

Capítulo 16

Importancia de los Arbustos Leñosos en los Ecosistemas de la IV Región

JULIO R. GUTIÉRREZ

RESUMEN

Los arbustos junto a las cactáceas representan formas de vidas características de las zonas áridas y semiáridas de Chile. Contribuyen significativamente a mantener la integridad física de los ecosistemas a través de evitar o aminorar la erosión de los suelos. Hacen contribuciones importantes a la constitución orgánica de los suelos y bajo sus copas existen condiciones más favorables para el reclutamiento de plántulas de arbustos y de plantas herbáceas. Se entrega información acerca de la contribución de los arbustos a la mantención de la biodiversidad en los ecosistemas de la IV Región.

Palabras clave: arbustos, zonas áridas, interacción, facilitación, pastoreo.

INTRODUCCIÓN

Los arbusto leñosos junto a las cactáceas representan formas de vida peculiares de los ambientes áridos y semiáridos de Chile (Armesto et al. 1993, CONAF & CONAMA 1999). En la IV Región la vegetación espontánea tiende a ser de arbustos deciduos de verano (Fuentes 1988). Es decir, arbustos que en el verano (asociado a la ausencia de lluvias) bota parcial o completamente su follaje (Olivares & Squeo 1999, Squeo et al. 1999).

La vegetación arbustiva contribuye a frenar el desgaste del relieve en estos ambientes. Por un lado el follaje y la hojarasca de los arbustos reducen la velocidad, y por consiguiente, la energía de las gotas que impactan el suelo. Por otro lado, el tronco y las raíces disminuye la capacidad de los distintos agentes climáticos para transportar materiales (Espinoza et al. 1988). Es decir, las gotas que precipitan lo hacen con menos violencia y capacidad de remoción del suelo y el agua que escurre lo hace a menor velocidad y así arrastra una menor cantidad de material particulado. Además la vegetación también reduce el potencial erosivo del viento.

La interacción entre el régimen de precipitaciones y temperaturas, la inclinación de las laderas y la vegetación que sobre ella se establece, alcanzan un equilibrio en que la tasa de formación de suelos es similar a la tasa de pérdidas de suelo producida en el proceso de erosión natural (Espinoza et al.

1988). Por lo tanto la remoción de la vegetación arbustiva por el hombre (para leña o para alimentar ganado) puede acelerar dramáticamente los procesos erosivos. Shachak et al. (1998) han demostrado que una reducción en la cobertura arbustiva aumenta el lavado de nutrientes y la desertificación en zonas áridas. Por ejemplo, la destrucción del matorral siempreverde en Chile central (Fuentes 1994) ha conducido a un dramático empobrecimiento del suelo y dejado el paisaje dominado por suelo y una flora anual, con parches de arbustos dispersos. Los arbustos invasores en matorrales degradados pertenecen usualmente a un conjunto diferente de especies en relación a las especies leñosas más grandes que dominaban el paisaje original (Bisigato & Bertiller 1997).

En el presente Capítulo se analiza el papel de los arbustos en los ecosistemas de la región de Coquimbo.

Paisajes en las zonas áridas y semiáridas de Chile

La importancia de los arbustos no es sólo por su capacidad en mantener la estructura física de los paisajes, sino que además por su contribución en el funcionamiento de los ecosistemas. Los ecosistemas áridos y semiáridos muestran usualmente un patrón en mosaico, con parches que tienen una biomasa relativamente alta dispersos en una matriz de suelo pobre en vegetación (Aguiar & Sala 1999). Este patrón en mosaico puede ocurrir aún en paisajes relativamente homogéneos y permanecer relativamente constantes en el tiempo, lo que sugiere que los diferentes tipos de parches representan estados alternativos estables (Holmgren & Scheffer 2001). Por ejemplo, en un estudio sobre la extensión de parches leñosos en una matriz herbácea en Chile central (semiárido) reveló que virtualmente no había cambios sobre un período de 30 años (Fuentes et al. 1984). Gutiérrez et al. (1993a) documentaron que en el Parque Nacional Bosque de Fray Jorge (IV Región) la cobertura de la vegetación arbustiva no ha cambiado en los últimos 50 años, a pesar de la considerable variación y disminución que han experimentado las precipitaciones en este periodo. Lo que indica que estos parches leñosos son altamente estables (resilientes).

Las interacciones suelo-planta pueden jugar un rol principal en determinar la estabilidad de la cobertura de arbustos leñosos (Shachak et al. 1998). Los arbustos y la hojarasca depositada bajo ellos permiten que la precipitación sea absorbida por las capas superiores del suelo y quede disponible para la absorción por las plantas. Cuando se pierde la cobertura arbustiva (e.g., por tala, quema, pastoreo) disminuye la infiltración de agua y aumenta la escorrentía. Esto gatilla retroalimentaciones positivas (Graetz 1991). El suelo desnudo promueve la formación de una costra en el suelo debido al impacto directo de las gotas de lluvia y esta costra física reduce aún más la infiltración de agua (Shachak et al. 1998). Esta reducción en la disponibilidad de agua disminuye las posibilidades de establecimiento y crecimiento de plántulas (reclutamiento de nuevas plantas) y por lo tanto la cobertura vegetal. Los suelos desnudos son además muy susceptibles a la erosión por agua y viento, causando una remoción neta de nutrientes de los parches degradados. Debido a que la respuesta de la erosión a la cobertura de plantas no es lineal, cambios muy pequeños en la cobertura de plantas cercanos a un umbral crítico pueden

causar cambios muy grandes en erosión (Holmgren & Scheffer 2001).

Facilitación entre plantas

Las interacciones de facilitación entre plantas tiene también un rol importante en ecosistemas áridos y semiáridos. En ecosistemas áridos el reclutamiento de plantas no ocurre en los espacios abiertos, sino que bajo la sombra de árboles o arbustos nodriza (Del Pozo et al. 1989). Una planta que provee de protección a sus plántulas o a las de otras especies en un ambiente hostil, mientras ellas crecen lo suficiente para enfrentar los embates del medio por si mismas, se denomina una planta nodriza (Muller 1953, Niering et al. 1963, Steenbergh & Lowe 1969). Una de las razones principales detrás de este efecto nodriza es un mejoramiento en las relaciones hídricas de las plántulas (Holmgren et al. 1997). En la sombra de una planta nodriza, las temperaturas del aire y del suelo son más bajas, y el contenido del agua de las capas superficiales del suelo tienden a permanecer más altas (Joffre & Rambal 1988, Del Pozo et al. 1989). Por lo tanto, las plántulas experimentan menos estrés hídrico y térmico (Valiente-Banuet & Escurra 1991, Aguiar & Sala 1994, 1999). El efecto nodriza, junto con el hecho que los arbustos adultos son relativamente menos sensitivos a la sequía e herbivoría explica por qué la vegetación leñosa madura puede persistir y rejuvenecer en regiones climáticas donde el establecimiento de plántulas en la ausencia de sombra de vegetación leñosa nodriza es imposible.

Los efectos de plantas nodrizas también se extiende a plantas anuales de ecosistemas de desierto. Aparentemente la razón para esta asociación es que la forma de crecimiento de los arbustos actúa como una trampa colectora de restos orgánicos transportados por el viento. Estos restos orgánicos se acumulan bajo la copa de los arbustos proveyendo de un mejor sustrato a las anuales que el suelo abierto. Estudios realizados en ecosistemas áridos muestran que los nutrientes del suelo pueden limitar la producción biológica en épocas cuando la humedad del suelo no es limitante para el crecimiento de las plantas (West & Skujins 1978). La distribución vertical y horizontal de nutrientes del suelo está estrechamente relacionada con la distribución de la vegetación, composición y biomasa (West & Klemmenson 1978). En asociación directa con la presencia de árboles y arbustos en los desiertos, los nutrientes están concentrados en parches o "islas de fertilidad" (García-Moya & McKell 1970), denominados también mosaicos de acumulación de nitrógeno (Nishita & Haug 1973, Charley & West 1975) o de disponibilidad de nitrógeno (Tiedemann & Klemmenson 1973). Este patrón espacial resulta de los árboles o arbustos que absorben nitrógeno a través de sus sistemas radiculares y que son retornados al suelo cuando botan sus hojas. Gutiérrez et al. (1993b) mostraron que bajo la copa de *Porlieria chilensis*, creciendo en el Parque Nacional Bosque de Fray Jorge (IV Región), había seis veces más nitrógeno, tres veces más materia orgánica y dos veces más fósforo bajo los arbustos comparado a los espacios abiertos. En el mismo sitio Aguilera et al. (1999) mostraron que los niveles de nitrógeno bajo la copa del arbusto *Adesmia bedwellii* fue el doble al encontrado en los espacios abiertos. Además, la actividad descomponedora se ve incrementada por la temperatura moderada, por el aumento de la infiltración y retención de la humedad del suelo que prevalece bajo la sombra de los arbustos del desierto (Aguilera et al. 1999). Estas islas pueden ser tan fértiles como áreas típicas de ecosistemas más húmedos (Romney et al. 1978).

Los microorganismos asociados con las islas de fertilidad son importantes para el crecimiento de las plantas, ya que favorecen la asimilación de nutrientes (Davison 1988), producen hormonas que promueven el crecimiento (Denarie et al. 1992), fijan nitrógeno (Farnsworth et al. 1978), suprimen patógenos (Shippers et al. 1987) y permite la disolución de minerales (Nakas & Klein 1980). En el Parque Nacional Bosque de Fray Jorge, Aguilera et al. (1999) encontraron que el número de bacterias y esporas de micorrizas vesículo-arbusculares fueron significativamente más altas bajo el dosel del arbusto *Adesmia bedwelli* que en los espacios entre arbustos. Ovalle et al. (1993) han encontrado que los niveles de nitrógeno del suelo se aumentan significativamente con la presencia de leguminosas arbustivas leñosas (e.g. *Acacia caven*) que tienen asociaciones con bacterias fijadoras de nitrógeno, mejorando considerablemente la productividad de la pradera.

En desiertos norteamericanos, el crecimiento de hierbas anuales de invierno parece ser tan dependiente de la disponibilidad de nutrientes que las islas de fertilidad bajo arbustos sostienen plantas mucho más grandes y con mas alta eficiencia de producción que los suelos pobres en nutrientes de las áreas abiertas (Halvorson & Patten 1975, Patten 1978). En el Parque Nacional Bosque de Fray Jorge hubo cuatro veces más especies de hierbas anuales fuera que bajo la copa de *Porlieria chilensis*, sin embargo no había diferencias en la biomasa sobre el suelo (Gutiérrez et al. 1993b). Es decir, había menos plantas pero más grandes bajo la copa de la *P. chilensis*. Ciertas especies de anuales estuvieron presentes sólo en las áreas bajo arbustos (e.g., *Moscharia pinnatifida*, *Schizanthus litoralis*) mientras que otras estuvieron presentes sólo en las áreas abiertas (e.g., *Plantago hispidula*). Las especies dominantes bajo arbustos en años lluviosos están prácticamente ausentes en años secos (Gutiérrez et al. 1993a) y están completamente ausentes en áreas sin arbustos leñosos (Gutiérrez 1992). Los datos de nutrientes bajo y fuera de la copa de la *P. chilensis* sugiere que las hierbas anuales que crecen relativamente cerca pueden estar expuestos a tasas significativamente diferentes de aportes de nutrientes. Cuando hay una gran heterogeneidad en la abundancia de recursos, las especies que son competidoras en ambientes más homogéneos pueden coexistir a través de una segregación espacial a pequeña escala (Tilman 1980, 1982). Por lo tanto, los arbustos leñosos a través de generar estos mosaicos de fertilidad están contribuyendo significativamente a la diversidad de plantas anuales en la zona árida de Chile. La tala de arbustos han probablemente aumentado la erosión y dispersión de nutrientes almacenados bajo arbustos, afectando la supervivencia de plantas nativas que están restringidas a estos micrositios ricos en nutrientes. La misma alteración, por otro lado, puede haber proveído de sitios favorables para la propagación de especies ahora abundantes en los espacios abiertos, principalmente exóticas. La reducción de la cobertura vegetal también reduce la capacidad del suelo para retener agua y aumenta la tasa de evaporación (Keeley & Johnson 1977) facilitando la invasión de especies anuales introducidas que tienen requerimientos hídricos más bajos (Vidiella & Armesto 1989) y acelerando la reducción de especies anuales nativas asociados a árboles y arbustos.

Los arbustos y árboles con raíces pivotantes que alcanzan napas freáticas pueden también facilitar la presencia de otras plantas a través del levantamiento hidráulico. El proceso de las plantas que mueve el agua desde

depósitos profundos a las capas superiores del suelo través de las raíces superficiales se denomina levantamiento hidráulico. Emerman & Dawson (1996) observaron que el agua era absorbida por árboles desde depósitos subterráneos por raíces profundas y luego eliminada por los estomas durante el día. En la noche, en contraste, hay un gradiente de presión de agua hacia arriba desde las raíces a los tallos y luego es liberada por las raíces superficiales. Emerman & Dawson (1996) encontraron que el aumento en los niveles de humedad del suelo superficial permitía un crecimiento mayor y más vigoroso de la mayoría de las especies herbáceas dentro de 2 m de la base de los árboles. Estos árboles tienen un efecto positivo sobre la comunidad de plantas herbáceas al proveer acceso al agua que de otro modo sería inaccesible. Este levantamiento hidráulico podría también favorecer la presencia de arbustos con raíces superficiales en la zona costera de la IV Región (Squeo et al. 1999).

El clima de la zona costera de la IV región se caracteriza por tener durante gran parte del año (principalmente en las estaciones de otoño e invierno) una alta humedad relativa producto de las neblinas costeras provenientes del Océano Pacífico que se introducen entre 10-20 km al interior (Rundel et al. 1991). Estas neblinas pueden ser interceptadas por la vegetación arbustiva manteniendo húmeda las capas superficiales del suelo. Cuando la Cordillera de la Costa se encuentra cercana al borde costero y alcanza alturas superiores a los 500 m, la neblina es más densa y permite la mantención de formaciones boscosas (Kummerow 1966).

El efecto nodriza proporcionado por los arbustos leñosos y cactáceas en zonas áridas y semiáridas no sólo está limitado a otorgar condiciones más favorables para la germinación y crecimiento de las plantas sino que también muchas veces otorgan un refugio ocultando a las plantas de la acción de los herbívoros. Un ejemplo clásico es el cactus saguaro (*Cereus gigantea*) que crece en el Desierto de Sonora donde las plantas nodrizas ocultan los cactus juveniles de la acción depredadora de los roedores (Niering et al. 1963, Steenbergh & Lowe 1969). En la región de Coquimbo, cactus como *Echinopsis chilensis* pueden proteger del sobrepastoreo a arbustos palatables como *Flourensia thurifera* (incienso) o *Balbisia peduncularis*. Bajo la protección de estos cactus, los arbustos son mucho más grandes y sin indicios de ramoneo por cabras en contraste a las plantas que crecen en los espacios abiertos.

La existencia y actividad de numerosos vertebrados (pequeños mamíferos, lagartijas, aves, etc.) están asociados a la presencia de arbustos en la zona árida de Chile (Jaksic 1997), por lo tanto, los arbustos representan centros de concentración biológica.

En resumen los arbustos son importantes no sólo porque le confieren estabilidad estructural a los ecosistemas sino porque contribuyen significativamente a mantener la alta biodiversidad de los ecosistemas áridos. La eliminación de la vegetación arbustiva acelera el proceso de erosión y consiguientemente de la desertificación pero, además, se pierden importantes funciones del ecosistema.

AGRADECIMIENTOS

El Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (FONDECYT 90-0903, 193-1150, 197-0576) han financiado algunos de los estudios mencionados en este capítulo. La escritura de este capítulo fue financiado por el Fondo Nacional de Desarrollo Regional (FNDR), código B.I.P. 20146564-0 y FONDECYT 1000041.

REFERENCIAS

- AGUIAR MR & OE SALA (1994) Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70: 26-34.
- AGUIAR MR & OE SALA (1999) Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 273-277.
- AGUILERA LE, JR GUTIÉRREZ & PL MESERVE (1999) Variation in soil microorganisms and nutrients underneath and outside the canopy of *Adesmia bedwellii* (Papilionaceae) shrubs in arid coastal Chile following drought and above average rainfall. *Journal of Arid Environments* 42: 61-70.
- ARMESTO JJ, PE VIDIELLA & JR GUTIÉRREZ (1993) Plant communities of the fog-free coastal desert of Chile: plant strategies in a fluctuating environment. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 271-282.
- BISIGATO AJ & MB BERTILLER (1997) Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments* 36: 639-653.
- CHARLEY JL & NE WEST (1975) Plant-induced soil chemical patterns in some shrub-dominated semi-desert ecosystems in Utah. *Journal of Ecology* 63: 945-963.
- CONAF & CONAMA (1999) Catastro y Evaluación de Recursos Vegetacionales Nativos de Chile. Informe Regional Primera a Cuarta Región. Proyecto CONAF – CONAMA – BIRF. CONAF, Santiago.
- DAVISON J (1988) Plant beneficial bacteria. *Biotechnology* 6: 282-286.
- DEL POZO AH, ER FUENTES, ER HAJEK & JD MOLINA (1989) Zonación microclimática por efecto de los manchones de arbustos en el matorral de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 85-94.
- DENARIE J, F DEBELLE & C ROSENBERG (1992) Signaling and host range variation in inoculation. *Annual Review of Microbiology* 46: 487-531.
- EMERMAN SH & TE DAWSON (1996) Hydraulic lift and its influence on the water content of the rhizosphere: an example from sugar maple, *Acer saccharum*. *Oecologia* 108: 273-278.
- ESPINOZA GA, ER FUENTES & JD MOLINA (1988) La erosión: fenómenos naturales y acción del hombre. . En: Fuentes, E.R. & S. Prenafeta (eds.) *Ecología del Paisaje en Chile Central*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, pp. 53-64.
- FARNSWORTH RB, EM ROMNEY & A WALLACE (1978) Nitrogen fixation by microfloral-higher plant associations in arid to semiarid environments. En: West NE & JJ Skujins (eds.) *Nitrogen in Desert Ecosystems*. Dowden Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, pp. 17-19.
- FUENTES ER (1988) Sinopsis de paisajes de Chile central. En: Fuentes, E.R. & S. Prenafeta (eds.) *Ecología del Paisaje en Chile Central*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, pp. 17-28.

- FUENTES ER (1994) ¿Qué futuro tienen nuestros bosques? Hacia la gestión sustentable del paisaje del centro y sur de Chile. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- FUENTES ER, RD OTAIZA, MC ALLIENDE, AJ HOFFMANN & A POIANI (1984) Shrub clumps in the Chilean matorral vegetation: Structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia* 62: 405-411.
- GARCÍA-MOYA E & CM MCKELL (1970) Contribution of shrubs to the nitrogen ecology of a desert-wash plant community. *Ecology* 51: 81-88.
- GUTIÉRREZ JR (1992) Effects of low water supplementation and nutrient addition on the aboveground biomass production of annual plants in a Chilean coastal desert site. *Oecologia* 90: 556-559.
- GUTIÉRREZ JR, PL MESERVE, JM JASIC, LC CONTRERAS, S HERRERA & H VÁSQUEZ (1993a) Structure and dynamics of vegetation in a Chilean semiarid thornscrub community. *Acta Oecologica* 14: 271-285.
- GUTIÉRREZ JR, PL MESERVE, LC CONTRERAS, H VÁSQUEZ & FM JAKSIC (1993b) Spatial distribution of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Portieria chilensis* shrubs (Zygophyllaceae) in arid coastal Chile. *Oecologia* 95: 347-352.
- HALVORSON WL & DT PATTEN (1975) Productivity and flowering of winter ephemerals in relation to Sonoran desert shrubs. *American Midland Naturalist* 93: 311-319.
- HOLMGREN M & M SCHEFFER (2001) El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems* 4: 151-159.
- HOLMGREN M, M SCHEFFER & MA HUSTON (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.
- JAKSIC FM (1997) *Ecología de los vertebrados de Chile*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- JOFFRE R & S RAMBAL (1988) Soil water improvement by trees in the rangelands of southern Spain. *Acta Oecologica* 9: 405-422.
- KEELEY SC & AW JOHNSON (1977) A comparison of the pattern of herb and shrub growth in comparable sites in Chile and California. *American Midland Naturalist* 97: 120-132.
- KUMMEROW J (1966) Aporte al conocimiento de las condiciones climáticas del bosque de Fray Jorge. *Boletín Técnico N° 24*, Facultad de Agronomía, Universidad de Chile.
- MULLER CH (1953) The association of desert annuals with shrubs. *American Journal of Botany* 40: 53-60.
- NAKAS JP & DA KLEIN (1980) Mineralization capacity of bacteria and fungi from the rhizosphere-rhizoplane of a semiarid grassland. *Applied and Environmental Microbiology* 39: 113-117.
- NIERING WA, RH WHITTAKER & CH LOWE (1963) The saguaro: a population in relation to its environment. *Science* 142: 15-23.
- NISHITA N & RM HAUG (1973) Distribution of different forms of nitrogen in some desert soils. *Soil Science* 116: 51-58.
- OLIVARES SP & FA SQUEO (1999) Patrones fenológicos en especies arbustivas del desierto costero del norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 353-370.
- OVALLE C, J ARONSON, J AVENDAÑO, R MENESES & R MORENO (1993) Rehabilitation of degraded ecosystems in central Chile and its relevance to the arid "Norte Chico". *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 291-303.

- PATTEN DT (1978) Productivity and production efficiency of an upper Sonoran Desert ephemeral community. *American Journal of Botany* 65: 891-895.
- ROMNEY FM, A WALLACE & RB HUNTER (1978) Plant response to nitrogen fertilization in the northern Mojave Desert and its relationship to water manipulation. En: West NE & JJ Skujins (eds.) *Nitrogen in Desert Ecosystems*. Dowden Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, pp. 232-243.
- 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.
- SHIPPERS B, AW BAKKER & AHM BAKER (1987) Interactions of deleterious and beneficial rhizosphere microorganisms and the effect of cropping practices. *Annual Review of Phytopatology* 25: 339-358.
- 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.
- STEENBERGH WF & CH LOWE (1969) Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument. *Ecology* 50: 825-834.
- TIEDEMANN AR & JO KLEMMENDSON (1973) Nutrient availability in desert grassland soils under mesquite (*Prosopis juliflora*) trees and adjacent open areas. *Soil Science Society American Proceedings* 37: 107-111.
- TILMAN D (1980) Resources: A graphical mechanistic approach to competition and predation. *American Naturalist* 116: 362-393.
- TILMAN D (1982) Resource competition and community structure. University Press, Princeton, New Jersey.
- SHACHAK M, M SACHS & I MOSHE (1998) Ecosystem management of desertified shrublands in Israel. *Ecosystems* 1: 475-483.
- VALIENTE-BANUET A & E EZCURRA (1991) Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxxaunia teterzo* and the nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- 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* 66: 99-107.
- WEST NE & JO KLEMENDSON (1978) Structural distribution of nitrogen in desert ecosystems. En: West NE & JJ Skujins (eds.) *Nitrogen in Desert Ecosystems*. Dowden Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, pp. 1-16.
- WEST NE & JJ SKUJINS (1978) *Nitrogen in Desert Ecosystems*. Dowden Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.