

Capítulo 7

Una investigación de largo plazo sobre interacciones de factores bióticos y abióticos del ecosistema semiárido del Parque Nacional Bosque Fray Jorge.

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

RESUMEN

Durante 13 años hemos estudiado el papel de las interacciones bióticas incluyendo depredación, herbivoría y competencia interespecífica en la comunidad arbustiva espinosa de la Quebrada Las Vacas en el Parque Nacional Bosque Fray Jorge. Mediante un ensayo experimental a gran escala espacial y temporal instalado en la Quebrada Las Vacas, hemos censado los cambios en abundancia de los micromamíferos (roedores y un pequeño marsupial), plantas y depredadores vertebrados. Hemos documentado efectos de depredación importantes sobre algunas especies de micromamíferos y efectos de micromamíferos sobre algunas especies de plantas usando exclusiones experimentales. Sin embargo, eventos periódicos de El Niño – Oscilación del Sur (ENOS) causaron varios episodios de lluvias altas durante este intervalo de tiempo, lo que resultó en grandes aumentos tanto en plantas como en animales. Por lo tanto, postulamos que las interacciones bióticas son más importantes en años lluviosos, mientras que los efectos abióticos son más importantes en años secos. Debido a que los intervalos entre los eventos ENOS son largos y las respuestas son lentas, los estudios de largo plazo son esenciales para comprender estos efectos en sistemas áridos y semiáridos.

Palabras Clave: micromamíferos, interacciones bióticas, zonas áridas

INTRODUCCIÓN

Las condiciones medioambientales en sistemas áridos como temperaturas extremas, insolación, alta evapotranspiración y bajas precipitaciones, representan desafíos inusuales para los organismos. Los habitantes de estas áreas poseen una variedad de adaptaciones a la aridez, las que incluyen la independencia hídrica, vías fotosintéticas y metabólicas novedosas, actividad nocturna, uso de madrigueras u otros refugios térmicos y sopor estival. Debido a que las adaptaciones son a menudo similares en comunidades áridas y semiáridas geográficamente alejadas, hay oportunidades inusuales de estudiar las propiedades convergentes entre organismos taxonómicamente no relacionados.

La convergencia entre organismos en varios desiertos cálidos geográficamente separados fueron destacados por Orians & Solbrig (1977). A pesar de la ausencia de relaciones taxonómicas fuertes, los micromamíferos del Desierto de Sonora del suroeste de Estados Unidos mostraron evidencia de convergencia con los del Desierto del Monte en Argentina (Mares 1980). Una comparación posterior de ensambles de micromamíferos en cuatro desiertos del mundo demostró similitud en la estructura y diversidad de los ensambles, a pesar de las diferencias significativas en especialización dietaria (Kelt et al. 1996). Estas diferencias enfatizan la importancia de la historia, biogeografía y procesos de ensamble en cada desierto.

Otro acercamiento en el estudio de regiones áridas es centrarse en los procesos que afectan el desarrollo de la comunidad y preguntarse si ellos juegan roles similares en sistemas geográficamente aislados. El descubrimiento que las interacciones bióticas como competencia y depredación, o factores abióticos como la precipitación, juegan roles significativos en ensambles divergentes de micromamíferos sería una fuerte evidencia de la importancia global subyacente de dichos procesos. Por el contrario, la presencia de diferencias importantes entre sistemas en los roles que estos factores juegan indicaría que hay vías que son igualmente exitosas para el desarrollo de la estructura comunitaria.

Un paradigma útil para examinar el control comunitario ha sido la visión “descendente” (top-down) versus la visión “ascendente” (bottom-up) (*sensu* Hunter & Price 1992, Power 1992). El control “descendente” es mediado por los consumidores como los depredadores y herbívoros, quienes controlarían la biomasa de los productores en los niveles tróficos inferiores, particularmente plantas y herbívoros. El control “descendente” opera a través de las interacciones bióticas. Tal control implica que los consumidores pueden regular la abundancia de sus presas y potencialmente reducir la presión sobre los productores (i.e., el “mundo es verde” o la hipótesis HSS (Hairston, Smith & Slobodkin); Hairston et al. 1960, Slobodkin et al. 1967).

Por otro lado, los productores pueden estar fuertemente limitados por los recursos disponibles (e.g., nutrientes, agua) y pueden restringir a sus consumidores. En tales casos, el control es “ascendente” y causado principalmente por factores abióticos (Hunter & Price 1992). Una variante de esta idea del control “ascendente” es que hay un umbral mínimo de productividad sobre el cual la relación entre consumidores y recursos covaría cuando aumenta la productividad (Oksanen et al. 1981, Oksanen & Oksanen 2000).

La influencia relativa de los factores “ascendentes” y “descendentes” varía geográficamente (e.g., Oksanen 1988). Nosotros proponemos que su importancia relativa puede variar también en el tiempo en un mismo sitio (e.g., Meserve et al. 1999, 2001). En regiones áridas y semiáridas que están sujetas a fuertes variaciones interanuales en la precipitación, como aquéllas que resultan de El Niño – Oscilación del Sur (ENOS), parecen ser un caso donde el control “ascendente” y “descendente” puede cambiar abruptamente entre años. En las regiones áridas y semiáridas del lado occidental de Sudamérica, la mayoría de los años se caracterizan por ser períodos sin ENOS, donde las bajas precipitaciones estacionales limitan la productividad. En estos períodos el control es “ascendente” y la competencia interespecífica puede ser particularmente severa (Oksanen 1988). Sin embargo, cuando ocurren lluvias inusualmente altas asociadas a ENOS, el aumento de la productividad lleva a un

aumento de los herbívoros y de sus depredadores carnívoros. El mundo se hace “más verde” (Polis 1999), y el control “descendente” llega a ser más importante ya que los grupos consumidores aumentan considerablemente y las interacciones bióticas se hacen más preponderantes. Además puede haber inmigración de grupos que están normalmente ausentes del sistema. Estos eventos también involucran subsidios espaciales y temporales (*sensu* Polis et al. 1996, 1997) y demuestran la importancia de los pulsos de recursos (*sensu* Ostfeld & Keesing 2000). Tales sistemas son particularmente informativos en el intento por comprender la naturaleza de las relaciones comunitarias y el significado de la escala espacial y temporal (Karr 1992, Polis et al. 1997, Holmgren et al. 2001).

Los estudios de campo de largo plazo y las manipulaciones experimentales son particularmente importantes para comprender la interacción de los factores bióticos y abióticos en sistemas áridos y semiáridos, debido a que las densidades poblacionales son a menudo bajas, y los eventos abióticos tales como ENOS (y La Niña caracterizada por sequías extremas) ocurren a escalas temporales largas (entre 2-7 años; Jaksic 2001). Sin embargo, la mayoría de los estudios de campo, especialmente las manipulaciones experimentales son de corto plazo y a escalas espaciales pequeñas (Sih et al. 1985). La escala espacial es especialmente importante cuando hay un mosaico de habitats dentro del paisaje, proveyendo refugios cruciales para las especies que no están adaptadas a los medioambientes áridos. Sin experimentos de campo replicados a grandes escalas espaciales y temporales, es difícil identificar y separar los roles variantes de las interacciones bióticas tales como competencia, herbivoría y depredación en un escenario de condiciones ambientales cambiantes. Los estudios a gran escala ofrecen oportunidades para integrar información de diferentes niveles de organización (Levin 1992), tanto como ejemplos de fenómenos lentos, eventos raros y procesos complejos subyacentes.

Desde 1989, hemos llevado a cabo una manipulación experimental de largo plazo en el Parque Nacional Bosque Fray Jorge ubicado en la zona semiárida del norte de Chile, en el límite sur del Desierto de Atacama (Fig. 1). Al igual que estudios en ejecución en los desiertos de Norte América (e.g., Brown 1998, Brown & Ernest 2002), usamos una aproximación multifactorial para examinar el rol de importantes grupos de consumidores, incluyendo depredadores vertebrados y micromamíferos herbívoros. Al mismo tiempo, monitoreamos los cambios mayores del sistema durante tres eventos ENOS lluviosos en 1991-1992, 1997 y 2000-2001. Las técnicas empleadas incluyeron: a) capturas mensuales vivas de micromamíferos en parcelas permanentes y replicadas usando técnicas de marcaje y recaptura; b) manipulación experimental de largo plazo con la exclusión de competidores, herbívoros o depredadores por 13 años; c) medidas detalladas de la comunidad vegetal en las parcelas manipuladas con y sin herbívoros o depredadores; d) censos de poblaciones de micromamíferos en otros habitats usando parcelas adicionales; y e) experimentos de adición de alimento para evaluar los efectos durante y después de ENOS 1997 en las especies principales de micromamíferos.

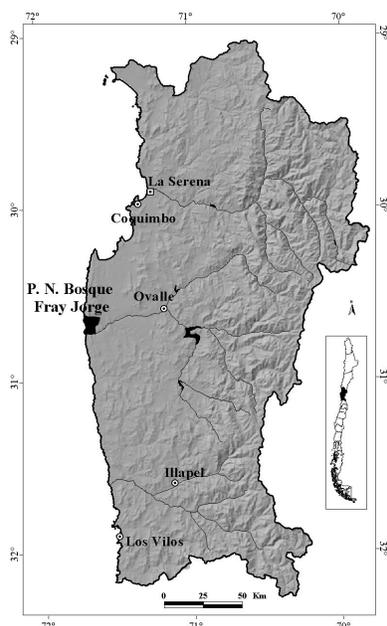


Fig. 1. Ubicación del Parque Nacional Bosque Fray Jorge en la región de Coquimbo, Chile.

EL ESCENARIO ECOLÓGICO

El Parque Nacional Bosque Fray Jorge (de aquí en adelante Fray Jorge) es una Reserva Mundial de la Biósfera, ubicado cerca de la costa en la zona semiárida del norte-centro de Chile ($71^{\circ}40'O$, $30^{\circ}38'S$), IV Región, 85 km S de La Serena y 385 km N de Santiago. Es una zona transicional entre la región mediterránea central y el desierto hiperárido de Atacama (Fig. 1). Gran parte del Norte Chico ha sido severamente afectado por desmonte, sobrepastoreo, quemas, agricultura de secano lo que ha provocado desertificación (Bahre 1979). Sin embargo, debido a que este parque de 10.000 ha sido protegido del pastoreo y alteración antrópica desde 1941, contiene una de las áreas más grandes de vegetación semiárida no alterada en la costa del norte-centro de Chile. Excepto por el bosque de neblina relicto en la Cordillera de la Costa, la vegetación es predominantemente un arbustal espinoso semiárido (Fig. 2). La mayoría de los arbustos son espinosos siempreverdes o deciduos de sequía. Los principales arbustos son *Porlieria chilensis* (guayacán), *Adesmia bedwellii* (varilla) y *Proustia cunneifolia*, que forman una asociación vegetal que caracteriza a gran parte del parque. Estas especies representan elementos de la zona arbustiva esclerófila mediterránea del sur de Chile y del Desierto del Monte en Argentina (Solbrig 1976). Está también presente una comunidad diversa de plantas efímeras (anuales y geofitas).

La precipitación promedio anual es de 110 mm, con un 90% de ocurrencia en los meses fríos (Mayo a Septiembre). Sin embargo, eventos periódicos de ENOS causan fuertes variaciones interanuales. Por ejemplo los ENOS en 1991, 1992 y 1997 resultaron en lluvias anuales de 229, 233 y 330 mm, respectivamente. El evento La



Fig. 2. Vegetación arbustiva espinosa dominante en la Quebrada de Las Vacas, Fray Jorge. Fotografía: Francisco A. Squeo.

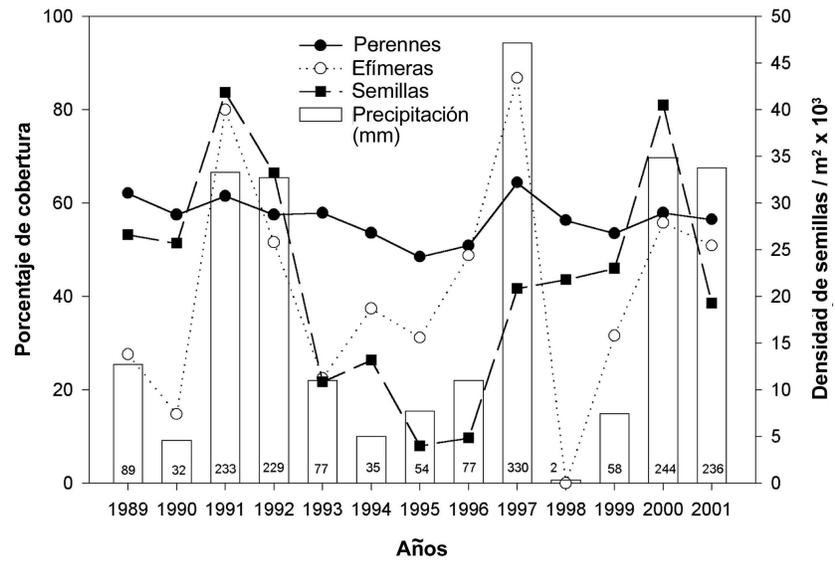


Fig. 3. Precipitación anual, cobertura de arbustos perennes y plantas efimeras y densidad de semillas para el área de estudio en Fray Jorge para 13 años (1989 al 2001).

Niña en 1998 resultó en sólo 2,2 mm de lluvia anual (el valor más bajo registrado). La precipitación en 2000 y 2001 fue más alta que el promedio (244 y 236 mm, respectivamente). Las temperaturas diarias máximas están entre 26 a 28°C en verano y entre 24 a 26°C en invierno. Las temperaturas mínimas diarias son alrededor de 10°C en verano y 0 a 2°C en invierno. La neblina y la brisa marina tienen un fuerte impacto amortiguador, particularmente en verano.

El impacto de las precipitaciones sobre el crecimiento de las plantas ha sido notable. La cobertura de plantas efímeras entre 1989 y 2002 fue desde 0% a 89,8% con el valor más bajo en el año La Niña (1998) y los valores más altos en los años ENOS (1991, 1992, 1997, 2000 y 2001). En el mismo período, la densidad del banco de semillas en el suelo varió desde 4.010 a 40. 500 por metro cuadrado, alcanzando sus máximos en 1991 y 1992 y disminuyendo hasta 1997; la densidad disminuyó otra vez después de 2000 (Fig. 3). Aunque las densidades de semillas medidas fueron considerablemente mayores que las previamente registradas en un año post-ENOS (1974; Meserve 1981a), ellas fueron similares a las de los desiertos del suroeste norteamericano (Kemp 1989). Por otro lado, la cobertura de arbustos varió sólo entre 50,9% y 64,4% en los 13 años de estudio (Fig. 3) y estos valores son similares a los documentados para los últimos 50 años.

En 13 años de trabajo en Fray Jorge, se han registrado sólo 10 especies de micromamíferos nativos, y de éstos 8 especies se habían registrado en estudios realizados entre 1972 y 1974 (Meserve 1981b). Este número es considerablemente más pequeño que las 24 especies encontradas en 22 años de trabajo en el Desierto de Chihuahua cerca de Portal, al sureste de Arizona (Valone & Brown 1996). El número menor de especies del ensamble de Fray Jorge parece estar relacionado a la menor diversidad (β) entre habitats; con las mismas especies presentes en muchos habitats diferentes en Chile (Cody et al. 1977).

A diferencia de los ensambles de micromamíferos de los desiertos de Norte América, sin embargo, el ensamble de Fray Jorge incluye un componente importante ($N = 4$ especies) de roedores histricognatos, que pesan desde 100 g hasta 300 g. Los más importantes son el degu (*Octodon degus*) y la rata chinchilla (*Abrocoma bennetti*), ambos herbívoros. Entre las 5 especies de roedores sigmodontinos están el granívoro colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*), el herbívoro-granívoro lauchón orejudo de Darwin (*Phyllotis darwini*), la laucha insectívora de pelo largo (*Abrothrix longipilis*) y la laucha olivácea omnívora (*Akodon olivaceus*). Finalmente, hay un pequeño marsupial insectívoro, la yaca (*Thylamys elegans*).

Aunque el ensamble de micromamíferos de Fray Jorge carece de un grupo diverso de granívoros altamente especializados como los roedores heterómidos típicos de los desiertos norteamericanos, hay una distribución más pareja de los tipos tróficos (Fig. 4; Meserve 1981a). También muestra un rango más amplio de pesos corporales (desde 15 g a más de 300 g) típico de ensambles chilenos mediterráneos, mientras que, por ejemplo, los rangos de pesos corporales de los micromamíferos del Desierto de Chihuahua van desde menos de 10 g hasta 200 g (Valone & Brown 1996). Finalmente, los micromamíferos chilenos generalmente evitan la actividad en los habitats abiertos, mientras que algunas especies de la zona arbustiva mediterránea de Norteamérica y de desiertos utilizan habitats arenosos abiertos con baja cobertura arbustiva (Glanz & Meserve 1982, Meserve 1981a).

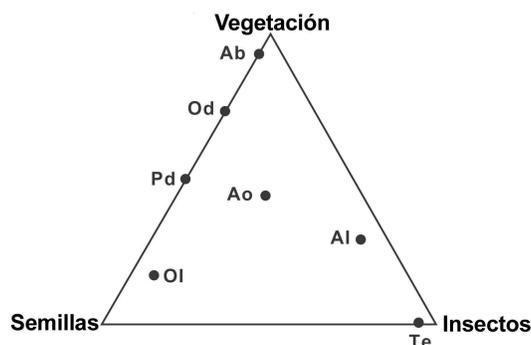


Fig 4. Diagrama de DeFinetti de especializaciones tróficas representada entre los micromamíferos en Fray Jorge. La proximidad de los puntos a las esquinas del triángulo es proporcional a la importancia del correspondiente item dietario. Ab: *Abrocoma bennetti*; Al: *Abrothrix longipilis*; Ao: *Akodon olivaceus*; Od: *Octodon degus*; Ol: *Oligoryzomys longicaudatus*; Pd: *Phyllotis darwini*; y Te: *Thylamys elegans*. Modificado de Meserve (1981a).

El gremio de depredadores vertebrados en Fray Jorge incluye a las rapaces nocturnas (el águila *Geranoaetus melanoleucus*, el halcón *Parabuteo unicinctus* y el halcón *Buteo polyosoma*), las lechuzas (*Tyto alba*, *Bubo virginianus*, *Speotyto cunicularia* y *Glaucidium nanum*) y el zorro culpeo (*Pseudalopex culpaeus*) (Jaksic et al. 1997). Además, hay dos culebras y un lagarto depredador. La abundancia de depredadores es usualmente alta a causa del habitat semiárido no alterado y la ausencia de caza y trampeo, que son comunes en otros sitios de Chile central.

LA EVOLUCIÓN DE LA MANIPULACIÓN DE LARGO PLAZO

Los estudios de largo plazo de los ensambles de micromamíferos de ambientes áridos y semiáridos de Norte América han enfatizado la importancia de interacciones bióticas, incluyendo la competencia y la herbivoría o granivoría (e.g., Brown & Munger 1985, Brown et al. 1986, Valone & Brown 1996, Brown 1998). En otros lugares hay evidencia experimental de un rol importante de la depredación (e.g., Kotler 1984, Brown 1989). Por lo tanto, en 1989, iniciamos un estudio experimental a gran escala en el que los depredadores vertebrados (rapaces y zorros) y el micromamífero competidor herbívoro más grande (degu) fueron selectivamente excluidos de parcelas cercadas en un valle interior (Quebrada de Las Vacas) de Fray Jorge (Fig. 5). Los componentes generales del set experimental (ver Meserve et al. 1995, 1996, 1999, Gutiérrez et al. 1997) comprende parcelas replicadas de 75 m x 75 m (0,56 ha) donde mediante trampas colapsables se capturan vivos los micromamíferos (cada parcela con 25 estaciones de trampeo dispuestas en una configuración de 5 x 5, espaciadas por 15 m y dos trampas por estación). Las parcelas están localizadas en un área de aproximadamente 2 km² en la Quebrada de Las Vacas (complejo central de parcelas). Las parcelas control están encerradas por mallas de 0,6 cm de alto, con un tamiz de 2,5 cm de diámetro. Se hicieron aberturas de 5 cm en las mallas para proveer acceso a los micromamíferos más grandes; las exclusiones de degu no tenían estas aberturas adicionales. Las exclusiones de depredadores tenían cercos de malla de 2 m de alto con techos de malla de polietileno (con un tamiz de 15 cm; Fig. 6). Los tratamientos tenían cuatro réplicas y

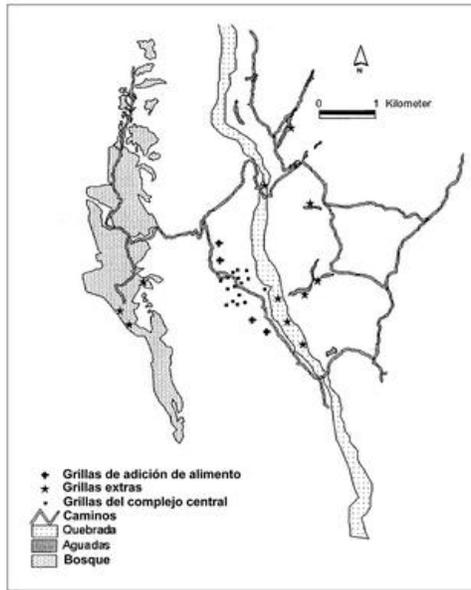


Fig. 5. Ubicación del sitio de estudio en Quebrada de Las Vacas y áreas experimentales. Las exclusiones de depredadores y herbívoros-competidores están en el complejo central de parcelas. Se muestran también las parcelas adicionales en otros tres habitats (quebrada, aguada y bosque de neblinas) y las parcelas con adición de alimento.



Fig. 6. El perímetro de una exclusión de depredadores vertebrados en Fray Jorge. Fotografía: Peter L. Meserve.

permitieron examinar el efecto de la interacción potencial entre factores bióticos como depredación, herbivoría y competencia. Así, algunas exclusiones de degu también se excluyeron los depredadores mientras que otras permitieron el acceso de depredadores; lo mismo ocurrió con las exclusiones de depredadores. En 1995 iniciamos el monitoreo de micromamíferos cada 3-6 meses en una serie de parcelas adicionales, sin cerco, ubicadas en otros habitats alrededor del complejo central de parcelas, incluyendo fondos de ríos secos y áreas altas (quebradas); vegetación méstica con aguas estancadas o superficiales (aguadas); y bosque de neblina en la Cordillera de la Costa (600 m de altitud) al oeste (Fig. 5). Finalmente, en 1997 iniciamos experimentos de adición de alimento en cuatro parcelas nuevas sin cercos, fuera del complejo central de parcelas (Fig. 5). Se proveyó pellet de conejo *ad libitum* en tubos de PVC diseñados para excluir conejos, liebres y aves, pero no micromamíferos. Se midió mensualmente el consumo de pellet.

Nuestro procedimiento de monitoreo de micromamíferos incluyó las capturas vivas por 4 noches por mes con trampas Sherman, marcaje usando crotales (placas metálicas en las orejas) o anillos metálicos en las muñecas de los micromamíferos en todas las parcelas. Excepto por el degu, 80% a 100% de todos los individuos conocidos vivos fueron capturados en cada censo. Monitoreamos la respuesta de las plantas usando varias técnicas, incluyendo el porcentaje de cobertura de arbustos a lo largo de líneas permanentes en cada parcela cada tres meses y mensualmente en el caso de las plantas efímeras durante la estación de crecimiento. Colectamos muestras de suelo (20 muestras cilíndricas de 3 cm de diámetro y 5 cm de profundidad en cada parcela) cada 4 meses para determinar el banco de semillas. Se monitoreó la actividad y ocurrencia de depredación mensualmente con líneas olfatóreas y observaciones directas. Las dietas se determinaron a través de la disección de fecas de zorros y regurgitados de lechuzas que se colectaron mensualmente en el sitio; las presas se identificaron en el laboratorio usando claves.

Analizamos nuestros datos usando los resultados de los censos periódicos de terreno e inventarios. Para los micromamíferos usamos estimaciones del número mínimo conocido vivo (Meserve et al. 1995, 1996, 1999); para las plantas usamos el porcentaje de cobertura y densidades de semillas. También se compararon densidades y biomasa de plantas efímeras (Gutiérrez & Meserve 2000). Además, examinamos otros parámetros demográficos de micromamíferos, como sobrevivencia, reproducción y peso corporal. Para este experimento factorial de 2 x 2, las parcelas son las réplicas, y los dos tratamientos son: 1) competencia-herbivoría (parcelas con acceso a degus y parcelas con exclusión de degus) y 2) depredación (parcelas con acceso a depredadores y parcelas con exclusión de depredadores). Examinamos las interacciones entre estos factores, así como los cambios a través del tiempo. No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos al inicio de los experimentos.

INTERACCIONES BIÓTICAS: PARTE DE LA HISTORIA

De las tres interacciones bióticas analizadas, la depredación tuvo los efectos mayores. Sin embargo, sólo algunas especies de micromamíferos mostraron efectos significativos y éstas variaron en intensidad en el tiempo. Por ejemplo, aunque la depredación no tuvo un efecto significativo general sobre los degus si hubo efectos significativos en períodos pre-ENOS y ENOS (1990-1991, 1996-1997, 1999-2000; Fig. 7; Meserve et al. 1996, 1999, Milstead 2000). La sobrevivencia del degu fue

significativamente mayor en parcelas con exclusión de depredadores comparada a las parcelas con acceso a los depredadores (Meserve et al. 1996, 1999). Hay efectos

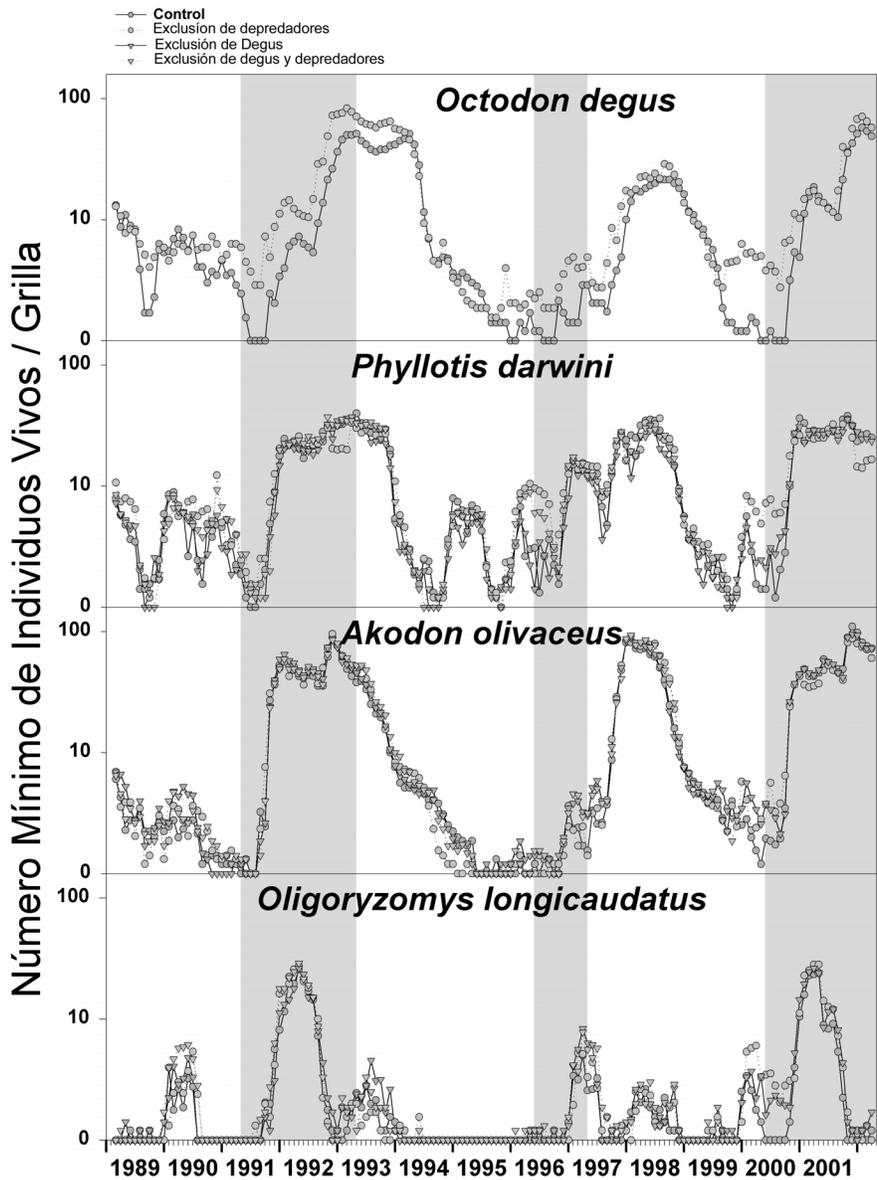


Fig. 7. Los efectos de depredación y competencia en los números de cuatro especies de micromamíferos durante 13 años de manipulación. Las parcelas control (con acceso a depredadores y a degus), exclusión de depredadores, exclusión de degus y depredadores, exclusión de depredadores + degus se indican por líneas y símbolos diferentes. Las áreas sombreadas denotan El Niño – Oscilación del Sur y años lluviosos.

altamente significativos de la depredación sobre la densidad de *Phyllotis darwini*, aunque la magnitud de los efectos fue pequeña (Fig. 7). Otras especies (e.g., *Akodon olivaceus* y *Oligoryzomys longicaudatus*; Fig. 7) no han mostrado efectos de depredación en los 13 años de estudio (Meserve et al. 1996, 1999, Milstead 2000). *Octodon degus*, *P. darwini* y *Abrocoma bennetti* fueron componentes importantes de las dietas de lechuzas y zorros (Jaksic et al. 1997). Los depredadores mostraron respuestas numéricas retrasadas a cambios en la abundancia de las presas (Jaksic et al. 1997). Durante sequías prolongadas, los zorros y algunas lechuzas se hacen omnívoras con un aumento en el consumo de insectos (las lechuzas pequeñas) y de semillas y frutos (los zorros).

Ha habido poca evidencia de efectos negativos de competencia interespecífica de *O. degus* sobre otras especies de micromamíferos. Se encontró unas pocas respuestas positivas significativas a la exclusión del degu. Por ejemplo, *A. bennetti* durante periodos ENOS y post-ENOS y *O. longicaudatus* en general (Meserve et al. 1996, 1999). Por otro lado, *P. darwini* tuvo una respuesta significativa negativa a la exclusión de degu (Milstead 2000) indicando que las densidades de *P. darwini* fueron más altas en las parcelas con acceso a degus.

Quizás lo más sorprendente fueron las respuestas conductuales a la depredación y a la competencia demostrada por varias especies. Por ejemplo, los degus mostraron un uso mayor de áreas abiertas y movimientos más lineales entre parches de arbustos en parcelas con exclusión de depredadores (Lagos et al. 1995a). Estudios con bandejas de semillas mostraron que *Akodon olivaceus* forrajó diferentemente en parcelas con degus (control y exclusión de depredadores). La fase lunar y la cobertura vegetal tenían también efectos fuertes en el forrajeo de *A. olivaceus* y degu (Yunger et al. 2002). Así, a pesar de los pocos efectos numéricos, la depredación y la competencia interespecífica parecen afectar la conducta de varias especies en el ensamble de micromamíferos.

Encontramos pocos efectos de las exclusiones de degus en la comunidad vegetal de Fray Jorge. La cobertura de arbustos mostró cambios no significativos, aunque la diversidad de arbustos aumentó cuando se excluyeron los degus (Gutiérrez et al. 1997, Gutiérrez & Meserve 2000). Unas pocas especies arbustivas mostraron mayor cobertura en las parcelas con exclusión de degus (e.g., *Baccharis paniculata*) o en las parcelas con exclusión de depredadores (e.g., *Proustia cunneifolia*). *Chenopodium petiolare*, un arbusto sufrutecente siempreverde, tuvo mayor cobertura en las parcelas con exclusión de degus (Gutiérrez et al. 1997) y es un alimento importante para el degu (Meserve 1981a). Las plantas efímeras mostraron efectos no significativos en cobertura y diversidad a los tratamientos, pero su biomasa total fue significativamente más alta en las parcelas con acceso a los degus y depredadores (Gutiérrez & Meserve 2000). Así, contrario a las expectativas, los degus parecen promover aumentos en la biomasa de plantas efímeras, quizás a través de actividades indirectas. Hierbas adventicias de amplia dispersión como las especies de *Erodium* pueden aumentar por las excavaciones y construcción de sendas que hacen los degus y que abren espacios bajo los arbustos. Similarmente, las densidades de semillas de las hierbas anuales fueron más altas en las parcelas con acceso a degus, como por ejemplo las semillas de *Erodium* y *Moscharia pinnatifida* (Gutiérrez et al. 1997).

EFECTOS ABIÓTICOS: EL RESTO DE LA HISTORIA

En contraste a las respuestas más bien tibias a las manipulaciones bióticas, las plantas y los micromamíferos en Fray Jorge fueron fuertemente influenciados por factores abióticos. Aunque la cobertura de arbustos permaneció virtualmente constante, la cobertura de plantas efímeras tuvo grandes aumentos en los años lluviosos (ver Capítulo 6). Las densidades de semillas respondieron menos predictiblemente, pero generalmente mostraron aumentos durante y después de eventos lluviosos relacionados con ENOS (Fig. 3; Gutiérrez & Meserve 2003). El ensamble de micromamíferos en nuestras parcelas experimentales demostraron similarmente un patrón de respuesta alto. En 13 años la riqueza de especies varió desde 10 especies durante e inmediatamente después de años altamente lluviosos a tan pocos como una especie (ya sea *O. degus*, *P. darwini* o *T. elegans*). El número promedio de especies y la diversidad de especies varió fuertemente (Fig. 8). Similarmente, los números totales y biomasa de micromamíferos variaron más de 2 y 3 ordenes de magnitud, respectivamente, entre años secos y años lluviosos (Fig. 9). Las especies individuales mostraron marcadas diferencias en sus respuestas a tales eventos (Fig. 7). *O. degus* mostró retrasos variables en aumentos poblaciones después de eventos lluviosos; sus números máximos se alcanzaron casi 2 años después del ENOS 1991-1992, mientras que su repuesta fue mucho más rápida en 1997 y 2000 (Fig. 7). Los roedores sigmodontinos como *A. olivaceus* y *P. darwini* tuvieron las respuestas de mayor magnitud dentro de 2 a 5 meses después de eventos altamente lluviosos (Fig. 7). Otros sigmodontinos como *O. longicaudatus* tuvieron aumentos más extensos o esporádicos a tales eventos (Fig. 7). Solo una especie (*T. elegans*) no mostró respuestas fuertemente consistentes a los eventos lluviosos.

EL ROL DE LA DINÁMICA ESPACIAL Y ALIMENTO

Dada las fluctuaciones numéricas observadas de las especies de micromamíferos, examinamos por qué la membresía de la comunidad local variaba tanto entre años y dentro de los años. Identificamos dos grupos de especies basados en sus patrones de residencia. Las especies “centrales” como *O. degus*, *P. darwini* y *T. elegans* estuvieron casi siempre presentes en el arbustal espinoso y se reprodujeron en ese habitat (Meserve et al. 1999). Aún durante sequías prolongadas, ellos parecían mantener poblaciones viables ya sea a través de largos ciclos de vida y hábitos coloniales (e.g., *O. degus* puede no tener reproducción en años secos) o a través de adaptaciones específicas para la sobrevivencia en situaciones xéricas (e.g., *P. darwini* y *T. elegans*). Una cuarta especie, *A. olivaceus*, fue capaz de persistir en niveles muy bajos en el arbustal espinoso en años secos y exhibió aumentos explosivos en años ENOS; por lo tanto, fue denominada una especie “casi central”. Otras especies desaparecieron del arbustal espinoso por variados períodos de tiempo, particularmente en años secos. Censos en años secos y lluviosos revelaron su persistencia y apareamiento en parcelas adicionales en habitats periféricos. Estas especies incluyeron *A. longipilis* en el bosque de neblina y *O. longicaudatus* en las aguadas. Ninguna de estas especies fue permanentemente residente en el arbustal espinoso y poblaciones nuevas se establecieron allí por inmigración durante los años lluviosos; por lo tanto, las denominamos especies “oportunistas” (Meserve et al. 1999). Otras especies raras como *A. bennetti* y *Octodon lunatus* (un roedor octodóntido grande similar a *O. degus*) también ocurría y se apareaba en las aguadas; ambas especies estuvieron intermitentemente en el arbustal espinoso y fueron presas

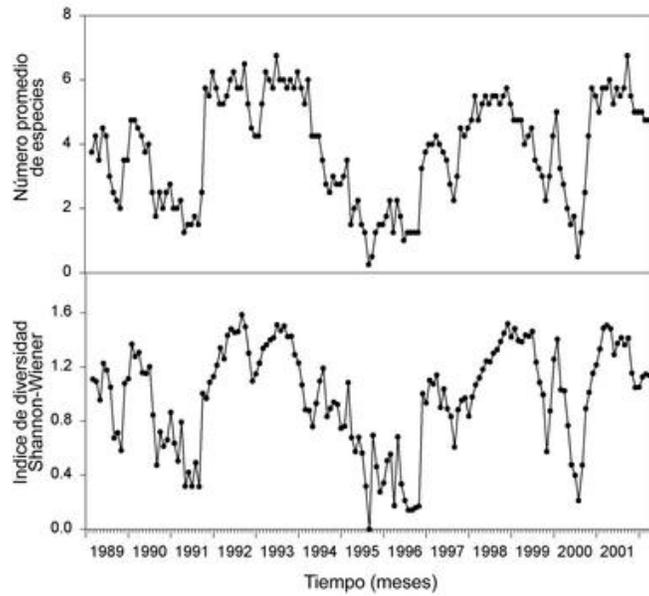


Fig. 8. El número promedio de especies y el índice de diversidad de Shannon-Wiener en las parcelas control (0,56 ha) en 13 años de monitoreo.

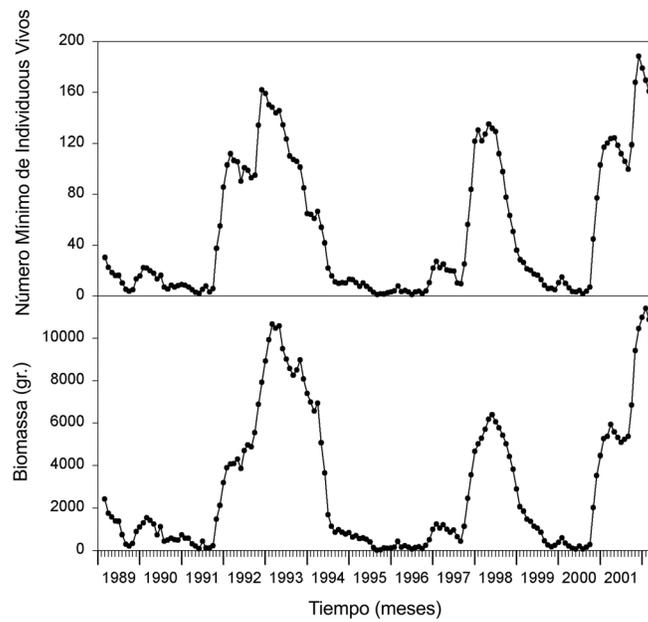


Fig. 9. El número mínimo promedio conocido vivo y biomasa promedio en las parcelas control (0,56 ha) en 13 años de monitoreo.

importantes para los depredadores (Jaksic et al. 1997). Por lo tanto, el ensamble del arbustal espinoso de Fray Jorge combina elementos de especies residentes (“centrales” y “casi centrales”) y especies inmigrantes (“oportunistas”), que explican gran parte de la variabilidad en la membrecía del ensamble de micromamíferos entre años secos y años lluviosos.

El aumento de las poblaciones de micromamíferos durante y después de los eventos ENOS puede reflejar mayor disponibilidad de alimento. Una explicación alternativa, sin embargo, es que el aumento de la precipitación conduce a un estrés hídrico más bajo en ambientes relativamente xéricos. De acuerdo a esta hipótesis, las especies que tienen independencia limitada del agua, como *O. longicaudatus* y *A. longipilis*, pueden expandirse desde las aguadas y el bosque de neblina, respectivamente, durante los años lluviosos debido a que el habitat del arbustal espinoso es menos estresante. Obviamente, es también probable que la disponibilidad de alimento y estrés hídrico interactúen. Para evaluar la primera hipótesis, usamos los resultados de la adición de alimento de las parcelas ubicadas en el arbustal espinoso pero periféricas al complejo de parcelas centrales (ver Fig. 5; Meserve et al. 2001). Las tendencias desde 1997 hasta 2001 fueron claras. Las especies “centrales” y “casi centrales” y de hábitos herbívoros y omnívoros como *O. degus*, *P. darwini* y *A. olivaceus* respondieron fuertemente a la adición de pellet de conejo, particularmente en años no-ENOS (Fig. 10). En 1997 y comienzos de 1998 (después de ENOS 1997) no hubo respuestas significativas de estas tres especies a las adiciones de pellet, pero empezando la primavera de 1998 (Septiembre-Noviembre) observamos aumentos numéricos consistentes de estas especies sobre los niveles observados en las parcelas sin adición de pellet (control). Al comparar la cantidad de energía consumida en las parcelas con adición de alimento y la cantidad representada por los aumentos en biomasa de las especies respondiendo positivamente, determinamos que la inmigración fue un factor importante en estos grandes aumentos. Los individuos de las tres especies fueron significativamente más pesados en las parcelas con adición de alimento, y hubo un aumento en la reproducción de *O. degus*. Interesantemente, la adición de alimento no impidió la eventual disminución de estas especies en 1999, sugiriendo el rol de procesos espaciales a gran escala en la mantención de estas poblaciones. Los números crecieron en 2000 hasta que los efectos de las fuertes lluvias comenzaron a influenciar los niveles de alimento natural (plantas) más tarde ese año (Fig. 10). Como se esperaba, las especies insectívoras y granívoras (*A. longipilis* y *O. longicaudatus*) no respondieron a las adiciones de pellet; estas especies son también oportunistas. Por otro lado, *T. elegans* tuvo números significativamente más bajos en las parcelas con adición de alimento en la mayor parte del tiempo, sugiriendo interferencia activa de los taxa que respondieron positivamente a la adición de alimento (Fig. 10).

PATRONES Y CONTRASTES

Los resultados de nuestro sitio muestran un cuadro diferente de la dinámica comunitaria comparado con otros estudios experimentales de largo plazo en sistemas áridos y semiáridos. Nos centraremos particularmente en comparaciones con los resultados de J.H. Brown y sus colegas en el Desierto de Chihuahua en Portal, Arizona, USA, donde los datos se han colectado por más de 22 años, usando un diseño experimental similar al nuestro (e.g., Valone & Brown 1996, Brown 1998,

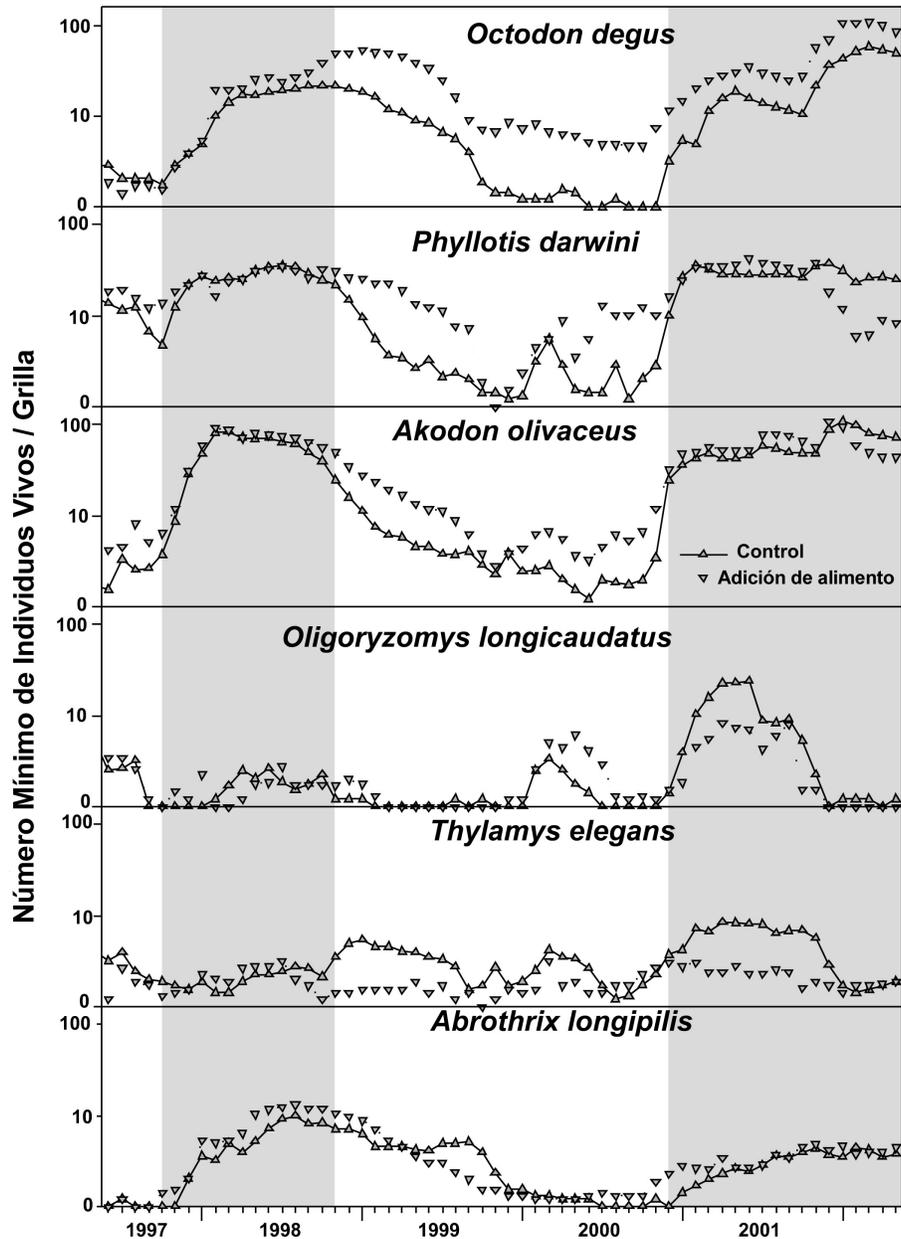


Fig. 10. Las respuestas numéricas de seis especies de micromamíferos a las adiciones de alimento (1997-2002). Las áreas sombreadas denotan El Niño – Oscilación del Sur y años lluviosos.

Brown & Ernest 2002). Mientras las interacciones bióticas entre micromamíferos en Portal parecen ser dominantes y de largo plazo, aquéllas de Fray Jorge parecen ser transitorias e importantes sólo para algunas especies. Por ejemplo, la competencia interespecífica es claramente importante, persistente y de largo plazo en roedores heterómidos y sigmodontinos granívoros de Portal (Munger & Brown 1981, Valone & Brown 1996). En contraste, en Fray Jorge la competencia interespecífica, al menos por recursos alimenticios, tiene escasa importancia para los roedores sigmodontinos

herbívoros y omnívoros. Las exclusiones experimentales del herbívoro micromamífero de gran tamaño (*O. degus*) resultó en respuestas débiles de la mayoría de las especies restantes. Es usual que la estructura trófica de micromamíferos en Fray Jorge y sitios mediterráneos de Chile central tengan típicamente sólo un miembro de cada gremio dietario; el segundo miembro de cada gremio es usualmente escaso o sólo esporádicamente común, excepto en años de alta abundancia de recursos (e.g., *O. longicaudatus* durante e inmediatamente después de eventos ENOS). Quizás significativamente, la distribución de tamaños en el banco de semillas en Fray Jorge indicó una predominancia de semillas pequeñas (< 1 mg) mientras que en Portal había un abanico más grande de semillas grandes y pequeñas (Brown et al. 1986, Gutiérrez & Meserve 2003). Aunque las semillas fueron tomadas en forma oportunista por la mayoría de las especies en experimentos de forrajeo (Yunger et al. 2002, Kelt et al. en prensa), la presencia de sólo un granívoro especializado (*O. longicaudatus*) y su dinámica poblacional característicamente esporádica (ver Fig. 7) sugiere que es incapaz de explotar exitosa y consistentemente el espectro de tamaños de semillas aquí.

Interesantemente, los casos de competencia interespecífica fuerte documentados a la fecha con la manipulación experimental en Fray Jorge fueron entre pares de especies que no son tróficamente similares, implicando así competencia por interferencia directa (e.g., *O. degus* con *A. olivaceus* (Meserve et al. 1996, Milstead 2000), *O. degus* y otras especies con *T. elegans* (Meserve et al. 2001) y *O. degus* con *O. longicaudatus*). Dada la fuerte preferencia de la mayoría de las especies por habitats de cobertura alta, un recurso limitante lógico podrían ser las madrigueras o sitios para anidar bajo los arbustos. Esto podría argumentar ya sea por un rol indirecto más grande de la depredación o por refugios térmicos en el sistema (Meserve 1981b, Glanz & Meserve 1982, Lagos et al. 1995b).

La influencia de la depredación sobre la conducta de micromamíferos parecen igualmente evidentes en sitios áridos o semiáridos de Norte América y Sudamérica (e.g., Kotler 1984, Brown 1989, Lagos et al. 1995a). Sin embargo, no es claro si la depredación limita directamente el número de micromamíferos en Portal. En Fray Jorge, la depredación tiene efectos fuertes en el número y conducta de algunas especies de micromamíferos, pero estos efectos no son persistentes o constantes en el tiempo. Más bien, los efectos de la depredación parecen variar año a año y depende de la abundancia de los depredadores, los cuales exhiben respuestas retardadas a la abundancia de presas durante y después de los eventos ENOS (Jaksic et al. 1997, Meserve et al. 1996, 1999). Muchas especies de micromamíferos en Fray Jorge no son afectadas por las exclusiones de depredadores y están ausente o poco representadas en la dieta de los depredadores (Jaksic et al. 1997). Así, la depredación es una interacción biótica fluctuante en Fray Jorge, con efectos fuertes sólo en algunos miembros del ensamble y sólo a veces.

Quizás la diferencia más sorprendente entre Fray Jorge y Portal es la evidencia de efectos fuertes de herbivoría y granivoría en la vegetación de Portal. En este último sitio, la exclusión de micromamíferos granívoros, como la rata kanguro y la laucha de bolsillo, resultaron en cambios dramáticos de la vegetación, particularmente en los componentes herbáceos, en tan poco como 9 años (Brown et al. 1986, Brown & Heske 1990). En periodos más largos, aumentó la cobertura de gramíneas y fueron evidentes los parches de vegetación más grandes y contiguos (Curtin et al. 2000). Estos cambios fueron precedidos por aumentos en las densidades de semillas en tan poco como 1 año después de la exclusión de los granívoros (Brown et al. 1986). Este

resultado contrasta con los efectos débilmente negativos o incluso positivos de la herbivoría por degus en la comunidad de plantas efímeras de Fray Jorge. Aunque se podría esperar que la granivoría tuviera fuertes efectos en las plantas, particularmente sobre especies de anuales, debido a que ellos consumen propágulos, la ausencia de efectos negativos fuertes de roedores herbívoros grandes sobre recursos vegetales en Fray Jorge sugiere que las plantas fueron limitadas más fuertemente por factores abióticos, incluyendo precipitación y nutrientes.

Grandes cambios han ocurrido en el número y variedad de micromamíferos en Portal en relativamente largos períodos de tiempo, especialmente de los roedores heterómidos. Ha habido cambios climáticos importantes en el suroeste de los Estados Unidos en los 23 años pasados, principalmente como resultado de un aumento en la precipitación promedio anual y eventos más frecuentes de ENOS atenuados (Valone & Brown 1996). Estos cambios han tenido importantes consecuencias para la composición y cobertura de plantas en Portal, reflejado principalmente en el aumento de la densidad de arbustos leñosos (Curtin et al. 2000). Al mismo tiempo, la estructura de los ensamblajes de micromamíferos en Portal han cambiado gradualmente. Las especies que fueron alguna vez comunes han ahora desaparecido (e.g., *Dipodomys spectabilis*), mientras otros, previamente ausentes, son ahora capturados al menos ocasionalmente (e.g., *Sigmodon hispidus*; Brown & Heske 1990, Valone & Brown 1996). Una especie heterómida; *Chaetodipus baileyi*, invadió este sistema después de cerca de 20 años, con implicaciones profundas para su flujo de energía y dinámica comunitaria (Ernest & Brown 2001a). Aunque muchas respuestas de micromamíferos a eventos medioambientales en más de 20 años fue positiva, indicando un rol importante de la precipitación ahí y en otros lugares del suroeste (Ernest et al. 2000), la magnitud de estos aumentos fue relativamente pequeña y hubo retardos conspicuos en la repuesta de algunas especies (Brown & Zeng 1989). Sólo la respuesta de algunas especies a eventos ENOS fueron de más de 1 orden de magnitud y en la mayoría de ellos estuvieron involucrados roedores sigmodontinos (Brown & Heske 1990, Valone & Brown 1996). Como resultado de estas respuestas heterogéneas, las correlaciones entre la abundancia total de roedores y precipitación fueron relativamente débiles (los coeficientes de correlación fueron entre 0,3 a menos de 0,1; Brown & Ernest 2002). Finalmente, la comunidad de roedores mantuvo relativamente estable los niveles de riqueza de especies, abundancia total, biomasa y uso de energía en Portal (Ernest & Brown 2001b).

En marcado contraste, la composición del ensamblaje de micromamíferos de Fray Jorge ha permanecido estable por más de 30 años. Sólo la presencia o ausencia de especies oportunistas ha variado entre años. Por otro lado, las fluctuaciones demográficas y de biomasa abarcaron 2 a 3 órdenes de magnitud dentro de un corto tiempo después de cada evento ENOS (Figs. 8 y 9). Hubo lapsos de 2 a 5 meses entre las lluvias predominantemente de invierno (Mayo a Octubre) y los aumentos de los micromamíferos (Fig. 7). Las correlaciones entre precipitación anual y abundancia promedio de micromamíferos para las parcelas control en el período entero en Fray Jorge fueron mucho más altas; entre 0,54 y 0,87, dependiendo si se usó la abundancia promedio desde Mayo a Abril o desde Noviembre a Octubre. Así, a diferencia de Portal, Fray Jorge muestra una fuerte relación entre precipitación y aumentos de micromamíferos.

Finalmente, resultados muy diferentes se obtuvieron en Portal con experimentos de adición de alimento (Brown & Munger 1985). Las adiciones de semillas tuvieron efectos menores a los proporcionales en la abundancia de roedores granívoros en el

Desierto de Chihuahua. En parcelas que permitían el acceso a todos los micromamíferos, los aumentos poblacionales fueron principalmente de la rata kanguro (*D. spectabilis*) y las densidades totales de granívoros fueron similares aún después de 5 años (Brown & Munger 1985). Los aumentos energéticos de biomasa en respuesta a la adición de semillas se estimó que era sólo un 3% de lo esperado por el aumento de la energía disponible metabolizable para los consumidores potenciales (Brown et al. 1986). En contraste, en Fray Jorge encontramos respuestas más fuertes – principalmente de las especies centrales – a la adiciones de pellet, particularmente en 1998-1999, un período muy seco que siguió al ENOS de 1997. Se estimó que los aumentos eran del 168% del esperado por el aumento de la energía disponible ese año (Meserve et al. 2001).

Un factor que debe ser tomado en cuenta es que mientras las zonas áridas y semiáridas de Norte América tienen un gremio de micromamíferos granívoros altamente especializado (i.e, los heterómidos) y una diversidad más alta de micromamíferos, con otras especies originándose en áreas contiguas más húmedas, el ensamble de micromamíferos de las zonas semiáridas de Chile carece de granívoros autóctonos. En cambio, el ensamble consiste de especies divergentes con amplios rangos de distribución geográfica en Chile y que han sido capaces de tolerar las condiciones xéricas en Fray Jorge. El ensamble de micromamíferos en Fray Jorge está compuesto de uno a dos miembros de cada gremio trófico (granívoro, herbívoro, insectívoro y omnívoro) los cuáles son bastante generalizados en sus adaptaciones a ambientes áridos y semiáridos. La importancia de los diferentes habitats en el paisaje de Fray Jorge parece ser central para la persistencia regional de algunos miembros faunísticos que tienen poca habilidad para sobrevivir sequías prolongadas en la comunidad arbustiva espinosa dominante.

Además, los roedores heterómidos norteamericanos poseen numerosas adaptaciones fisiológicas y conductuales para sobrevivir en ambientes xéricos que son térmicamente estresantes. En contraste, los roedores chilenos tienen relativamente pocas adaptaciones para ambientes con poco agua. Las restricciones termoregulatorias juegan también un rol importante en el uso del microhabitat, ya que los degus son estenotérmicos y evitan la actividad en áreas con insolación y temperaturas ambientales altas (Lagos et al. 1995b). Estos factores pueden también influenciar la selección de dietas del degu (Torres-Contreras & Bozinovic 1997). Otros roedores como *P. darwini* pueden ser similarmente afectados (Bozinovic & Simonetti 1992). Por lo tanto, la fauna micromamífera de Fray Jorge consiste de un ensamble relativamente generalizado de especies que son capaces de tolerar condiciones xéricas a través de una variedad de medios conductuales más bien que a través de adaptaciones morfológicas y fisiológicas. Los orígenes biogeográficos de estos micromamíferos están en ambientes más templados de sur y centro de Chile que en el desierto hiperárido de Atacama en el norte.

Aunque se ha enfatizado la ausencia conspicua de granívoros especializados en la zona árida de Sudamérica, especialmente de micromamíferos (Mares & Rosenzweig 1978) y hormigas (Medel & Vásquez 1994, Vásquez et al. 1995), hay un banco grande de semillas en el norte-centro de Chile y en el Desierto del Monte en Argentina (Marone et al. 2000, Gutiérrez & Meserve 2003). Recientemente verificamos que había granivoría considerable por aves en Fray Jorge, particularmente en los meses de invierno, cuando las especies migratorias del sur de Chile y de la puna y prepuna andina residen en el parque. Además, los micromamíferos fueron importantes consumidores de semillas cuando fueron

abundantes (Kelt et al. en prensa). Esto sugiere que a pesar de la ausencia de roedores granívoros especializados, aún puede haber consumo considerable de semillas en este sistema y debería ser considerado en estudios de dinámica comunitaria.

Estos estudios de largo plazo sugieren que la importancia de los factores abióticos (lluvias, nutrientes) y de los procesos bióticos (competencia interespecífica, depredación y herbivoría) juegan un rol muy diferente en los sitios áridos y semiáridos de Sudamérica relativo a aquéllos de Norte América. La menor importancia de las interacciones bióticas en Fray Jorge sugiere un rol mayor de los factores abióticos, principalmente gatillados por los eventos ENOS. Mientras estos eventos han tenido algunos efectos en los ensambles de micromamíferos de Norte América como los de Portal, los cambios han sido relativamente lentos y de largo plazo ahí, en contraste a la rápida respuesta de corto plazo (1 a 2 años) en Fray Jorge. Esto sugiere que los niveles de recursos pueden fluctuar más en las zonas áridas de Sudamérica, produciendo pronunciadas fluctuaciones de las poblaciones de plantas y micromamíferos. Morton et al. (1994) postularon que la ausencia de granívoros en Australia fue parcialmente una consecuencia de la precipitación anual impredecible y de la concomitante carencia de un banco de semillas confiable. Kelt et al. (1996) encontraron que las precipitaciones totales y coeficientes de variación fueron bastante similares para los desiertos de Norte América y Australia; sin embargo, ellos fueron muy diferentes para los desiertos sudamericanos, los cuales generalmente tienen precipitaciones más bajas y coeficientes de variación más altos. Si suponemos que los roedores granívoros deberían tener los efectos mayores sobre semillas grandes, como lo encontrado por Brown et al. (1986); la ausencia de semillas grandes en el banco de semillas y la ocurrencia esporádica de micromamíferos granívoros especializados en Fray Jorge sugiere que es improbable que estos roedores ejerzan un efecto fuerte en la comunidad vegetal. Conjuntamente con los efectos débilmente negativos o incluso positivos de los degus sobre la comunidad vegetal en Fray Jorge, sugiere que los roedores grandes tienen efectos reductores leves en la vegetación de este sistema. Así, aunque las adiciones de alimentos pueden inducir efectos fuertes en algunos elementos del ensamble de micromamíferos, ellos no impiden disminuciones eventuales que resultan de procesos espaciales a gran escala. Otras especies de micromamíferos son insectívoros o granívoros; estas especies no son afectadas por el aumento de alimento proveído como pellet.

Se encontró regulación poblacional denso-dependiente en *P. darwini* en un sitio mediterráneo semiárido (Aucó, Reserva Nacional Las Chinchillas) ubicado alrededor de 100 km al sureste de Fray Jorge (e.g., Lima et al. 1999). Aunque esos procesos pueden ser importantes para explicar la dinámica de algunas especies en el ensamble de micromamíferos de Fray Jorge, ellos ocurren en un contexto de niveles fluctuantes de recursos los que a su vez son gatillados por eventos denso-independientes (i.e., lluvias). Así, la lluvia parece establecer el nivel de recursos y en ese contexto la dinámica de algunas especies, como *P. darwini*, pueden también ser afectados por factores denso-dependientes. Debería notarse, sin embargo, que la regulación denso-dependiente no altera muchos rasgos básicos de la demografía de micromamíferos en Fray Jorge, es decir, la fecha de los aumentos durante y después de los eventos ENOS y las invasiones de algunas especies al arbustal espinoso durante años lluviosos.

UN PARADIGMA DE CONTROL CAMBIANTE

Anteriormente, hicimos notar las visiones contrastantes del control “descendente” versus el control “ascendente” en comunidades ecológicas. Sugerimos que en el sistema de Fray Jorge, el control puede cambiar rápidamente entre estos dos estados como resultado de eventos extrínsecos (Fig. 11). En los años mayoritariamente secos (no-ENOS), las condiciones de recursos limitados conducen a un fuerte control “ascendente” debido a la reducida productividad vegetal y quizás reducida producción de semillas e insectos. Durante los años lluviosos, hay un rol más importante de las interacciones bióticas. Como resultado de estas interacciones, los consumidores afectan más sus recursos y un control “descendente” prevalece. En este sentido los eventos ENOS “reinician el reloj” e impiden así que los factores abióticos o bióticos ejerzan un control continuo.

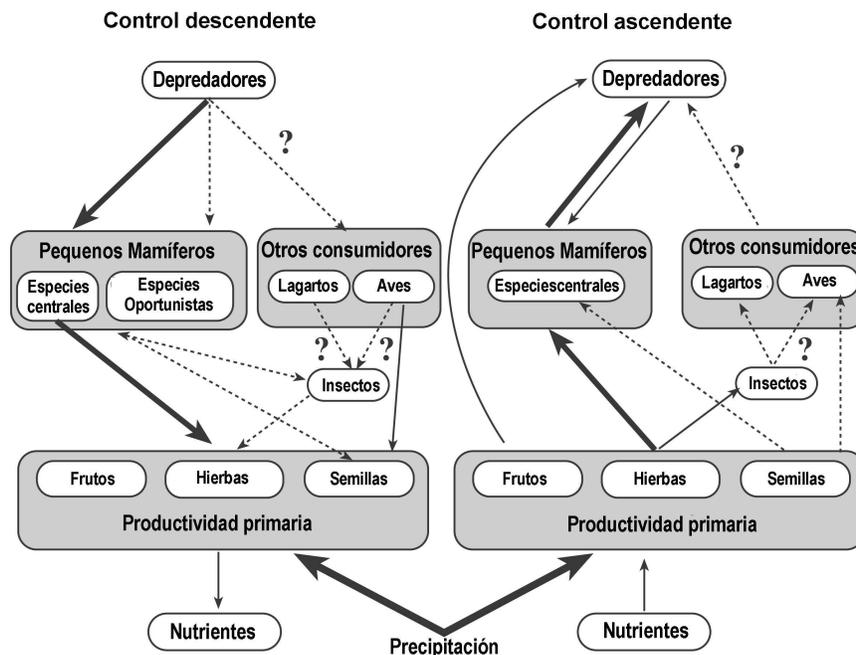


Fig. 11. Una representación esquemática del control cambiante “descendente” versus “ascendente” en la comunidad de Fray Jorge. Las líneas segmentadas indican relaciones posibles; aquéllas con signos de interrogación son objetivos para estudios futuros.

Sin embargo, advertimos que esta visión no es enteramente satisfactoria. Por ejemplo: ¿Por qué los depredadores ejercen efectos fuertes inmediatamente antes de los eventos ENOS y al comienzo de los años ENOS? ¿Por qué los micromamíferos no ejercen efectos más fuertes sobre la comunidad vegetal? ¿Qué limita los números de algunas especies de micromamíferos no afectadas por nuestras exclusiones de depredadores? Estas y otras preguntas sugieren que otros consumidores de la comunidad además de los micromamíferos y depredadores vertebrados superiores necesitan atención; hemos identificado a las aves, lagartijas e insectos como potenciales candidatos. Las aves son consumidoras importantes de semillas (y quizás insectos) y pueden tener un impacto más grande en la comunidad vegetal que los mamíferos. Un trabajo inicial con lagartijas sugiere que son consumidores

importantes de insectos; una especie grande el lagarto *Callopistes palluma* es un depredador importante de otras lagartijas (e.g., 4 especies de *Liolaemus*) y de roedores pequeños como *A. olivaceus* (Minn 2002). Finalmente, los insectos son recursos potencialmente importantes para aves insectívoras y mamíferos, y son consumidores de plantas. Ahora estamos dirigiendo nuestros esfuerzos a comprender las dinámicas de aves, lagartijas e insectos en el contexto de cambios a gran escala en la comunidad entre años ENOS y no-ENOS y entre la comunidad focal y fuentes potenciales de hábitats periféricos.

Queremos enfatizar que los estudios de largo plazo, con manipulaciones experimentales a gran escala espacial, han sido esenciales para llegar a este estado en nuestra comprensión del sistema de Fray Jorge. Sin estos estudios, habría sido difícil o imposible separar el rol de los factores bióticos y abióticos, particularmente en sistemas en los cuales los eventos ambientales periódicos como ENOS tienen consecuencias dramáticas para la demografía y persistencia de elementos faunísticos y florísticos. Censos realizados en puntos aislados en el tiempo y en el espacio no permiten la evaluación directa de la importancia relativa de los factores bióticos versus los factores abióticos, aún cuando estas fotos instantáneas pueden ser fuente de valiosas ideas (e.g., Fox 1995, Kelt et al. 1996). Estudios sin manipulaciones experimentales son inadecuados para identificar los roles específicos de las interacciones interespecíficas como depredación, competencia, herbivoría y granivoría. Además, nuestro trabajo ha identificado la importancia de los procesos a gran escala dentro del mosaico de hábitats que contribuyen a la dinámica local.

Nuestros resultados indican que no hay paradigmas dominantes de control exclusivo “descendente” o “ascendente”; así, ambos son probablemente importantes. Nos hemos quedado con una pregunta básica: ¿Hay reglas deterministas fundamentales que gobiernan la estructura y ensamble de las comunidades ecológicas?. De hecho, hay algunos patrones sólidos en la comunidad de Fray Jorge, aunque se necesitan más trabajo en componentes adicionales (e.g., aves, lagartijas e insectos) para evaluar sus roles: No obstante, los patrones observados en Fray Jorge son marcada e importantemente diferentes de aquellos encontrados en Arizona, USA, sugiriendo que las contingencias históricas y ecológicas pueden ser al menos tan importantes como las dinámicas contemporáneas para comprender los patrones globales en el rol de los factores bióticos versus los abióticos, o el control “ascendente” versus el “descendente” en ecosistemas áridos. Aunque se necesita más investigación antes de que podamos comprender las diferencias cruciales que caracterizan las regiones áridas y semiáridas a través del mundo, este es un tiempo excitante para involucrarse en estudios de ecología de comunidades.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a TM Beardsley, JH Brown, SKM Ernest y L Oksanen por sus valiosos comentarios a este trabajo. Andrea Previtali hizo muchas mejoras a la versión final del manuscrito. Agradecemos la participación de numerosas personas como para nombrarlas, que incluye técnicos actuales y pasados, colaboradores, investigadores, voluntarios y estudiantes. Sin su ayuda y contribución intelectual, este estudio no habría sido posible. Estamos también agradecidos por el apoyo financiero de la US Agency for International Development, de la US National Science Foundation (DEB98-73708, el más reciente) y del Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (FONDECYT 1030225, el más reciente). La escuela de graduados de la Northern Illinois University, Earthwatch y la University Research Expeditions de la University

of California, Davis han contribuido también significativamente al apoyo financiero de este trabajo. Finalmente, nuestros especiales agradecimientos al personal de la Universidad de La Serena y de la Corporación Nacional Forestal (CONAF-IV Región), quienes han cooperado con la instalación y mantención de este experimento ecológico de gran magnitud. Esta es una contribución del Centro de Estudios Avanzados en Zonas Aridas (CEAZA).

LITERATURA CITADA

- BAHRE CJ (1979) Destruction of the natural vegetation of north-central Chile. University of California Publications in Geography 23: 1-118.
- BOZINOVIC F & JA SIMONETTI (1992) Thermoregulatory constraints on the microhabitat use by cricetid rodents in central Chile. *Mammalia* 56: 363-369.
- BROWN JH (1998) The granivory experiments at Portal. En: WL Resetarits Jr. & J Bernardo (eds) *Experimental Ecology: Issues and Perspectives*: 71-95. Oxford University Press, Oxford, UK.
- BROWN JH & SKM ERNEST (2002) Rain and rodents: complex dynamics of desert consumers. *BioScience* 52: 979-987.
- BROWN JH & EJ HESKE (1990) Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science* 250: 1705-1707.
- BROWN JH & JC MUNGER (1985) Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. *Ecology* 66: 1545-1563.
- BROWN JH & Z ZENG (1989) Comparative population ecology of eleven species of rodents in the Chihuahuan Desert. *Ecology* 70: 1507-1525.
- BROWN JH, DW DAVIDSON, JC MUNGER & RS INOUE (1986) Experimental community ecology: the desert granivore system. En: J Diamond & TJ Case (eds) *Community Ecology*: 41-61. Harper and Row, New York.
- BROWN JS (1989) Desert rodent community structure: a test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs* 59: 1-20.
- CODY ML, ER FUENTES, W GLANZ, JH HUNT & AR MOLDENKE (1977) Convergent evolution in the consumer organisms of Mediterranean Chile and California. En: HA Mooney (ed) *Convergent Evolution in California and Chile*: 144-192. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, PA.
- CURTIN CG, DA KELT, TC FREY & JH BROWN (2000) On the role of small mammals in mediating biotic and abiotic interactions in structuring Southwestern communities and landscapes. *Ecology Letters* 3: 309-317.
- ERNEST SKM & JH BROWN (2001a) Delayed compensation for missing keystone species by colonization. *Science* 292: 101-104.
- ERNEST SKM & JH BROWN (2001b) Homeostasis and compensation: the role of species and resources in ecosystem stability. *Ecology* 82: 2118-2132.
- ERNEST SKM, JH BROWN & RR PARMENTER (2000) Rodents, plants, and precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos* 88: 470-482.
- FOX BJ (1995) Multivariate comparisons of small-mammal faunas in Australian, Californian, and Chilean shrublands. En: MTK Arroyo, PH Zedler & MD Fox (eds) *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California and Australia*: 363-382. Springer-Verlag, New York.
- FRANKLIN JF (1989) Importance and justification of long-term studies in ecology. En: Likens GE (ed) *Long-term Studies in Ecology*: 3-17. Springer-Verlag, NY.
- GLANZ WE & PL MESERVE (1982) An ecological comparison of small mammal communities in California and Chile. En: CE Conrad & WC Oechel (eds) *Proceedings of Symposium on Dynamics and Management of Mediterranean-*

- type Ecosystems, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, U.S. Forest Service, General Technical Report PSW 58: 220-226.
- GUTIÉRREZ JR & PL MESERVE (2000) Density and biomass responses of ephemeral plants to experimental exclusions of small mammals and their vertebrate predators in the Chilean semiarid zone. *Journal of Arid Environments* 45: 1-9.
- GUTIÉRREZ JR & PL MESERVE (2003) El Niño effects on the soil seed bank dynamics in north-central Chile. *Oecologia* 134: 511-517.
- GUTIÉRREZ JR, PL MESERVE, HERRERA S, CONTERAS LC, JAKSIC FM. 1997. Effects of small mammals and vertebrate predators on vegetation in the Chilean semiarid zone. *Oecologia* 109: 398-406.
- HAIRSTON NF, FE SMITH & LB SLOBODKIN (1960) Community structure, population control and competition. *American Naturalist* 94: 421-424.
- HOLMGREN M, M SCHEFFER, E EZCURRA, JR GUTIÉRREZ & GMJ MOHREN (2001) El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *TREE* 16: 89-94.
- HUNTER MD & PW PRICE PW (1992) Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73: 724-732.
- JAKSIC FM (2001) Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. *Ecography* 24: 241-250.
- JAKSIC FM, SI SILVA, PL MESERVE & JR GUTIÉRREZ (1997) A long-term study of vertebrate predator responses to an El Niño (ENSO) disturbance in western South America. *Oikos* 78: 341-354.
- KARR JR (1992) Bottom-up versus top-down regulation of vertebrate populations: lessons from birds and fish. En: MD Hunter, T Ohgushi & PW Price (eds) *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*: 244-286. Academic Press, San Diego.
- KELT DA, JH BROWN, EJ HESKE, PA MARQUET, SR MORTON, JR REID, KA ROGOVIN & G SHENBROT (1996) Community structure of desert small mammals: comparisons across four continents. *Ecology* 77: 746-761.
- KELT DA, PL MESERVE, LK NABORS, ML FORISTER & JR GUTIÉRREZ (en prensa) Foraging ecology of small mammals in semiarid Chile: the complex interplay of biotic and abiotic effects. *Ecology*
- KEMP PR (1989) Seed banks and vegetation processes in deserts. En: MA Leck, VT Parker & RL Simpson (eds) *Ecology of Soil Seed Banks*: San Diego: 257-282. Academic Press.
- KOTLER BP (1984) Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology* 65: 689-701.
- LAGOS VO, LC CONTRERAS, PL MESERVE, JR GUTIÉRREZ & FM JAKSIC (1995a) Effects of predation risk on space use by small mammals: a field experiment with a Neotropical rodent. *Oikos* 74: 259-264.
- LAGOS VO, F BOZINOVIC & LC CONTRERAS (1995b) Microhabitat use by a small diurnal rodent (*Octodon degus*) in a semiarid environment: thermoregulatory constraints or predation risk? *Journal of Mammalogy* 76: 900-905.
- LEVIN SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- LIMA M, JE KEYMER & FM JAKSIC (1999) El Niño-southern-oscillation-driven rainfall variability and delayed density dependence cause rodent outbreaks in western South America: linking demography and population dynamics. *American Naturalist* 153: 476-491.

- MARES MA (1980) Convergent evolution among desert rodents: a global perspective. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 16: 1-51.
- MARES MA & ML ROSENZWEIG (1978) Granivory in North and South American deserts: rodents, birds, and ants. *Ecology* 59: 235-241.
- MARONE L, J LOPEZ DE CASANAVE & VR CUETO (2000) Granivory in southern South American deserts: conceptual issues and current evidence. *BioScience* 50: 123-132.
- MEDEL RG & RA VÁSQUEZ (1994) Comparative analysis of harvester ant assemblages of Argentinian and Chilean arid zones. *Journal of Arid Environments* 26: 363-371.
- 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, JA YUNGER, JR GUTIÉRREZ, LC CONTRERAS, WB MILSTEAD, BK LANGE, KL CRAMER, S HERRERA, VO LAGOS, SI SILVA, EL TABILO, MA TORREALBA & FM JAKSIC (1995) Heterogeneous responses of small mammals to an El Niño Southern Oscillation event in northcentral semiarid Chile and the importance of ecological scale. *Journal of Mammalogy* 76: 580-595.
- MESERVE PL, JR GUTIÉRREZ, JA YUNGER, LC CONTRERAS & FM JAKSIC (1996) Role of biotic interactions in a small mammal assemblage in semiarid Chile. *Ecology* 77: 133-148.
- MESERVE PL, WB MILSTEAD, JR GUTIÉRREZ & FM JAKSIC (1999) The interplay of biotic and abiotic factors in a semiarid Chilean mammal assemblage: results of a long-term experiment. *Oikos* 85: 364-372.
- MESERVE PL, WB MILSTEAD & JR GUTIÉRREZ (2001) Results of a food addition experiment in a north-central Chile small mammal assemblage: evidence for the role of "bottom-up" factors. *Oikos* 94: 548-556.
- MILSTEAD WB (2000) The demographic and genetic structure of arid-land small mammal populations in north-central Chile: rainfall, refuges and ratadas. Ph. D. Thesis, Northern Illinois University, DeKalb, USA.
- MINN AH (2002) The ecology of a reptile assemblage in a semiarid community in north-central Chile. Master Thesis, Northern Illinois University, DeKalb, USA.
- MORTON SR, JH BROWN, DA KELT & JRW REID (1994) Comparisons of community structure among small mammals of North American and Australian deserts. *Australian Journal of Zoology* 42: 501-525.
- MUNGER JC & JH BROWN (1981) Competition in desert rodents: an experiment with semipermeable exclosures. *Science* 211: 510-512.
- OKSANEN L (1988) Ecosystem organization: mutualism and cybernetics of plain Darwinian struggle for existence. *American Naturalist* 131: 424-444.
- OKSANEN L & T OKSANEN (2000) The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *American Naturalist* 155: 703-723.
- OKSANEN L, SD FRETWELL, J ARRUDA & P NIEMELÄ (1981) Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist* 118: 240-261.
- ORIANI GH & OT SOLBRIG (1977) Convergent evolution in warm deserts. U.S./IBP Synthesis Series 3. Stroudsburg (PA): Dowden, Hutchinson and Ross.
- OSTFELD RS & F KEESING (2000) Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *TREE* 15: 232-237.
- POLIS GA (1999) Why are parts of the world green: multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* 86: 3-15.

- POLIS GA, RD HOLT, BA MENGE & KO WINEMILLER (1996) Time, space, and life history: influences on food webs. En: GA Polis & KO Winemiller (eds) *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*: 435-460. Chapman and Hall, New York.
- POLIS GA, WG ANDERSON, RD HOLT, A ABELSON & M DENNY (1997) Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 289-316.
- POWER ME (1992) Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* 73: 733-746.
- SIH A, P CROWLEY, M MCPEEK, J PETRANKA & J STROHMEIER (1985) Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 269-311.
- SLOBODKIN LB, FE SMITH & NG HAIRSTON (1967) Regulation in terrestrial ecosystems and the implied balance of nature. *American Naturalist* 101: 109-123.
- SOLBRIG OT (1976) The origin and floristic affinities of the South American temperate desert and semidesert regions. En: DW Goodall (ed) *Evolution of Desert Biota*: 7-49. University of Texas Press, Austin.
- TORRES-CONTRERAS H & F BOZINOVIC (1997) Food selection in an herbivorous rodent: balancing nutrition and thermoregulation. *Ecology* 78: 2230-2237.
- VALONE TJ & JH BROWN (1996) Desert rodents: long-term responses to natural changes and experimental manipulations. En: ML Cody & JA Smallwood (eds) *Long-term Studies of Vertebrate Communities*: 555-583. Academic Press, San Diego.
- VÁSQUEZ RA, RO BUSTAMENTE & JA SIMONETTI (1995) Granivory in the Chilean matorral: extending the information on arid zones of South America. *Ecography* 18: 403-409.
- YUNGER JA, PL MESERVE & JR GUTIÉRREZ (2002) Small mammal foraging: mechanisms for coexistence and implication for population dynamics. *Ecological Monographs* 72: 561-577.