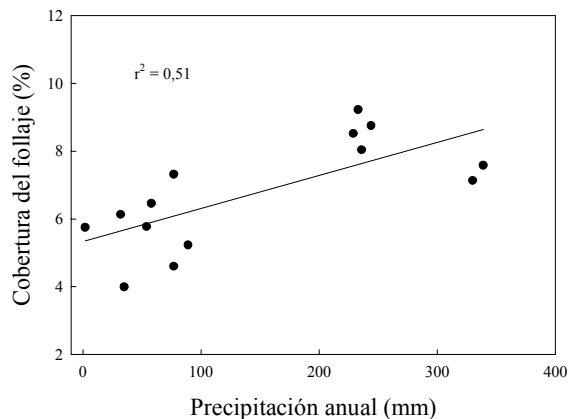


Fig. 3. Relación entre la cobertura del follaje de *Proustia cuneifolia* y las precipitaciones anuales en la Quebrada de Las Vacas, Parque Nacional Bosque Fray Jorge, IV Región, Chile.

Un total de 17 especies de arbustos y gramíneas perennes se registraron en el período de estudio. La cobertura total fue entre 49 (1990) y 64 % (1997) con un promedio de $55,8 \pm 0,98$ (1 E.E.). La cobertura arbustiva promedio fue más alta que la documentada por Fulk (1975) para 1972 (44%), pero similar a la documentada por Muñoz & Pisano (1947) para 1947 (58,1%) y por Meserve (1981a) para 1974 (59,6%). Esto indica que para un período superior a los 50 años la cobertura de arbustos más las herbáceas perennes ha permanecido esencialmente similar. La cobertura total muestra una relación positiva significativa con la precipitación anual ($F_{(1,12)} = 11,12$; $P < 0,01$; Fig. 4).

Plantas efímeras

Las plantas las agrupamos en dos formas de vida: terófitas (hierbas anuales que completan su ciclo de vida en menos de 1 año y que durante los años secos se encuentran sólo como semillas en el suelo) y geófitas (plantas con bulbos bajo el suelo). La cobertura de las terófitas representó entre el 66 y el 99% de todas las plantas efímeras. Se registró un total de 45 especies de terófitas y 8 especies de geófitas durante el período de estudio, pero el número de especies por año varió dependiendo de la precipitación anual (Tabla 2). A diferencia de los arbustos y las gramíneas perennes, la cobertura de las especies efímeras exhibió mayor diferencia entre años, que va entre 0 y 87% dependiendo de la lluvia anual. En 1998 cuando la precipitación anual alcanzó sólo 2 mm, la cobertura de todas las especies efímeras fue igual a cero. Esto debido a que la cantidad de agua caída ese año estuvo por debajo del umbral mínimo necesario para gatillar la germinación de estas especies (Vidiella & Armesto 1989). Hay una alta relación positiva significativa entre la

cobertura de plantas efímeras y la precipitación anual ($F_{(1,12)} = 16,09$; $P < 0,005$; Fig. 5). Valores máximos de cobertura se registraron en 1991, 1997 y 2000-2002 asociados a eventos ENOS (Fig. 5).

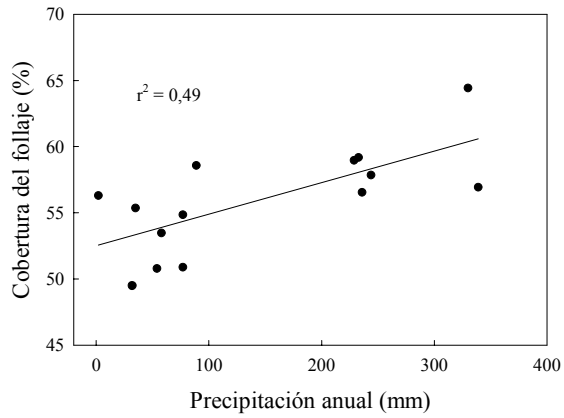


Fig. 4. Relación entre la cobertura del follaje de los arbustos + hierbas perennes y las precipitaciones anuales en la Quebrada de Las Vacas, Parque Nacional Bosque Fray Jorge, IV Región, Chile.

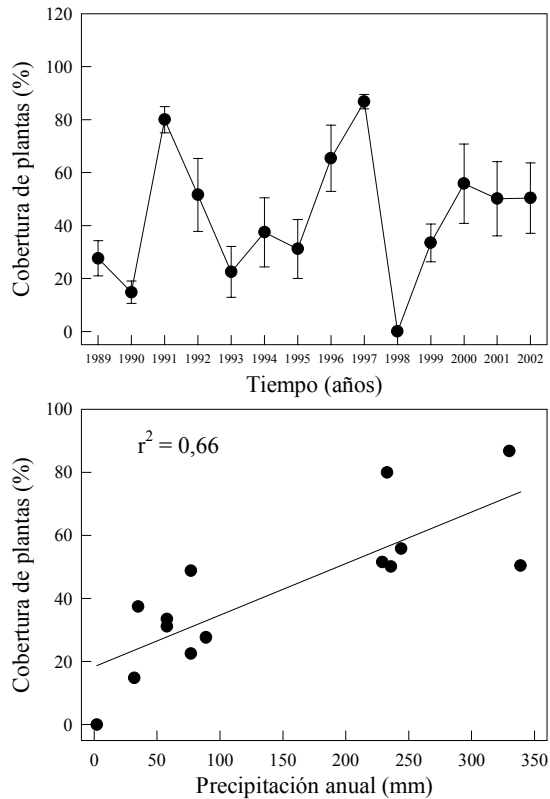


Fig. 5. Cobertura de plantas efímeras desde 1989 a 2002 (arriba), y relación entre la cobertura de plantas efímeras y las precipitaciones anuales (abajo) en la Quebrada de Las Vacas, Parque Nacional Bosque Fray Jorge, IV Región, Chile.

Tabla 2. Porcentaje de cobertura promedio (1 E.E.) de hierbas efímeras (terofitas y geofitas) en la Quebrada La Vacas, Parque Nacional Bosque de Fray Jorge entre 1989 y 2002.

ESPECIES*	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1999	2000	2001	2002
Terofitas													
<i>Adesmia tenella</i> H. et A.	0,33 (0,21)	0,35 (0,18)	1,92 (0,44)	2,92 (0,92)	0,52 (0,25)	1,37 (0,25)	0,45 (0,17)	0,25 (0,15)	1,61 (0,49)	2,54 (0,72)	3,62 (1,46)	5,54 (1,83)	1,81 (0,90)
<i>Adesmia filifolia</i> Clos								0,33 (0,33)	0,34 (0,34)	0,73 (0,73)	0,33 (0,33)	0,19 (0,11)	
<i>Aptium laciniatum</i> (DC.) Urban		0,04 (0,02)	0,27 (0,09)	0,31 (0,13)	0,17 (0,10)	0,06 (0,04)	0,02 (0,02)	0,06 (0,06)	0,17 (0,17)		0,08 (0,08)	0,17 (0,17)	0,52 (0,36)
<i>Bowlesia incana</i> R. et P.				0,23 (0,23)	0,04 (0,04)	0,10 (0,06)	0,15 (0,09)	0,36 (0,21)	1,05 (0,53)		0,03 (0,02)	0,23 (0,16)	0,58 (0,29)
<i>Bromus berterianus</i> Colla	0,33 (0,19)	0,59 (0,31)		5,86 (3,37)	5,67 (3,34)	3,72 (1,52)	0,44 (0,38)	0,36 (0,21)	3,88 (2,60)	4,86 (3,97)	18,44 (11,70)	23,60 (13,80)	20,02 (13,50)
<i>Camissonia dentata</i> (Cav.) Reiche		0,33 (0,33)	4,96 (2,03)	1,81 (0,90)	0,69 (0,38)	2,02 (1,31)	1,21 (0,50)	1,88 (0,91)	2,56 (0,89)	1,96 (0,15)	3,44 (0,75)	1,54 (0,64)	5,60 (1,47)
<i>Chaetanthera linearis</i> Poepp. ex Less				0,19 (0,19)			0,02 (0,02)	0,11 (0,11)	0,56 (0,50)		0,73 (0,38)	0,31 (0,12)	
<i>Crassula clostiana</i> (Gay) Reiche			0,25 (0,10)	0,13 (0,07)	0,11 (0,11)		0,02 (0,02)		0,05 (0,05)		0,06 (0,06)	0,15 (0,15)	
<i>Cryptantha linearis</i> (Colla) Greene	0,04 (0,02)	0,31 (0,19)		0,54 (0,27)	0,12 (0,07)	0,21 (0,21)	0,23 (0,18)	0,19 (0,19)	0,13 (0,04)		0,13 (0,13)	0,08 (0,08)	0,04 (0,04)

ESPECIES*	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1999	2000	2001	2002
<i>Cuscuta micrantha</i> Choisy			2,71 (0,79)			0,02 (0,02)	0,02 (0,02)	0,65 (0,41)	6,00 (1,93)		0,38 (0,24)	0,13 (0,07)	
<i>Descarrania cumingiana</i> (Fisch. et Mey.) Prantl.		0,23 (0,20)	0,63 (0,36)	0,29 (0,18)	0,04 (0,04)	0,54 (0,54)	0,17 (0,17)	0,31 (0,26)	0,52 (0,39)	0,40 (0,40)	0,50 (0,50)	0,15 (0,12)	0,69 (0,63)
<i>Dioscorea humifusa</i> Poepp.			0,04 (0,04)				0,02 (0,02)				0,06 (0,06)	0,04 (0,04)	0,17 (0,17)
<i>Erodium cicutarium</i> ** (L.) L'Hérit. ex Aiton		0,29 (0,29)	0,02 (0,02)	0,08 (0,08)	0,46 (0,36)	0,21 (0,21)		0,04 (0,04)		0,04 (0,04)	1,15 (0,79)	0,85 (0,51)	2,73 (1,90)
<i>Erodium malacoides</i> ** (L.) L'Hérit. ex Aiton		0,71 (0,63)	0,25 (0,25)	0,23 (0,23)	0,23 (0,20)	0,21 (0,21)			0,02 (0,02)	0,02 (0,02)	0,21 (0,16)	0,02 (0,02)	0,29 (0,24)
<i>Erodium moschatum</i> ** (L.) L'Hérit. Ex Aiton		4,33 (2,06)		0,67 (0,40)	0,08 (0,08)	0,33 (0,23)	0,12 (0,10)		0,02 (0,02)	0,58 (0,56)	2,71 (2,63)	0,63 (0,63)	
<i>Eryngium coquimbantum</i> Phil. ex Urban		0,52 (0,25)	0,06 (0,04)	0,40 (0,24)	0,17 (0,12)	0,13 (0,07)	0,14 (0,07)	0,08 (0,06)	0,17 (0,12)	0,02 (0,02)	0,06 (0,04)	0,10 (0,06)	0,35 (0,28)
<i>Facelis retusa</i> (Lam.) Sch. Bip.			0,06 (0,06)	0,11 (0,11)	0,15 (0,15)	0,04 (0,04)			0,02 (0,02)				
<i>Galium aparine</i> ** L.			0,71 (0,35)	0,42 (0,26)	0,04 (0,04)	0,02 (0,02)			0,31 (0,31)	0,08 (0,08)	0,06 (0,06)	0,13 (0,13)	0,29 (0,29)
<i>Gamochaeta</i> sp.			0,48 (0,28)	0,44 (0,06)	0,27 (0,10)	0,04 (0,04)	0,08 (0,06)		0,19 (0,07)	0,02 (0,02)	0,17 (0,10)	0,06 (0,04)	1,48 (0,50)
<i>Helonium aromaticum</i> (Hook.) Bailey		0,19 (0,19)		0,23 (0,20)	0,11 (0,06)	0,02 (0,02)		0,13 (0,10)		0,08 (0,06)	0,25 (0,15)	0,08 (0,05)	0,23 (0,14)
<i>Hypochaeris radicata</i> ** L.				0,17 (0,14)	0,15 (0,05)	0,06 (0,06)				0,19 (0,19)	0,42 (0,25)	0,17 (0,14)	1,15 (0,46)

ESPECIES*	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1999	2000	2001	2002	
<i>Lastarrieta chilensis</i> Remy		0,06 (0,06)	0,31 (0,14)	0,62 (0,37)	0,44 (0,23)	0,38 (0,30)	0,48 (0,26)	0,33 (0,23)	0,23 (0,12)	0,15 (0,12)	0,67 (0,61)	0,98 (0,87)	1,79 0,88	
<i>Limnaria texana</i> ** Scheele			0,86 (0,59)	0,83 (0,56)	0,31 (0,09)	0,06 (0,02)	0,08 (0,08)	0,17 (0,11)	0,13 (0,08)	0,15 (0,12)	0,48 (0,34)	0,17 (0,09)	1,00 (0,23)	
<i>Loasa tricolor</i> Ker-Gawl.			0,08 (0,03)					0,02 (0,02)	0,02 (0,02)					
<i>Malva nicaensis</i> ** All			0,11 (0,11)	0,04 (0,04)	0,02 (0,02)	0,10 (0,10)	0,08 (0,08)	0,15 (0,15)	0,42 (0,42)	0,04 (0,04)				
<i>Menonvillea litoralis</i> DC.		0,02 (0,02)	0,52 (0,52)	0,31 (0,31)	0,04 (0,04)			0,29 (0,21)	0,70 (0,64)	0,46 (0,46)	0,44 (0,44)	0,40 (0,40)		
<i>Microseris pygmaea</i> D. Don			0,56 (0,34)	0,02 (0,02)				0,02 (0,02)						
<i>Montiopsis demissa</i> (Phil.) D.I. Ford		0,08 (0,06)	0,58 (0,41)	0,21 (0,21)	0,31 (0,29)		0,67 (0,67)	0,19 (0,07)	0,02 (0,02)	0,04 (0,04)	0,10 0,08	0,06 (0,06)		
<i>Moscharia pinnatifida</i> R. et P.		0,10 (0,08)	0,92 (0,44)	31,56 (3,42)	8,40 (1,23)	2,19 (0,41)	4,91 (1,32)	4,62 (2,48)	8,00 (3,54)	19,97 (3,50)	1,52 (0,56)	2,87 (0,64)	1,50 (0,42)	7,10 (1,28)
<i>Oenothera coquimbensis</i> Gay			0,25 (0,25)	0,02 (0,02)	0,06 (0,06)	0,37 (0,27)	0,17 (0,14)	0,08 (0,06)	0,19 (0,19)	0,19 (0,14)	0,06 (0,06)	0,04 (0,04)		
<i>Oxalis micrantha</i> Bert. ex Savi		0,23 (0,15)	6,00 (1,25)	2,21 (1,99)	0,02 (0,02)	4,43 (3,04)	1,69 (1,26)	3,06 (2,51)	3,56 (1,25)	0,29 (0,19)	1,08 (0,30)	0,15 (0,15)	1,56 (0,16)	
<i>Parietaria debilis</i> G. Foster			0,94 (0,94)	2,67 (2,58)	1,27 (1,14)	0,02 (0,02)	0,69 (0,69)	1,00 (1,00)	0,77 (0,77)	1,65 (1,65)	0,19 (0,19)	0,79 (0,79)	1,31 (1,26)	
<i>Pectocarya linearis</i> (R. et P.) DC.		0,54 (0,23)		0,11 (0,06)	0,06 (0,06)	1,21 (1,15)	0,21 (0,18)	0,04 (0,04)						

ESPECIES*	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1999	2000	2001	2002
<i>Plantago hispidula</i> R. et P.	13,48 (3,58)	7,86 (3,52)	24,98 (4,88)	27,58 (7,14)	5,19 (4,15)	10,75 (3,73)	14,25 (4,01)	31,21 (7,47)	30,48 (5,19)	13,17 (5,12)	16,94 (7,01)	17,52 (7,41)	6,83 (3,04)
<i>Quinchamalium chilense</i> Mol.		0,02 (0,02)	0,17 (0,14)										
<i>Rosivaria cristata</i> ** (L.) Tzevelev									0,61 (0,61)	0,46 (0,46)			2,25 (1,22)
<i>Schismus arabicus</i> ** Nees.	1,12 (0,33)	0,21 (0,16)	0,54 (0,49)	0,52 (0,29)	0,17 (0,07)	0,47 (0,16)	0,08 (0,03)	0,11 (0,04)	0,03 (0,03)	3,96 (2,02)	6,00 (2,79)	2,35 (1,26)	11,13 (4,14)
<i>Schizanthus litoralis</i> Phil.			7,98 (2,14)	0,06 (0,06)	0,10 (0,08)	0,87 (0,33)	0,44 (0,30)	1,27 (0,51)	6,88 (2,68)	0,11 (0,04)	0,08 (0,03)	0,06 (0,02)	0,06 (0,06)
<i>Schizopetalum gayanum</i> Barn.						0,04 (0,04)		0,05 (0,04)					
<i>Sicyos bryonifolius</i> Morris			0,29 (0,29)	0,04 (0,04)	0,02 (0,02)	0,19 (0,19)	0,17 (0,17)	0,81 (0,81)	0,98 (0,98)	0,58 (0,58)	0,58 (0,58)	0,42 (0,42)	
<i>Silene gallica</i> ** L.				0,02 (0,02)							0,08 (0,08)		0,25 (0,25)
<i>Stachys grandidentata</i> Lindl.				0,04 (0,02)		0,02 (0,02)			0,14 (0,14)	0,29 (0,24)			0,08 (0,08)
<i>Urtica urens</i> ** L.			0,06 (0,06)	0,04 (0,04)	0,04 (0,04)	0,08 (0,08)		0,02 (0,02)	0,16 (0,16)	0,06 (0,06)	0,27 (0,27)	0,29 (0,29)	0,69 (0,69)
<i>Valeriana bridgesii</i> H. et A.		0,08 (0,08)	0,08 (0,08)	0,04 (0,04)	0,13 (0,13)		0,13 (0,13)						0,08 (0,08)
<i>Viola pusilla</i> Poepp.	2,04 (1,28)	1,56 (0,92)	2,71 (1,61)	0,54 (0,37)	0,42 (0,14)	1,70 (1,17)	1,25 (0,81)	0,67 (0,20)	0,66 (0,26)	0,48 (0,29)	0,27 (0,09)	0,04 (0,02)	0,65 (0,20)

ESPECIES*	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1999	2000	2001	2002
Geofitas													
<i>Astromeria sierrae</i> Muñoz			1,67 (1,16)	0,50 (0,31)	0,56 (0,33)	0,54 (0,35)	1,12 (0,65)	1,54 (0,66)	1,73 (1,00)	0,06 (0,06)	0,69 (0,49)	0,38 (0,24)	0,35 (0,21)
<i>Astromeria diluta</i> Ehr. Bayer	0,69 (0,61)		0,50 (0,50)	0,11 (0,11)	0,31 (0,31)	0,19 (0,19)	0,10 (0,10)	0,04 (0,04)	0,09 (0,09)	0,06 (0,06)	0,04 (0,04)	0,10 (0,10)	0,08 (0,08)
<i>Conanthera campanulata</i> (D. Don) Lindl.					0,02 (0,02)					0,11 (0,11)	0,31 (0,31)	0,08 (0,08)	
<i>Leucocoryne purpurea</i> Gay	0,27 (0,12)	0,04 (0,04)	0,88 (0,17)	0,02 (0,02)	0,15 (0,05)	0,79 (0,40)	1,16 (0,61)	0,31 (0,29)	0,45 (0,18)	0,06 (0,06)	0,31 (0,11)	0,04 (0,02)	
<i>Paspithea coerulea</i> (R. et P.) D. Don	0,27 (0,27)		0,50 (0,50)	0,21 (0,21)	0,11 (0,11)		0,52 (0,39)	0,40 (0,40)	0,45 (0,45)	0,04 (0,04)	0,73 (0,73)	0,81 (0,81)	0,10 (0,10)
<i>Rhodophiala phycelloides</i> (Herb.) Hunz.	1,69 (0,73)	0,34 (0,12)	1,34 (0,08)	0,54 (0,21)	0,77 (0,32)	1,91 (0,38)	2,18 (0,53)	0,71 (0,08)	0,98 (0,36)	0,25 (0,11)	0,63 (0,23)	0,73 (0,19)	0,88 (0,16)
<i>Sisyrinchium junceum</i> E. Mey. ex K. Presl.			0,58 (0,58)		0,42 (0,42)	0,17 (0,17)	0,10 (0,10)		0,23 (0,23)			0,02 (0,02)	
<i>Trichopetalum plumosum</i> (R. et P.) Macbr.							0,23 (0,23)	0,15 (0,15)					
Cobertura Total	27,63 (6,67)	13,31 (4,84)	80,00 (4,99)	51,58 (13,74)	22,50 (9,58)	37,43 (13,10)	31,15 (11,13)	65,38 (12,50)	86,80 (2,75)	33,48 (7,14)	55,81 (14,99)	50,15 (14,03)	50,40 (13,29)

* La nomenclatura según Marticorena & Quezada (1985) y Marticorena et al. (2001)

** Especies introducidas

La especie más abundante de las terófitas fue *Plantago hispidula* con coberturas entre 5 y 30%. Esta especie se encuentra preferentemente en las áreas abiertas, fuera de la influencia de la copa de los arbustos (Gutiérrez et al. 1993b). La densidad de esta especie es hasta un orden de magnitud más alta en comunidades de dunas costeras alteradas por el hombre (Walkowiak & Simonetti 1981). La segunda especie más importante es *Moscharia pinnatifida* con coberturas cercanas a cero (1989, 1990) hasta 32% (1991). Está especie se encuentra casi exclusivamente bajo el dosel de *Porlieria chilensis* (Gutiérrez et al. 1993b). *Schizanthus litoralis* es una especie que tuvo coberturas iguales a cero en años secos hasta coberturas entre 7-8% en los años ENOS 1991 y 1997. Sin embargo, la cobertura de esta especie siempre fue baja al año siguiente de haber alcanzado estas altas coberturas, independiente del régimen de precipitación, lo que podría estar indicando que otros factores estarían limitando su crecimiento (e.g. nutrientes). *Oxalis micrantha* presenta un comportamiento muy similar (Tabla 2). Estas dos últimas especies también se encuentran preferentemente en las áreas bajo arbustos (Gutiérrez et al. 1993b). Dos especies de gramíneas (*Bromus berterianus* y *Schismus arabicus*) han aumentado considerablemente su representación en el área de estudio a contar del año 2000. *B. berterianus*, gramínea nativa, tuvo coberturas entre 18-24% los tres últimos años, mientras que *S. arabicus*, gramínea introducida, alcanzó coberturas entre 2-11%. Otras especies de anuales con coberturas superiores a 1% fueron *Adesmia tenella*, *Camissonia dentata* y *Viola pusilla*, que se las encuentra preferentemente en las áreas abiertas entre arbustos (Gutiérrez et al. 1993b). Todas las otras especies de anuales (nativas e introducidas) tuvieron coberturas menores a 1%.

Las especies de geófitas tuvieron una baja representación en el área de estudio. Las especies que en algunos años tuvieron coberturas superiores al 1% fueron *Alstroemeria sierrae*, *Leucocoryne purpurea* y *Rhodophiala phycelloides*.

DISCUSIÓN

La estructura de la vegetación arbustiva espinosa que rodea el bosque de Fray Jorge fue estudiado por Muñoz & Pisano (1947), usando seis transectos de 100 m cada uno. La distancia interceptada por cada una de las especies fue sumada y se expresó como porcentaje de cobertura. Para el valle de la Quebrada de Las Vacas, Muñoz & Pisano (1947) documentaron una cobertura mayor para *Porlieria chilensis* (45,5% vs 30-35%) y *Adesmia bedwellii* (5,5% vs 3,5-5%), pero valores similares a los nuestros para *Proustia cuneifolia* (4,5%), y *Stipa plumosa* (1%). La vegetación de este mismo sitio de estudio fue analizado otra vez por Meserve (1981a) en Noviembre de 1973 y Septiembre de 1974, usando transectos lineales de 10 m centrados en cada uno de 48 estaciones de trapeo de micromamíferos, separadas entre ellas a intervalos regulares de 20 m (480 m de largo total). El encontró una cobertura menor para *Porlieria chilensis* (21,6%), *Anisomeria littoralis*, *Baccharis paniculata* (1,2%) y *Senna cummingii* (0,6%). Valores de cobertura similares a los nuestros para *Chenopodium petiolare* (20,2%) y *Proustia cuneifolia* (7,5%), pero coberturas más altas para *Adesmia bedwellii* (6,5%). Tomando en cuenta las diferencias en las técnicas de muestreos usadas, el diferente esfuerzo de muestreo y las diferencias entre años distintos de estos tres estudios, se puede concluir que la estructura de la vegetación arbustiva espinosa ha permanecido esencialmente la misma por los últimos 50 años.

Muñoz & Pisano (1947) documentaron que la pendiente oriental de la Cordillera de la Costa en Fray Jorge estaba cubierta con diferentes asociaciones vegetales

dependiendo de la altitud: a los 350 m dominaba *Adesmia bedwellii*-*Ophryosporus triangularis*; a 200 m dominaba *Proustia cuneifolia*-*Adesmia bedwellii*; y a 100 m dominaba *Porlieria chilensis*-*Adesmia bedwellii*. Estas altitudes hay que corregirlas sumándoles 100 para hacerlas equivalentes a las mediciones actuales. A menores altitudes la abundancia relativa de *P. chilensis* aumenta considerablemente, mientras que la abundancia de *A. bedwellii* permanece relativamente similar. Muñoz & Pisano (1947) especularon que el incremento de cobertura de *P. chilensis* en las zonas bajas del valle sería el resultado del desarrollo de raíces profundas de esta especie, lo que le permitiría aprovechar el agua subterránea acumulada en las áreas aluviales. Esto último ha sido recientemente confirmado en el marco del proyecto FONDECYT 1030225 a JRG (Squeo & Gutiérrez, datos no publ.). De acuerdo a Muñoz & Pisano (1947), la zonación altitudinal de las asociaciones de plantas en la vertiente oriental de la Cordillera de la Costa refleja por un lado la disminución en la humedad relativa y por otro lado, un aumento en la profundidad del suelo, y esto último estaría relacionado con la disponibilidad de agua subterránea para las plantas. Con la disminución en altitud e inclinación de las laderas hacia la Quebrada de La Vacas, el suelo se desarrolla en un sustrato de materiales coluviales de textura arenosa hasta los 70 cm, por debajo del cual la textura se torna arcillosa. Las raíces de varios arbustos son capaces de penetrar hacia estratos más profundos y acceder a una fuente de agua subterránea.. En esta área, donde la humedad del aire es más baja que a mayores altitudes, las plantas tienen raíces más profundas y características más xerofíticas que a mayores altitudes. La baja variación que experimentó la cobertura *P. chilensis* a lo largo del período de estudio estaría mostrando su relativa independencia de las precipitaciones anuales.

Proustia cuneifolia, arbusto espinoso deciduo de sequía, a pesar que ha sido descrito como una especie con un sistema radicular profundo (Squeo et al. 1999), en Quebrada Las Vacas posee adicionalmente abundantes raíces superficiales. Esta especie es capaz de responder a las precipitaciones anuales, teniendo una mayor cobertura en años lluviosos. Una respuesta similar se observa en el subarbusto sufrutecente *Chenopodium petiolare* que probablemente tiene raíces superficiales. El aumento en biomasa de esta especie en años lluviosos se ha descrito también para otros sitios de la IV Región (Gutiérrez & Vásquez 1996).

La forma de vida dominante en la comunidad estudiada fue la fanerófita, es decir arbustos leñosos con su tejido regenerativo completamente expuesto al ambiente externo, lo que estaría reflejando las condiciones relativamente favorables (baja amplitud térmica, ausencia de temperaturas congelantes y excesivas) del lugar. Luego le sigue en importancia las caméfitas, muchas de ellas estrechamente asociadas a la presencia de las fanerófitas. La tercera forma de vida fueron las hemicriptófitas representadas por gramíneas perennes.

Tal como se ha sugerido para otros ambientes áridos del mundo (Noy-Meir 1973, Beatley 1974, Inouye 1991), la precipitación en Fray Jorge parece ser la principal fuerza directriz que gatilla la germinación y crecimiento de las plantas efímeras. Vidiella & Armesto (1989) han documentado que muchas especies de plantas efímeras nativas (anuales y geófitas) del desierto costero chileno requieren de al menos un evento de lluvia de 20 mm para germinar. Este alto umbral aseguraría que la planta pudiera completar su ciclo de vida con esa sola lluvia, ya que en los sistemas áridos es altamente probable que una lluvia sea seguida por un período prolongado sin lluvias adicionales. Una partida falsa (germinación con una lluvia por debajo de 20 mm) podría conducir a la extinción local de esa especie (Cohen 1966).

Esto quedó dramáticamente demostrado en 1998 cuando la lluvia acumulada anual fue de sólo 2 mm y no registramos ninguna especie de planta efímera. Por el contrario, cuando las lluvias fueron altas como en el caso de los años ENOS (1991-1992, 1997 y 2002) la cobertura de plantas efímeras fue superior al 50%. A nivel específico esta respuesta fue más clara en aquellas especies que están restringidas a las áreas bajo arbustos, como es el caso de *Moschardia pinnatifida*, *Schizanthus litoralis* y *Oxalis micrantha*.

La respuesta de las plantas efímeras a la precipitación de un año está aparentemente relacionado al régimen pluviométrico de los años previos. Se encontró que un año lluvioso, después de varios años consecutivos de sequía, como ocurrió en 1991 y 1997, produjo una mayor cobertura vegetal que lo que ocurrió durante el segundo de dos años lluviosos consecutivos (por ejemplo en 1992, 2002). Esto sugiere que otros factores (e.g., nutrientes) llegan a ser limitantes en el segundo año. Las especies anuales restringidas a áreas bajo arbustos (e.g., *M. pinnatifida*, *S. litoralis*) fueron las que mostraron las mayores disminuciones el segundo de dos años lluviosos consecutivos, dando más apoyo a la hipótesis de limitación por nutrientes. Hallazgos similares se han descrito para los desiertos de Australia (West & Skujins 1978) y de Chihuahua en Norte América (Gutiérrez & Whitford 1987b, Guo & Brown 1997).

Las precipitaciones no sólo afectaron la cobertura de las especies de plantas efímeras sino que también la riqueza de éstas (número de especies en la comunidad). En años secos el número de especies fue menor al encontrado en años lluviosos. La gran variabilidad observada en las precipitaciones permite que especies con distintos requerimientos hídricos puedan coexistir, ya que ninguna especie llegar a ser persistentemente abundante como para excluir a las menos abundantes. Los arbustos también generan un mosaico de parches de suelo con distinta calidad hídrica, temperatura y fertilidad facilitando también la coexistencia de especies. Es esta heterogeneidad espacial (parches) y temporal (lluvias) la que permiten dar cuenta de la alta diversidad de especies de plantas efímera en el Parque. La eliminación de arbustos, como ha ocurrido en gran parte de la IV Región (Bahre 1979, Solbrig 1984, Squeo et al. 2001), puede reducir dramáticamente la riqueza de especies de plantas efímeras.

Este estudio ha demostrado la importancia que tienen las precipitaciones particularmente sobre las plantas efímeras (abundancia y riqueza) y dentro de éstas los cambios más notables se observa en aquellas especies que residen bajo los arbustos. El efecto de las precipitaciones sobre las plantas arbustivas del valle es menor, pero hay ciertas especies como *Proustia cuneifolia* que muestran una clara respuesta positiva a las precipitaciones altas. La diversidad espacial de microambientes está íntimamente ligado a la diversidad de especies arbustivas, y este último con la diversidad de especies herbáceas efímeras. Finalmente, queremos enfatizar la importancia de los estudios de largo plazo que nos han permitido explorar el efecto de eventos recurrentes pero de baja frecuencia temporal como son los eventos ENOS y su contraparte La Niña.

AGRADECIMIENTOS

Las siguientes personas han participado en el trabajo de terreno: MA Torrealba, E Tabilo, S Herrera, S Silva, H Vásquez, H Veas, J Albiñana, J Monardez, L Guiñazú, A Previtali, F López, M Vergara, A Levicán, B Lang, K Cramer, BW Milstead y G

Arancio. G Arancio ha participado además en la determinación de las especies. FA Squeo hizo valiosos comentarios que mejoraron el manuscrito. Durante todo estos años hemos contado con el apoyo logístico de CONAF-IV Región para trabajar en el parque. La US National Science Foundation y FONDECYT (N° 1030225 el más reciente) han financiado a través de varios proyectos este estudio. A todos ellos nuestro agradecimiento. Esta es una contribución del Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA).

LITERATURA CITADA

- BAHRE C (1979) Destruction of the natural vegetation of north-central Chile. University of California. Publications of Geography, Berkeley 23: 1-117.
- BEATLEY JC (1974) Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystems. *Ecology* 55: 856-863.
- COHEN D (1966) Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology* 12: 119-129.
- DILLON MO & PW RUNDEL (1990) The botanical response of the Atacama and Peruvian Desert floras to the 1982-1983 El Niño event. En: GLYNN PW (ed) *Global ecological consequences of the 1982-1983 El Niño-Southern Oscillation*: 487-504. Elsevier Oceanography Series, Amsterdam.
- FUENTES ER & ER HAJEK (1978) Interacciones hombre-clima en la desertificación del Norte Chico chileno. *Ciencia e Investigación Agraria* 5: 137-142.
- FUENTES ER & ER HAJEK (1979) Patterns of landscape modification in relation to agriculture practice in central Chile. *Environmental Conservation* 6: 265-271.
- FULK GW (1975) Population ecology of rodents in the semiarid shrublands of Chile. *Occasional Papers of the Museum, Texas Tech University* 33: 1-40.
- GRAHAM NE & WB WHITE (1988) The El Niño cycle: a natural oscillator of the Pacific Ocean-atmosphere system. *Science* 240: 1293-1302.
- GUO Q & JH BROWN (1997) Interactions between winter and summer annuals in the Chihuahuan Desert. *Oecologia* 111: 123-128.
- GUTIÉRREZ JR & H VÁSQUEZ (1996) The effects of water and nutrient addition on annual aboveground biomass production of *Chenopodium petiolare* H.B.K. (Chenopodiaceae) in a north-central Chilean old field. *Ecoscience* 3: 211-215.
- GUTIÉRREZ JR & WG WHITFORD (1987a) Chihuahuan Desert annuals: importance of water and nitrogen. *Ecology* 68: 2032-2045.
- GUTIÉRREZ JR & WG WHITFORD (1987b) Responses of Chihuahuan Desert annuals to rainfall augmentation. *Journal of Arid Environments* 12: 127-140.
- GUTIÉRREZ JR, PL MESERVE, FM JAKSIC, LC CONTRERAS, S HERRERA & H VÁSQUEZ (1993a) Structure and dynamics of vegetation in a Chilean arid thornscrub community. *Acta Oecologica* 14: 271-285.
- GUTIÉRREZ JR, PL MESERVE, S HERRERA, LC CONTRERAS, H VÁSQUEZ & FM JAKSIC (1993b) Spatial distribution of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Porlieria chilensis* shrubs (Zygophyllaceae) in arid coastal Chile. *Oecologia* 95: 347-352.
- HOFFMANN A (1989) Cactáceas en la flora silvestre de Chile. Ediciones Fundación Claudio Gay, Santiago. 272 pp.
- INOUE RS (1991) Population biology of desert annual plants. En: POLIS GA (ed) *The Ecology of Desert Communities*: 27-54. University of Arizona Press, Tucson.

- KUMMEROW J (1966) Aporte al conocimiento de las condiciones climáticas del bosque de Fray Jorge. Universidad de Chile, Facultad de Agronomía, Estación Experimental Agronómica, Boletín Técnico 24: 21-24.
- LAGOS V, JM TORRES & C NOTON (2001) Conservación de la diversidad biológica: El Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas del Estado (SNASPE) como herramienta de gestión para la Región de Coquimbo. En: FA Squeo, G Arancio & JR Gutiérrez (eds) Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo: 205-224. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena.
- LOOSER G (1935) Argumentos botánicos a favor de un cambio de clima en Chile central en tiempos geológicos recientes. Revista Universitaria 20: 844-857.
- MARTICORENA C & M QUEZADA (1985) Catálogo de la flora vascular de Chile. Gayana Botánica 42: 1-157.
- MARTICORENA C, FA SQUEO, G ARANCIO & M MUÑOZ (2001) Catálogo de la flora vascular de la IV Región de Coquimbo. En: SQUEO FA, G ARANCIO & JR GUTIÉRREZ (eds) Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo: 105-142. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena.
- MESERVE PL (1981a) Trophic relationships among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. Journal of Mammalogy 62: 304-314.
- MESERVE PL (1981b) Resource partitioning in a Chilean semi-arid small mammal community. Journal of Animal Ecology 50: 745-757.
- MESERVE PL & ER LE BOULANGÉ (1987) Population dynamics and ecology of small mammals in the northern semiarid region. En: PATTERSON BD & RM TIMM (eds) Studies in Neotropical Mammalogy: Essays in honor of Philip Hershkovitz. Feldiana: Zoology, New Series 39: 413-431.
- MUELLER-DOMBOIS D & H ELLEMBERG (1974) Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, New York.
- MUÑOZ C & E PISANO (1947) Estudio de la vegetación y flora de los parques nacionales de Fray Jorge y Talinay. Agricultura Técnica 7: 71-173.
- NOY-MEIR I (1973) Desert ecosystems: environment and producers. Annual Review of Ecology and Systematics 4: 25-51.
- OCHSENIUS C (1982) Atacama: the holo-genesis of the Pacific coastal desert in the context of the tropical South American Quaternary. Striae 17: 112-131.
- PHILIPPI R (1884) A visit to the northernmost forest of Chile. Journal of Botany 22: 201-211.
- RUNDEL PW, MO DILLON, B PALMA, HA MOONEY & SL GULMON (1991) The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. Aliso 13: 1-49.
- SARMIENTO G (1975) The dry plant formations of South America and their floristic connections. Journal of Biogeography 2: 233-251.
- SCHMITHUSEN J (1956) Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. Bonner Geographische Abhandlungen 17: 1-86.
- SKOTTSBERG C (1950) Apuntes sobre la flora y vegetación de Fray Jorge (Coquimbo, Chile). Acta Horti. Gotoburg. 18: 90-184.
- SOLBRIG OT (1984) The Southern Andes and Sierras Pampeanas. Mountain Research and Development 4: 97-190.
- SQUEO FA, N OLIVARES, S OLIVARES, A POLLASTRI, E AGUIRRE, R ARAVENA, C JORQUERA & JR EHLERINGER (1999) Grupos funcionales en arbustos desérticos definidos en base a las fuentes de agua utilizadas. Gayana Botánica 56: 1-15

- SQUEO FA, G ARANCIO & JR GUTIÉRREZ (2001) Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, 372 pp.
- TRONCOSO A, C VILLAGRÁN & M MUÑOZ (1980) Una nueva hipótesis acerca del origen y edad del bosque de Fray Jorge (Coquimbo, Chile). Boletín del Museo de Historia Natural 37: 117-152.
- VIDIELLA PE & JJ 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.
- VILLAGRÁN C & JJ ARMESTO (1980) Relaciones florísticas entre las comunidades relictuales del Norte Chico y la zona central con el bosque del sur de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural 37: 87-101.
- WALKOWIAK AM & JA SIMONETTI (1981) An assessment of the ruderal strategy in herbs: the case of *Plantago hispidula*. Oecologia Generalis 2: 287-290.
- WEST NE & JJ SKUJINS (1978) Nitrogen in Desert Ecosystems. Dowden, Hutchison & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- WHITTAKER RH (1975) Communities and Ecosystems. 2nd. Edition. MacMillan Publishing Co. Inc. New York.