

Sistemática y adaptación de mamíferos, aves e insectos fitófagos de la Región de Antofagasta, Chile

Systematics and adaptation of mammals, birds and phytophagous insects of the Antofagasta Region, Chile

ANGEL E. SPOTORNO¹, CARLOS ZULETA², ALBERTO GANTZ³, FRANCISCO SAIZ⁴, JAIME RAU³, MARIO ROSENMAN⁵, ARTURO CORTES², GRICELDA RUIZ⁶, LESLIE YATES⁷, ENRIQUE COUVE³ y JUAN C. MARIN¹

¹Laboratorio de Citogenética Evolutiva, Instituto de Ciencias Biomédicas, Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Casilla 70061, Santiago 7, Chile, ²Universidad de La Serena, La Serena, Chile

³Universidad de Los Lagos, Osorno, Chile, ⁴Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile

⁵Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile

⁶Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Santiago, Chile

⁷Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

RESUMEN

Se describe y analiza la sistemática y ecofisiología de mamíferos, aves e insectos fitófagos de la II Región de Antofagasta, Chile. Se detectó un grado importante de endemismo en algunos grupos: dos especies de mamíferos (*Eligmodontia puerulus* y un *Abrothrix*), dos especies de aves (*Zenaidura macroura* y *Xenospingus concolor*) y 26 cecidias se califican por primera vez como probables endémicos para la Región. Se reportan como nuevas para la II Región: *Phyllotis magister* en la cuenca del río Loa, *Akodon albiventer* 2n= 40 de Toconce, el felino *Oncifelis colocolo*, el *Abrothrix* del Salar de Atacama (que es nuevo para la ciencia), siete especies de aves, y 26 cecidias. Se describen estructuras adaptadas a las rigurosas condiciones locales: al frío (orejas y colas más cortas en *Abrocoma* y *Chinchilla* que en congéneres de Chile central, pelaje en *Abrocoma cinerea* con 25% más de aislación térmica), a la sequedad (mayor eficiencia del riñón y menores tasas de evaporación pulmo-cutánea en varios mamíferos), e incluso a la ausencia de vegetación (como en el *Abrothrix* del Salar de Atacama, que evolucionó desde una dieta herbívora-insectívora hacia una dieta insectívora-carnívora, y desde hábitos nocturnos a diurnos). Además de ser una interfase entre las floras y faunas del borde sur de la fauna altiplánica y de Chile central, y con una cierta unicidad mostrada por su endemismo y sus adaptaciones locales, estos resultados configuran a la II Región como un laboratorio biológico natural de ambientes climáticos extremos.

Palabras clave: transectos, biodiversidad, sequedad, frío, pelaje, desierto, Antofagasta, altiplano.

ABSTRACT

The systematics and ecophysiology of mammals, birds and phytophagous insects from the II Region, Antofagasta, Chile, are described and analyzed. An important degree of endemism was detected in some groups: two mammal species (*Eligmodontia puerulus* and an *Abrothrix*), two bird species (*Zenaidura macroura* and *Xenospingus concolor*), and 26 cecids are qualified for the first time as probably endemic for the Region: *Phyllotis magister* from the Loa River, *Akodon albiventer* 2n= 40 from Toconce, the andean cat *Oncifelis colocolo*, the *Abrothrix* from the Salar de Atacama (which is new to science), seven bird species and 26 cecids are also described as new for the Region. Adaptive structures to rigorous local conditions are described: to cold (as compared to the related species in central Chile, shorter ears and tails in *Chinchilla brevicaudata* and *Abrocoma cinerea*, 25% better hair insulation in *Abrocoma*), to dryness (more efficient kidney and lower rates of lung-cutaneous evaporation in some mammal species), and even to the absence of vegetation (as in the *Abrothrix* from the Salar de Atacama, which evolved from an herbivorous-insectivorous diet to a carnivorous-insectivorous one, and from nocturnal habits to diurnal ones). In addition to being an interface between the southern border of the Altiplano and central Chilean fauna and flora, and with a certain uniqueness shown by its endemism and local adaptations, these results indicate that the Antofagasta Region is a natural biological laboratory of extreme climatic environments.

Key words: transect, biodiversity, dryness, cold, hair, desert, Antofagasta, highlands.

INTRODUCCION

La fauna de Antofagasta ha sido una de las menos estudiadas de Chile (Simonetti et al. 1995, Jaksic 1997), tal vez por la extrema aridez que caracteriza a esa extensa zona, la II Región de Chile. Sin embargo, esta misma condición rigurosa implica que los seres vivos que allí se encuentren presentarán atributos biológicos particulares, en especial si se suman otras, como el frío y la falta de oxígeno, presentes en su porción altiplánica o Puna. Por otra parte, existen abundantes restos arqueológicos en la Región que atestiguan antiguos asentamientos humanos (Núñez 1989), y que sugieren condiciones más húmedas en tiempos pasados. De hecho, esta región parece haber sido un centro menor de domesticación de animales y plantas (Winge 1986), y el centro de origen de algunos grupos de animales (Reig 1986).

Aunque los antiguos trabajos de Philippi sobre mamíferos de la Puna de Antofagasta y los de Goodall en aves proveyeron abundante material para la propuesta de varios taxa nuevos, las escasas revisiones modernas en general han desechado varias de esas propuestas (i.e., Osgood 1943). Tampoco ha habido trabajos mayores que documenten y analicen modernamente la diversidad de esta zona (pero véanse Vuilleimier 1986, Marquet 1994), en contraste con algunos estudios en zonas cercanas, tales como la I Región de Tarapacá (Mann 1945, 1978, Veloso & Bustos 1982, Spotorno & Veloso 1990), el sur del Perú (Pearson 1952, Pearson & Ralph 1978), Bolivia (Anderson 1997), y norte de Argentina (Mares et al. 1981, 1989, 1997, Mares 1989). Un investigador afirmó recientemente: "...since the Chilean northern Andes between 23 and 30°S is the most poorly known area for small mammals, species richness may increase with future studies..." (Contreras 1993).

El proyecto sectorial titulado "Biodiversidad, clima y evolución adaptativa en vertebrados e insectos fitófagos de los biomas áridos del norte de Chile" tenía como obje-

tivos caracterizar y evaluar la diversidad alfa y beta de los vertebrados e insectos fitófagos de la II Región, documentando y analizando los patrones genéticos, evolutivos y ecofisiológicos de mamíferos, reptiles y aves. La variación en sus diversidades, debido a factores bióticos y climáticos a precisar, sería asociada a gradientes latitudinales y altitudinales. Se esperaba que los estudios modernos de sistemática y biodiversidad a realizar, aumentaran significativamente la riqueza biótica descrita para la zona, y explicaran su actual composición y factores intervinientes.

El presente trabajo es una síntesis de los aspectos sistemáticos, evolutivos y ecofisiológicos de ese Proyecto. Los aspectos de biodiversidad serán tratados principalmente en otro artículo (Rau et al. 1998), y los de reptiles en otro separado. Aquí describiremos la composición de la fauna de mamíferos, aves y artrópodos asociados al follaje en las principales zonas ecológicas de la Región, y algunas de sus características biogeográficas y ecofisiológicas más notables.

Durante dos años trabajamos en una serie de sitios de estudio en la Región, siguiendo aproximadamente dos transectos desde la Costa hacia la Cordillera de los Andes. El primero, desde el límite sur en la costa de la II Región en Paposo, subiendo hacia el Noreste, y que llamamos transecto sur. El segundo, desde el límite norte en la desembocadura del río Loa hacia el suroeste, y que llamamos transecto norte. Ambos cruzan las cuatro zonas bioclimáticas definidas en di Castri (1968) para esa región del país. Ellas son (a) zona del Desierto Litoral, entre el mar y la Cordillera de la Costa (0-1 100 m aproximadamente), con mínimas precipitaciones anuales, aunque buen aporte hídrico de la neblina costera; (b) zona del Desierto Interior, una planicie interior entre las cordilleras de la Costa y de los Andes (1 100-2 500 m aproximadamente), casi sin precipitaciones anuales y muy baja humedad; (c) zona Tropical Marginal, que incluye los primeros cordones y valles de la Cordillera de los Andes (2 800-3 800 m

aproximadamente), con bajo porcentaje de lluvias en el período estival y humedad relativa mediana por efecto local de ríos y salares. Finalmente, (d) la zona Tropical de Altura, sobre los 4 000 m en la Cordillera de los Andes, con moderadas lluvias estivales. En consecuencia, nuestros transectos cruzan, además de zonas ecológicas diferentes, un gradiente altitudinal.

RESULTADOS

1. SISTEMÁTICA

Mamíferos

Las comunidades de mamíferos de Antofagasta presentan una composición heterogénea, que revela distintos ensamblajes y claras conexiones con las faunas vecinas, principalmente con las del Altiplano hacia el norte y oeste, y con las de Chile central hacia el sur. Presentaremos a estos mamíferos tal como los apreciaríamos en un largo viaje por la transecta norte, comenzando desde la costa pacífica hasta llegar a las alturas del Altiplano oriental, en la frontera con Bolivia y Argentina.

En las pocas localidades costeras con vegetación, como en la desembocadura del río Loa (Fig. 1a), zona del Desierto Litoral, encontramos un grupo de especies que también viven en Chile central. Son la yaca marsupial insectívora (*Thylamys elegans*, que presenta un genoma con las mismas bandas G que las de las poblaciones de Chile central; véase Spotorno et al. 1997), la laucha olivá (*Abrothrix olivaceus*, un roedor sigmodontino insectívoro-herbívoro) y los lauchones orejudos herbívoros del género *Phyllotis*, también roedores sigmodontinos (Fig. 2). Entre estos, destaca el pericote *Phyllotis magister*, cuya distribución se extiende hacia el interior por la cuenca del río Loa hasta Ojo Opache, cerca de Calama. Dicho pericote estaba descrito para el sur del Perú y borde fronterizo de Chile en la I Región (Spotorno 1976, Pearson 1982). Basándonos en sus cromosomas

y secuencias de DNA mitocondrial, ahora lo reportamos hasta la II Región, sin duda su límite sur. Esta especie tiene entonces un claro ancestro norteño, aunque por otra parte es la especie hermana de *Phyllotis darwini*, el lauchón orejudo de Chile central (Steppan 1995, 1998), cuyo límite norte se extiende hasta Paposo, en la costa sur de la II Región.

En los sitios cercanos a los asentamientos humanos de la desembocadura del río Loa, encontramos la laucha *Mus musculus* y la rata *Rattus rattus*, comensales llegados con los colonizadores españoles, hace unos quinientos años. También observamos algunas cuevas y fecas del conejo recientemente introducido *Oryctolagus cuniculus*. En contraste, los marsupiales y sigmodontinos son especies endémicas de Sudamérica, y muy probablemente autóctonas, ya que los primeros se separaron de los marsupiales australianos hace unos 50 millones de años (Spotorno et al. 1997), y los segundos tienen un registro fósil en Sudamérica de por lo menos 3,5 millones de años (Reig 1987). Atravesando el Desierto Interior, sólo avistamos algunos piños reducidos de guanacos (*Lama guanicoe*) bajando a las aguadas, o cerca de la larga cuenca del río Loa. Alrededor del Salar de Atacama encontramos algunas plantas pequeñas y abundantes cuevas y montículos de arena salitrosa producidos por los tacorros o chululos (*Ctenomys fulvus*, Fig. 1d), roedores topos caviomorfos, pertenecientes al tercer grupo de mamíferos endémicos de Sudamérica, que tiene registros fósiles miocénicos (Spotorno 1979). Su parentesco es claramente altiplánico (Fig. 2). Penetrando al Salar de Atacama (15 260 km² de superficie), las plantas se hacen más escasas, hasta desaparecer a medida que aparecen los costrones de sales cristalizadas (Fig. 3c), lugar difícilmente habitable para un mamífero. Esto pensábamos hasta que observamos dos ratones amarillos (Fig. 3a) persiguiendo juntos a una lagartija, probablemente *Lio-laemus fabiani*, el único lagarto que después capturamos en el Salar. Efectivamen-



Fig. 1: Sitios de estudio en la transecta norte y algunas especies observadas de mamíferos. a) Desembocadura del río Loa en el invierno de 1997. b) el marsupial *Thylamys elegans* capturado en esta localidad. c) Bofedal de Tumbres con llamas. d) *Ctenomys fulvus* del borde del Salar de Atacama. e) Pajonal hacia el paso de Jama, con piño de vicuñas, volcán Licancabur al fondo. f) el marsupial *Thylamys pallidior* de Tumbres.

Study sites in the northern transect and some of its mammal species. a) Mouth of Loa river in the winter of 1997. b) the marsupial *Thylamys elegans* from this locality. c) Cushion plants in Tumbres with llamas. d) *Ctenomys fulvus* from the border of the Salar de Atacama. e) Tall grass on the way to Jama Pass, with vicuña herd, Licancabur volcano at the background. f) the marsupial *Thylamys pallidior* from Tumbres.

te, detectamos rastros de orina y fecas (Fig.3d), y las trampas rápidamente armadas capturaron vivo un ratón sigmodontino

nuevo para la II Región, para Chile y para la Ciencia: *Abrothrix* sp. (Spotorno et al., en prensa). Lo demostraron fehacientemente

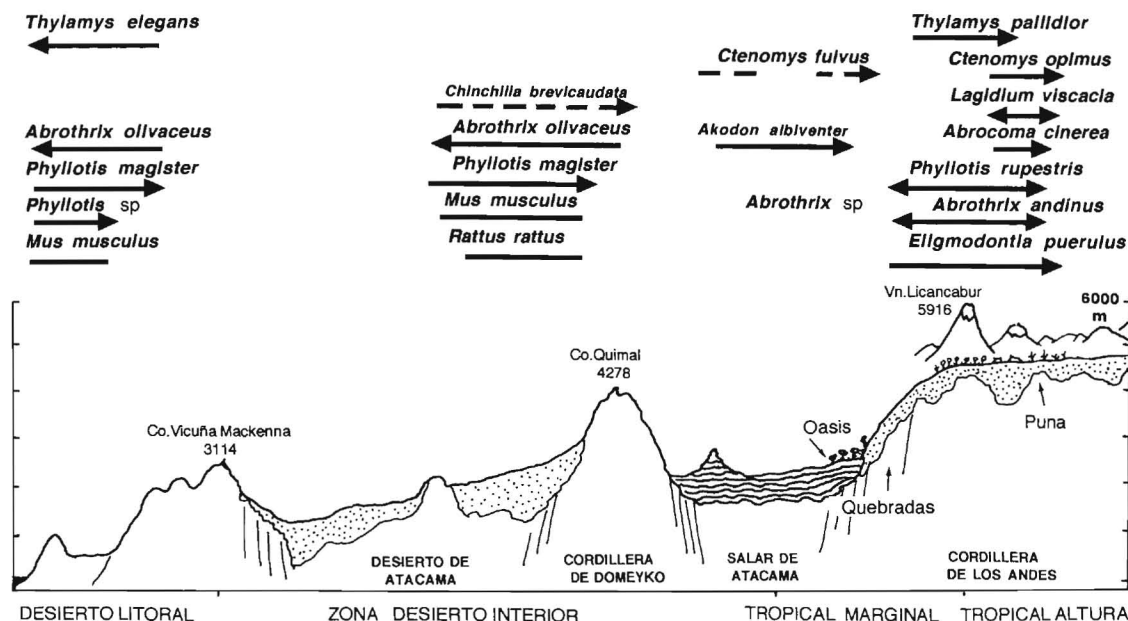


Fig. 2: Distribución de las especies de micromamíferos en la II Región a lo largo de una transecta altitudinal. Flechas a la izquierda señalan distribución al oeste y al sur; flechas a la derecha, distribución al este y al norte.

Distribution of small mammal species in the II Region along an altitudinal transect. Arrows pointing left indicate distribution to the West and South; arrows pointing to the right indicate distribution to the East and North.

te sus cromosomas subtelocéntricos 18 e Y, su divergente morfología craneana y su pelaje más amarillo que el de las otras especies de *Abrothrix* de la Región, color que se mantiene en las crías nacidas en el laboratorio (Fig. 3b).

Subiendo la pendiente andina hasta los 2 400 m de altura, ya en la zona Tropical Marginal, hay manchones de vegetación entre las extensas tierras secas y desnudas. Ellos sostienen algunas comunidades de mamíferos alrededor de los pequeños arroyos que bajan desde las montañas. Por ejemplo, en los alrededores de Toconao se encuentran roedores sigmodontinos, pero ahora son subespecies diferentes a las de Chile central *Abrothrix andinus dolichonyx* y *Phyllotis rupestris*. También observamos a sus predadores, el gato andino *Oncifelis colocolo garleppi* (previamente reportado sólo hasta Tarapacá), y que observamos alimentarse de tres zorrales cuyanos (*Turdus chihuano*), el zorro culpeo *Pseudalopex culpaeus* y el zorro chilla *Pseudalopex griseus* (que también observamos en Ojo Opa-

che, cerca de Calama; véase también Jaksic 1997). El marsupial de la Puna *Thylamys pallidior* (Palma 1997, Fig. 1f) fue capturado en la Quebrada de Soncor. Hacia el norte, en Toconce, reportamos por primera vez para la Región de Antofagasta, un sigmodontino abundante en las tierras más húmedas de la Región de Tarapacá, el ratón *Akodon albiventer* de 40 cromosomas, emparentado con las decenas de especies de este género en Argentina (Mares et al. 1981), Bolivia (Anderson 1997) y Perú (Myers et al. 1990). Así lo demostraron sus secuencias de mtDNA (Fig. 4), que resultaron claramente más cercanas a estos que a las especies de *Abrothrix* (Spotorno et al. 1990), que a su vez forman un clado separado (Smith & Patton 1993, Lozada et al. 1996). Probablemente algunos *Akodon* previamente capturados en El Tatio pertenezcan también a esta especie (Reise & Venegas 1987). La II Región es entonces el nuevo límite sur reportado para los *Akodon* en Chile.

Acercándose a los 3 000 m de altura empiezan a aparecer algunas plantas cuya cre-

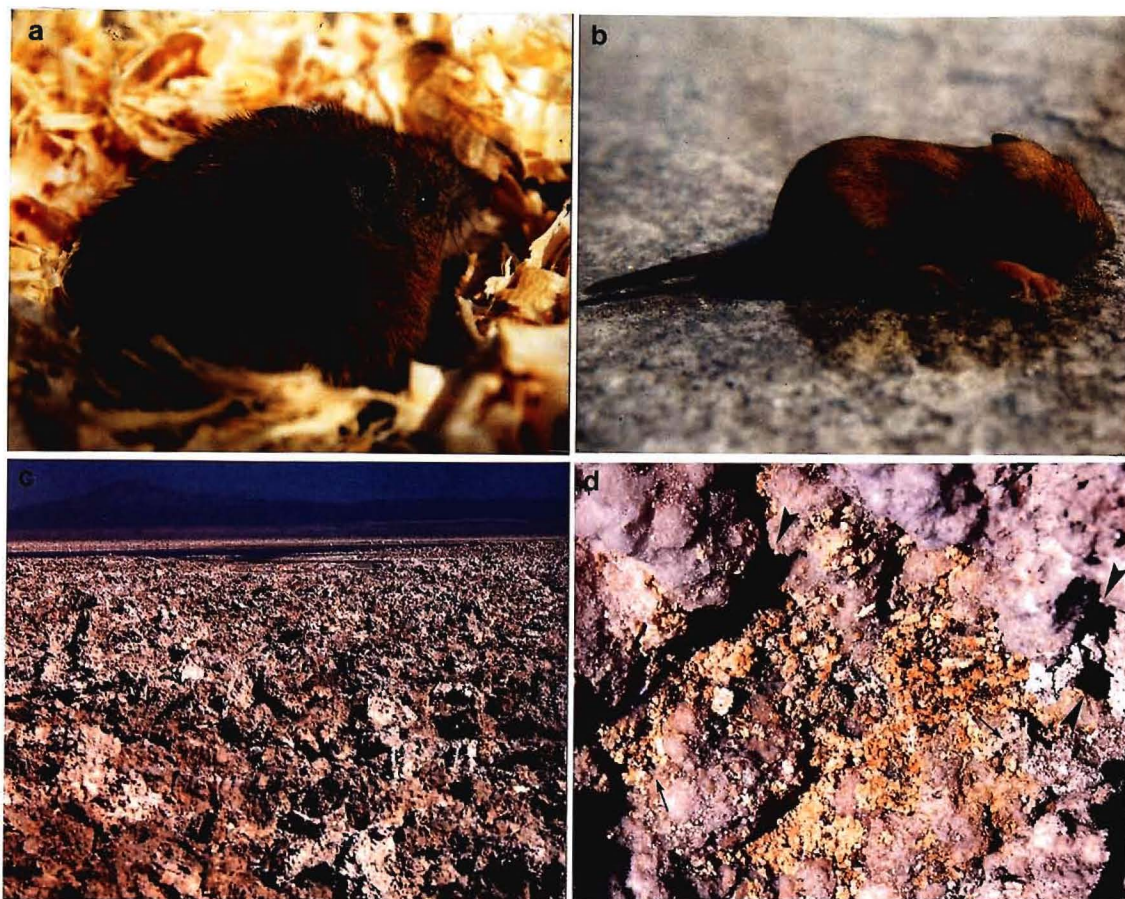


Fig. 3: *Abrothrix* sp. y su hábitat en el Salar de Atacama. a) hembra, b) una de sus crías recién nacidas, c) hábitat en el Salar de Atacama (mirando hacia el oeste), con Laguna Chaxas y flamencos, d) vista cercana del sitio donde un individuo fue visto repetidamente durante el día; nótese la sal teñida con amarillo, posiblemente por orina (al centro), pequeñas fecas (flechas), y huecos en la sal (punta de flechas).

Abrothrix sp. and its habitat. a) Female, b) one of her newborns, c) habitat in the Salar de Atacama (looking west), with Laguna Chaxas and flamingoes, d) a closer look of the site where an individual was actually seen repeatedly during light-hours. Notice the yellow stained salt, possibly by urine (center), small scats (arrows), and hollows in the salt (arrowheads).

ciente densidad anuncia los biomas de altura en el Altiplano o Puna, la zona Tropical de Altura. En Talabre Viejo nuevamente encontramos sigmodontinos: *Abrothrix andinus dolichonyx* y *Phyllotis rupestris* (Kramer et al. 1998), junto a la pequeña laucha sedosa de grandes cojinetes plantares, *Eligmodontia puerulus*, abundante en los tolare arenosos. Sus 34 cromosomas y sus secuencias de DNA mitocondrial indicaron fehacientemente que se trata de una especie diferente a la del Altiplano de Arica y Perú, que presenta 50 cromosomas (Spotorno et al. 1994). En la literatura, ambas especies se confundían; el

nombre *hirtipes* es válido y está disponible para nombrar a la especie del Altiplano central (Spotorno et al. 1998). En todo caso, ambas especies son notoriamente ancestrales, y están claramente emparentadas con las especies derivadas de la Patagonia argentina (Spotorno et al. 1994, Sikes et al. 1997). Restos del extremo de una pata evidenciaron también la presencia del huemul del norte o taruca, *Hippocamelus antisensis*, reportado sólo para la I Región (Glade 1993). Algunos predadores fueron detectados a través de sus fecas características o por descarte al compararlas con las de otros predadores, el qui-

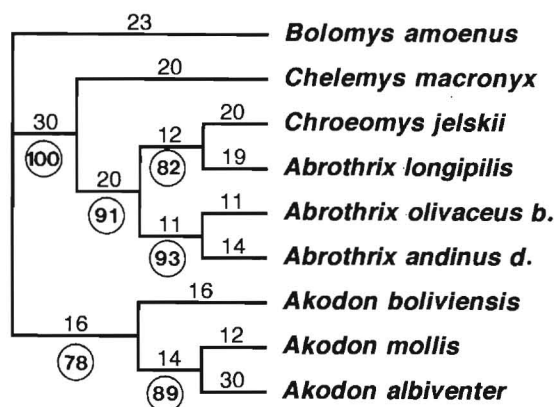


Fig. 4: Cladograma de algunos akodontinos basado en las secuencias del gen para citocromo b del DNA mitocondrial de hígado (386 pb); análisis parsimonioso según McClade (Maddison & Maddison 1992) y PAUP (Swofford 1993). Números son longitud de ramas; números en círculo son porcentajes obtenidos en remuestreos ("bootstrapping"). *Akodon albiventer* es espécimen LCM 1931 capturado en Toconce. Secuencias de comparación obtenidas de Genbank y reportadas por Smith & Patton (1993).

Cladogram of some akodontines based on cytochrome B gene sequences from liver mtDNA (386 bp); parsimonious analysis according to McClade (Maddison & Maddison 1992) and PAUP (Swofford 1993). Numbers are branch lengths; numbers inside circles are percentages obtained in repeated samples (bootstrapping). *Akodon albiventer* is specimen LCM 1931 captured in Toconce. Comparison sequences obtained from Genbank and reported by Smith & Patton (1993).

que *Galictis cuja* y el puma *Felis concolor*. En este último caso, contenían pelos y huesos de llama *Lama glama*.

A los 3 500 m de altura, por el camino al paso de Huaytiquina, predominan las especies de caviomorfos. En grandes pampas con arbustos bajos hay abundantes cuevas de tacorros, *Ctenomys opimus*, con sus 26 cromosomas idénticos a la forma argentina (Gallardo 1979). Estos topos ejercen un efecto notable sobre el suelo y los arbustos, al extremo de cambiar el paisaje por su intenso ramoneo. Entre las rocas, en especial al amanecer, son visibles las grandes vizcachas del grupo de los caviomorfos, *Lagidium* sp., saltando entre piedras, y emitiendo agudos silbidos de alerta. En sus numerosas cuevas conviven con los sedosos ratones

chinchilla, que los lugareños denominan en cunza "ratón amos", *Abrocoma cinerea* (Fig. 5b), un tímido herbívoro de cola truncada emparentado con el ratón chinchilla de Chile central *Abrocoma bennetti* (Fig. 5d). En otro lugar más al sur detectamos individuos de otra especie en peligro de extinción (Glade 1993), *Chinchilla brevicaudata* (Fig. 5a), que como su nombre lo indica, tiene su cola más corta que la chinchilla chilena costina, *Chinchilla lanigera* (Fig. 5c).

A los 3 600 m de altura aparecen extensos pajonales de coirón o ichu, *Festuca* o *Stipa* sp., una gramínea amarillenta capaz de resistir los intensos fríos y vientos de estas alturas. Por el camino al paso de Jama, estos pajonales dan sustento al ratón amos *Abrocoma cinerea* (Reise & Venegas 1987), al lauchón orejudo *Phyllotis rupestris*, y a algunos piños de vicuñas (*Vicugna vicugna*) con sus blancos pectorales (Fig. 1e). Observamos un macho marcando su territorio y protegiendo tres hembras y posiblemente un juvenil, estructura social aquí poco numerosa, indicación de la pobreza de los pastos en esta seca Puna (Koford 1957). Por sobre los 4 000 m de altura desaparece toda vegetación durante decenas de kilómetros, hasta la frontera y más allá, lo que sugiere el actual aislamiento de las faunas terrestres a ambos lados de la Cordillera de los Andes, al menos en este sector.

En síntesis, podemos apreciar a la fauna de mamíferos de Antofagasta como formada por tres grupos de especies: (a) las de origen sureño, que alcanzan allí su máxima o cuasi máxima distribución norte: *Thylamys elegans*, *Phyllotis darwini*, *Abrothrix olivaceus*, y antes de su extinción local, *Chinchilla lanigera*; (b) las de origen norteño, que alcanzan su máxima o cuasi máxima distribución sur u oeste en Antofagasta: *Thylamys pallidior*, *Chinchilla brevicaudata*, *Abrocoma cinerea*, *Ctenomys opimus*, *Hippocamelus antisensis*, *Phyllotis magister*, *Akodon albiventer*; y *Auliscomys sublimis* (Reise & Venegas 1987), y (c) las endémicas, que sólo viven en esa Región:

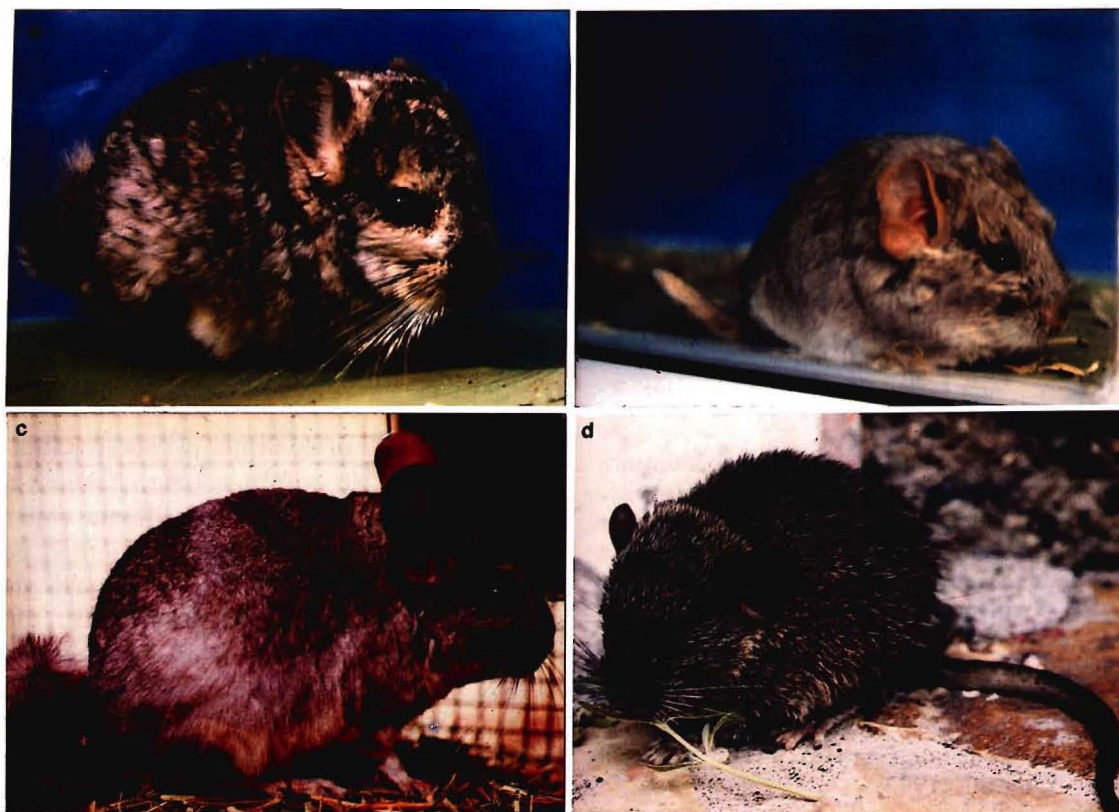


Fig. 5: Especies de la II Región (fila de arriba) comparadas con especies congénéricas de Chile central (fila de abajo). a) *Chinchilla brevicaudata*, II Región; b) *Abrocoma cinerea*, Tumbres, II Región; c) *Chinchilla lanigera* silvestre, Aucó, IV Región; d) *Abrocoma bennetti*, Pichidangui, IV Región.

Species from the II Región (upper row) compared with congeneric species from central Chile (lower row). a) *Chinchilla brevicaudata*, II Región; b) *Abrocoma cinerea*, Tumbres, II Región; c) wild *Chinchilla lanigera*, Aucó, IV Región; d) *Abrocoma bennetti*, Pichidangui, IV Región.

Abrothrix del Salar de Atacama, y tal vez *Eligmodontia puerulus*.

Aves

Chile posee 456 especies de aves en 222 géneros y en 56 familias, de acuerdo a Araya y Bernal (1995). Están presentes en la II Región 143 especies. Sin embargo, al considerar solamente las aves terrestres, la riqueza de especies se reduce a 94 en 62 géneros y en 25 familias (antecedentes obtenidos de Araya & Millie 1986).

En nuestro estudio registramos 80 especies de aves terrestres (listadas en el Apéndice I), lo que constituye el 82% del total de aves terrestres descritas para esta Re-

gión (Araya & Millie 1986), pertenecientes a 50 géneros y 22 familias. Esto representa una diferenciación taxonómica de 1,5 especies por género y de 2 géneros por familia. Las familias con mayor diferenciación genérica resultaron ser Furnariidae y Emberizidae, con cinco y seis géneros por familia respectivamente. El género con mayor radiación específica es *Muscisaxicola*, con ocho especies registradas.

La diferenciación taxonómica de la avifauna desértica chilena es baja si se compara con la de las ecorregiones precordilleranas y altoandinas de Bolivia (Kempff 1985), las del Monte y altoandinas de Argentina y la avifauna de la estepa patagónica chilena. Todas ellas presentan una proporción de

1,7 especies por género. En la Tabla 1 se puede observar que las zonas del Monte y altoandinas de Argentina (Cracraft 1985, Canevari et al. 1991) poseen la mayor riqueza taxonómica (número de especies) y diferenciación taxonómica (número de especies por género), seguidas por las ecorregiones bolivianas. El índice de diversidad de Shannon-Wiener, en el cual los valores de abundancia relativa fueron reemplazados por el número de especies por género, corrobora la reducida diferenciación específica y genérica de las aves del desierto chileno. Asimismo, en la Tabla 1 se evidencia que las zonas de Bolivia y Argentina poseen proporcionalmente el mayor número de géneros por familia (4,6 y 5,2 respectivamente). La diferenciación taxonómica

encontrada en el desierto chileno evidencia procesos de especiación en el pasado reciente (Dorst 1974, Vuilleumier 1985). Probablemente estos ocurrieron durante el Pleistoceno en el desierto altiplánico o Puna (Vuilleumier 1972, 1985, 1995). Junto con procesos recientes de colonización desde zonas adyacentes, ellos contribuyeron a la actual riqueza taxonómica del desierto chileno.

Por otra parte, un análisis comparativo entre las aves de las cuatro zonas evaluadas evidenció que la avifauna observada en el Desierto de Atacama también está relacionada taxonómicamente con las aves de las ecorregiones del Monte y altoandinas de Argentina. Ambas zonas comparten 43 géneros y 52 especies (Tabla 2), lo que co-

TABLA 1

Número de especies (S), géneros (G) y familias (F), proporción especies: género y géneros: familia y diversidad taxonómica (H') de la avifauna de Antofagasta comparada con otras vecinas.

Datos de aves de Bolivia fueron obtenidos de Kempff (1985); de Argentina de Canevari *et al.* (1991) y de la estepa Patagónica de Vuilleumier (1985)

Number of species (S), genera (G), and families (F), species/genus and genera/family ratios, and taxonomic diversity (H') of the Antofagasta avifauna compared to some neighbour ones. Data on the birds of Bolivia taken from Kempff (1985), of Argentina from Canevari et al. (1991), and of Patagonian steppe from Vuilleumier (1985)

Taxa	Antofagasta	Bolivia	Argentina	Patagonia
Especies	77	269	373	135
Géneros	50	157	219	89
Familias	22	34	42	28
Proporción S/G	1,5	1,7	1,7	1,5
Proporción G/F	2,3	4,6	5,2	3,2
H'	3,675	4,865	5,176	4,299

TABLA 2

Número de especies y géneros de aves compartidos entre el desierto de Antofagasta y alguna otras zonas geográficas.

Number of species and genera shared between the Antofagasta desert and some related geographic areas.

Taxa	Antofagasta-Bolivia	Antofagasta-Argentina	Antofagasta- Patagonia
Especies	41	52	43
Géneros	32	42	37

rresponde al 56% y 68% respectivamente del total de especies de aves registradas en el desierto chileno. También se relaciona con la avifauna de la Patagonia, compartiendo el 56% de las especies y el 48% de los géneros. Vuilleumier (1985, 1995) señala que la riqueza de especies de la estepa patagónica posee un importante aporte de taxones avifaunísticos originados en la Puna, lo que permite explicar la similitud taxonómica entre el desierto y la Patagonia. La similitud de taxa entre las ecorregiones argentinas y chilenas probablemente está indicando que la Cordillera de los Andes no constituye allí una barrera geográfica eficaz, permitiendo el intercambio avifaunístico entre ambas zonas, en congruencia con el argumento de Kelt et al. (1995) para explicar la similitud mastofaunística entre zonas áridas argentinas y chilenas.

El endemismo de aves en el desierto del norte de Chile sería bajo, de acuerdo a Araya et al. 1995, con sólo dos especies endémicas, las cuales lamentablemente no se especifican. Sin embargo, Vuilleumier (1995) define como aves endémicas a las estepas patagónicas "aquellas que están restringidas a estos ambientes". Si se utiliza este mismo criterio, y se definen como aves endémicas del desierto a aquellas restringidas a la zona desértica, el número de especies endémicas se incrementa sustancialmente. Del total de 94 especies de aves descritas para el norte de Chile (Araya & Millie 1986), el 54% (51 especies) serían posibles endémicas, ya que poseen una distribución geográfica restringida al desierto. Esto sugiere un proceso de restricción distribucional o endemismo incipiente de diversas especies en las zonas áridas del norte de Chile. Reportamos aquí la presencia de dos especies de aves, *Zenaida asiatica* y *Xenopus concolor*, como probables endémicas para los desiertos de la II Región. Sin embargo, es necesario realizar estudios más detallados sobre la distribución geográfica de las especies de aves presentes en las otras zonas áridas del norte de Chile para obtener resultados más concluyentes.

Finalmente, el estudio detallado de los registros publicados comparados con nuestras observaciones y fotografías (Tabla 1, Fig. 6), permitieron ampliar a la II Región el rango de distribución geográfica de siete especies de aves (Apéndice I), así como otras cuatro observadas en sitios no reportados aquí (Couve & Gantz, comunicación personal).

Artrópodos asociados al follaje

Los artrópodos, por su abundancia y diversidad, constituyen parte importante de la mayoría de los ecosistemas. En general, hemos estudiado el complejo "elementos fitófagos –plantas hospederas– depredadores y parasitoides", lo que incluye tres niveles tróficos.

Dado que las plantas no son ricas en proteínas, el contenido de nitrógeno es un factor determinante de la naturaleza, calidad e intensidad de la fitofagia de artrópodos (Maynard & Loosli, 1978, Abrahamson & Weis 1987, Hagen et al. 1984). Esto se refleja en la tendencia prioritaria al consumo de tejidos meristemáticos y de hojas y ramas nuevas, donde hay una mayor concentración de ese elemento (Ananthakrishnan 1984, Weis et al. 1988, Mattson 1980). La limitante nutricional ha provocado, evolutivamente, el desarrollo de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y etológicas asociadas con el modo de alimentarse (Bernays & Chapman 1994), las que determinan la existencia de distintos grupos funcionales: minadores de hojas, succionadores de hojas y ramas, formadores de cecidias –estructuras anormales vegetales formadas como respuesta al ataque de insectos o microorganismos que parasitan la planta– y mastigadores foliares (Strong et al. 1984). Minadores y formadores de cecidias presentan una relación más estrecha con la planta hospedera (Abrahamson & Weis 1987, Shorthouse & Rohfritsch 1992), mientras que defoliadores y succionadores tienden a ser más generalistas (Price et al. 1980, Strong et al. 1984, Lawton 1989). Al rol de



Fig. 6: Algunas especies de aves del desierto del norte de Chile que extienden a la II Región su distribución geográfica conocida. a) dormilona gigante *Muscisaxicola albifrons*; fotografiada en Socaire; b) naranjero *Thraupis bonaeriensis*, de Toconao y Quebrada de Jerez; c) perdiz de la puna *Tinamotis pentlandii*, de Tumbres y Socaire; d) becacina de la puna *Gallinago andina*, de Tumbres.

Some bird species from the desert of northern Chile which extend its known geographic distribution to the II Region. a) *Muscisaxicola albifrons*, white-fronted ground-tyrant, photographed in Socaire; b) *Thraupis bonaeriensis*, blue-and-yellow tanager, from Toconao and Quebrada de Jerez; c) *Tinamotis pentlandii*, Puna tinamou, from Tumbres and Socaire; d) *Gallinago andina*, Puna snipe, from Tumbres.

la calidad del recurso trófico se agrega la temporalidad de las plantas hospederas y la

complejidad de su arquitectura, la que provee mayor o menor diversidad de microam-

bientes y mayor o menor variedad de nutrientes (Lawton 1989).

Las limitantes ambientales del norte de Chile han creado condiciones de muy variada diversidad vegetacional y de alta heterogeneidad espacial, lo que afecta a la cantidad, diversidad y calidad de los fitófagos, especialmente artrópodos. Como hipótesis de trabajo, postulamos que a más favorables condiciones ambientales, a mayor diversidad de plantas hospederas intra e interzonas ecológicas y a mayor contenido de nitrógeno y de agua en los vegetales, se sustentará una mayor biodiversidad de fitófagos, los que, a su vez, sustentarán mayor diversidad de depredadores y de parasitoides (Mattson 1980, Strong et al. 1984).

Respecto a la formación de cecidias, en cambio, sustentamos la hipótesis de que a mayor desfavorabilidad ambiental, mayor es la importancia de los elementos cecidiógenos, situación que sería opuesta a la de los defoliadores. Además, su formación estaría relacionada con la mayor disponibilidad de nitrógeno.

Para nuestro estudio, identificamos el ensamble de artrópodos asociados al follaje de los vegetales de las diferentes zonas ecológicas de la II Región, considerando tanto a fitófagos como a sus depredadores y parasitoides. La colecta de 12 893 artrópodos permitió detectar 464 morfoespecies en la Región, destacando Homoptera (17,0% de las especies) entre los fitófagos, Hymenoptera (20,5%) entre los parasitoides, y Araneae (10,1%) entre los depredadores. En el artículo de Rau et al. (1998) se relaciona la presencia y abundancia de estos artrópodos con los contenidos de nitrógeno, agua y cenizas de los vegetales hospederos, y se evalúan las diversidades de los vegetales y de los artrópodos del follaje por zonas ecológicas estudiadas. Aquí nos limitaremos a establecer un esquema jerárquico de las especies vegetales de acuerdo a los artrópodos que sustentan.

El aporte de individuos, especies y grupos de artrópodos de las diferentes especies vegetales muestreadas se expone en la Tabla 3, en que se consideran sólo las especies vegetales con más de 27 especies de artrópodos, para

considerar los impactos más significativos. En general, son las familias Asteraceae, Nolanaceae, Solanaceae y Chenopodiaceae las que aparecen como más favorables para la artrópodofauna (Tabla 3). Consideradas sólo aquellas plantas con más de 30 especies de artrópodos en un cálculo abreviado, la correlación de Pearson entre la riqueza de especies de artrópodos y su respectiva abundancia de individuos fue de 0,42 ($p = 0,5$) (Sáiz et al. 1998). Esta correlación aumentó bastante cuando se consideraron todas las especies (r de Pearson = 0,68, $p = 0,01$), debido fundamentalmente a la concordancia de especies vegetales con baja cantidad de especies y de individuos artrópodos.

Respecto de las cecidias de Chile, y en particular de la II Región, su conocimiento es muy escaso. En efecto, la recopilación de Houard informa de 54 cecidias para Chile, agregándose sólo una hasta 1994. Los trabajos de Núñez & Sáiz (1994), Sáiz & Núñez (1997), Sáiz & Castro (1997), Sáiz & Paz (1997) y Sáiz et al. (1997) elevaron a 100 el número de cecidias conocidas en la vegetación nativa chilena, con el 36% centrado en la familia Asteraceae. Respecto de la zona norte del país el conocimiento es mínimo, ya que del conjunto conocido, sólo dos corresponden a la mencionada zona. Como resultado del presente estudio se detectaron 27 cecidias diferentes, distribuidas en 17 plantas hospederas (Tabla 4). De este total, sólo una estaba descrita para Chile, la de *Schinus molle* (Núñez & Sáiz 1994), mientras que la de *Pluchea absinthioides* aparentemente corresponde a la descrita para Argentina (Sáiz & Núñez 1998).

En conjunto están involucradas como hospederas de cecidias las siguientes familias de plantas Asteraceae (15 cecidias), Fabaceae (4), Nolanaceae (2), Euphorbiaceae (1), Solanaceae (1), Verbenaceae (1), Ephedraceae (1), Mimosaceae (1), Anacardiaceae (1). La familia Asteraceae concentra más del 50% de las cecidias estudiadas y aporta el 39% de las especies hospederas, pasando así a concentrar el 40,5% de las cecidias conocidas de la vegetación nativa de Chile. En cuanto a la distribución en zonas ecológicas, las cecidias

TABLA 3

Especies vegetales más importantes según números de especies (S), géneros (G) e individuos (N) de artrópodos asociados

The most important plant species according the number of species (S), genera (G) and individual (N) associated arthropods

FAMILIA	TOTAL		
especie de planta	S	G	N
BORAGINACEAE			
<i>Heliotropium taltalense</i>	67	12	475
<i>Heliotropium philippianum</i>	40	13	106
NOLANACEAE			
<i>Nolana divaricata</i>	76	18	476
<i>Nolana crassulifolia</i>	43	9	342
<i>Nolana sedifolia</i>	50	15	271
ASTERACEAE			
<i>Baccharis petiolata</i>	68	14	986
<i>Baccharis santelici</i>	33	11	197
<i>Haplopappus rigidus</i>	36	11	961
<i>Ophryosporus triangularis</i>	34	10	89
<i>Pluchea absinthioides</i>	31	12	347
<i>Baccharis incarum</i>	53	13	560
CHENOPODIACEAE			
<i>Atriplex leuca</i>	28	11	701
<i>Atriplex atacamensis</i>	57	15	1 126
SOLANACEAE			
<i>Lycium minutifolium</i>	34	12	267
<i>Nicotiana solanifolia</i>	63	15	496
<i>Fabiana densa</i>	53	17	987
EUPHORBIACEAE			
<i>Euphorbia lactiflua</i>	40	12	137
LABIATAE			
<i>Teucrium nudicaule</i>	38	14	135
APIACEAE			
<i>Eremocharis fruticosa</i>	30	11	1 060
POACEAE			
<i>Coriaderia atacamensis</i>	34	11	280

tienden a concentrarse en las zonas de altura (Tropical Marginal y Tropical de Altura), donde el viento y las bajas temperaturas son factores fuertemente limitantes, los que serían obviados mediante este tipo de vida protegida como cecidia (Tabla 4).

2. ADAPTACION Y ECOFISIOLOGIA

La Región de Antofagasta se caracteriza por su hiperaridez, y en el sector del Alti-

plano, por sus bajas temperaturas, como resultado del alzamiento de los Andes a partir del Mioceno, que actuó como una nueva barrera para los vientos húmedos del Pacífico. Parte de la fauna original se desplazó hacia el sur y el norte, pero algunos grupos pudieron permanecer (i.e., marsupiales y caviomorfos en el caso de los micromamíferos), y otros pudieron llegar y establecerse en esas rigurosas condiciones ambientales (i.e., roedores sigmodontinos). Las causas de esta sobrevivencia en la Región

TABLA 4

Familias y especies vegetales hospederas de cecidias, órgano afectado y taxa de huéspedes y parasitoides en las zonas ecológicas de la II Región

Plant families and species hosting cecids, affected organ, and hosts and parasitoids in the ecological zones of the II Región

Zona ecológica especie vegetal	Número de cecidias	Organo	Huésped
Desierto Litoral			
<i>Nolana crassulifolia</i>	2	rama, hoja	Diptera, Diptera
<i>Euphorbia lactiflua</i>	1	rama	Diptera
<i>Nicotiana solanifolia</i>	1	fruto	Lepidoptera
Desierto Interior			
<i>Schinus molle</i>	1	hoja	Hemiptera
<i>Pluchea absinthioides</i>	1	rama	Diptera
Tropical Marginal			
<i>Baccharis petiolata</i>	4	hojas	Eriophyidae,
		botón foliar	Lepidoptera, Diptera
<i>Baccharis juncea</i>	2	capítulo, rama	Diptera, Eriophyidae
<i>Pluchea absinthioides</i>	1	rama	Diptera
<i>Adesmia atacamensis</i>	1	rama	Lepidoptera
<i>Baccharis incarum</i>	2	rama huso	Lepidoptera
		botón foliar	Diptera
<i>Ephedra multiflora</i>	1	rama	Lepidoptera
<i>Acantholippia trifida</i>	1	rama	Lepidoptera
<i>Prosopis tamarugo</i>	1	hoja	Eriophyidae
<i>Adesmia villanuevae</i>	1	rama	Lepidoptera
<i>Chuiriraga ulicina</i>	1	botón	Diptera
Tropical de Altura			
<i>Parastrephia lepydophylla</i>	2	botón foliar, rama espuma	Diptera, Diptera
<i>Parastrephia quadrangularis</i>	1	botón foliar	Diptera
<i>Baccharis incarum</i>	3	botón foliar	Diptera,
		rama huso, hoja	Lepidoptera, Diptera
<i>Chuiriraga ulicina</i>	1	botón foliar	Diptera
<i>Adesmia horrida</i>	2	botón floral, rama	Diptera, Lepidoptera

se conocen poco en sus detalles, pero el estudio comparado con otros desiertos permite predecir la evolución paralela de un conjunto de características particulares conocido como el síndrome adaptativo. Este incluye en los mamíferos largas extremidades (llegando incluso al bipedalismo), ampolla timpánica altamente inflada, capacidad de existir sin agua libre (Koford 1968), tasas bajas de evaporación pulmonar, riñones altamente eficientes para concentrar la orina, hábitos nocturnos o semifosoriales, y granivoría obligada (Mares & Rosenzweig 1978, Schmidt-Nielsen 1979). Estas adaptaciones no son totalmente excluyentes unas de otras; varias de ellas se dan en conjunto con estrategias ecológicas y conductuales, las que favorecen la

adecuación de las especies a los ambientes áridos. Presentaremos algunos de los ejemplos más notables de cómo la aridez y el frío habrían modelado la biología de algunas especies de esta Región.

Adaptaciones a la sequedad

Una primera adaptación a la falta de agua podemos observarla en los tucos *Ctenomys opimus*, topos abundantes en Talabre. El microclima de sus galerías y sus hábitos alimentarios ayudarían a la regulación y conservación del agua corporal, favoreciendo un estado positivo y estable del balance hídrico durante el año. La humedad de las galerías medida en nuestro estudio fue alta y estable (33-62 %), com-

parada con la humedad ambiental, que fue extremadamente baja (1,7-5,5%). La alta humedad de las galerías ayudaría a reducir las pérdidas de agua por evaporación (EWL) de esta especie.

Otras adaptaciones a la escasez de agua están relacionadas con modificaciones del riñón. Por ejemplo, la laucha sedosa de la pampa argentina *Eligmodontia typus*, en condiciones experimentales, es capaz de mantener su peso hasta que su bebida contiene 2 M de NaCl, y probablemente es capaz de consumir plantas halofíticas (Mares 1977). Los riñones de algunas especies de roedores de Antofagasta fueron medidos para estimar diversos índices renales (Tabla 5) grosor medular relativo (RMT; Sperber 1944) y porcentaje del grosor medular. Además, se estimó la capacidad máxima de concentrar del riñón (Tabla 5) a partir de los valores del RMT (Brownfield & Wunder 1976). Los valores de índices renales y

capacidad máxima de concentrar del riñón efectivamente se ubicaron en los intervalos descritos para roedores de desiertos (Mac-Millen 1972, 1983, Schmidt-Nielsen 1979, Cortés et al. 1990).

Otra vía de pérdida de agua es la evaporación. Las tasas de evaporación pulmocutánea (EWL) se midieron a diferentes temperaturas ambientales (T_a) en ejemplares de dos poblaciones *Phyllotis rupestris* (Quebrada Jerez-Toconao y Talabre Viejo) y en *Abrothrix olivaceus* (Ojo Opache) (Tabla 6). Las poblaciones de *P. rupestris* presentaron magnitudes similares de EWL, siendo sus valores mínimos (a $T_a = 25^\circ\text{C}$) más bajos que los medidos en *P. darwini* de la IV Región. Esto implica que *P. rupestris* (ambas poblaciones) presentan rasgos fisiológicos en la conservación del agua más eficientes a nivel de la vía pulmocutánea que su congénere *P. darwini*. Ya que *Abrothrix olivaceus* (Ojo Opache) mostró una

TABLA 5

Índices renales (RMT = grosor medular relativo) y capacidad máxima de concentrar la orina (estimados a partir de la ecuación de Brownfield & Wunder 1976) en roedores de ambientes áridos de Chile. * valores tomados de Cortés et al. (1990)

Kidney indexes (RMT= relative medullary gross) and maximum concentrating capacity of urine (estimated from Brownfield & Wunder '1976 equation) in rodents from arid environments of Chile. * values taken from Cortés et al. (1990)

Especie (n), localidad	Peso corporal (g)	RMT	Omax * (mOsm/kg)
<i>Mus musculus</i> (8), Río Loa	12 ± 1,9	6,6 ± 1,0	3286 ± 161
<i>Abrothrix andinus</i> (6), Talabre	22 ± 8,3	7,6 ± 0,9	3928 ± 424
<i>Abrothrix longipilis</i> (5), Fray Jorge	25 ± 4,5	7,1 ± 0,4	3684 ± 210
<i>Abrothrix olivaceus</i> (4), Río Loa	18,7 ± 3,4	7,5 ± 0,8	3858 ± 215
<i>Abrothrix olivaceus</i> (8)*, Q. Monárdez	27,5 ± 4,0	7,1 ± 0,4	3630 ± 182
<i>Eligmodontia puerulus</i> (3), Talabre	19,3 ± 5,2	7,7 ± 0,3	3946 ± 120
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i> (11)*	25,5 ± 5,4	6,8 ± 0,5	3540 ± 168
<i>Phyllotis darwini</i> (8)*, Q. Monárdez	42,6 ± 8,8	7,2 ± 0,4	3713 ± 178
<i>Phyllotis rupestris</i> (2), Talabre	59,1 ± 6,7	9,6 ± 1,8	4875 ± 315
<i>Phyllotis magister</i> (3), Calama	113 ± 15	7,3 ± 0,3	3755 ± 160
<i>Ctenomys fulvus</i> (2), Salar de Atacama	15,4 ± 6,5	6,6 ± 0,7	3423 ± 362
<i>Abrocoma cinerea</i> (3), Talabre	96,8 ± 8,5	6,7 ± 1,3	3461 ± 106
<i>Abrocoma benneti</i> (4), Fray Jorge	197 ± 99	7,1 ± 1,0	3679 ± 496
<i>Octodon degus</i> (23)*, Q. Monárdez	133 ± 9,4	6,8 ± 0,5	3537 ± 221
<i>Octodon lunatus</i> (2), Fray Jorge	171 ± 17	5,3 ± 0,1	2785 ± 220

TABLA 6

Tasas mínimas de evaporación pulmocutánea (EWL) medidas a diferentes temperaturas ambientales (Ta) bajo la zona de termoneutralidad en roedores de ambientes áridos de Chile
*valores tomados de Cortés et al. (datos no publicados) y Cortés et al. (1998)

Minimal rates of pulmo-cutaneous evaporation (EWL) measured at different temperatures (Ta) under the thermo-neutrality zone in rodents from arid environments of Chile. * values taken from Cortés et al. (unpublished data) and Cortés et al. (1998)

Especie (n), Localidad	Peso Corporal (g)	EWL (mg/g.h)	Rango Ta (°C)
<i>Abrothrix andinus dolichonyx</i> (5), Talabre	26,6	2,35	5 - 25
<i>Abrothrix longipilis</i> (5), Fray Jorge	52,6	2,40	10 - 25
<i>Abrothrix olivaceus</i> (3), Ojo Opache	21,1	2,21	5 - 25
<i>Abrothrix olivaceus</i> (5), Fray Jorge	36,6	1,77	10 - 25
<i>Abrothrix</i> sp. del Salar (3) *, Salar Atacama	16	4,16	15 - 30
<i>Ctenomys fulvus</i> (3) *, Salar Atacama	240	1,26	10 - 20
<i>Eligmodontia puerulus</i> (2) *, Talabre	18, 4	6,76	15 - 20
<i>Octodon degus</i> (5), Fray Jorge	136	0,89	10 - 20
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i> (5), Fray Jorge	27,5	2,77	10 - 25
<i>Phyllotis darwini</i> (5), Fray Jorge	78	1,93	10 - 25
<i>Phyllotis rupestris</i> (5), Q. Jerez	63,6	2,15	10 - 25

EWL más alta (a diferentes Ta) que lo medido en *P. rupestris* (Tabla 6), las diferencias estarían asociadas al tipo de hábitat seleccionado por estas especies. *Abrothrix olivaceus* se encuentra en hábitat mésico, mientras que *P. rupestris* está presente en sectores de laderas rocosas.

La baja tasa de EWL (vía pulmocutánea) en micromamíferos representa un factor importante en la economía de agua para animales que habitan los desiertos (véanse Schmidt-Nielsen 1979, MacMillen 1983). Sin embargo, constituye un alto riesgo para la termorregulación, dado que la EWL participa también en un mecanismo de enfriamiento (termolisis). Una manera de evaluar la capacidad de enfriamiento es estimar la razón entre la termolisis y la producción de calor (%) y registrar la Tb a diferentes Ta (inmediatamente después de medir la EWL). Los datos obtenidos (Tabla 6) indicaron que *P. rupestris* presentó una capacidad de enfriamiento de 70% cuando era mantenido a 35°C, valor que es más alto (a igual Ta) que lo estimado para *A. olivaceus* (45%). Estos cálculos de enfriamiento son

consistentes con los registros de la Tb (medidos a diferentes Ta) para ambas especies, donde se observaron aumentos de temperatura corporal a Ta mayor o igual a 30°C, indicando incapacidad de termorregulación a altas temperaturas ambientales. Sin embargo, sus capacidades de termorregulación son más eficientes que la mostrada por *Octodon degus* en Chile central (Rosenmann 1977). Además, cabe destacar que *A. olivaceus* en comparación a *P. rupestris* presentaría también incapacidad termorregulatoria a bajas Ta (5 y 10°C), observándose que en un ejemplar se produjo hipotermia, y su Tb fue de 33,4°C (a Ta = 5°C), comparado con su valor de Tb en normotermia, y que corresponde a 38,3°C.

Finalmente, al evaluar la eficiencia de la regulación de agua, expresada por $Ta@MWP/EWL = 1$, magnitud referida a un valor de Ta cuando MWP (producción de agua metabólica)/EWL (evaporación) = 1, (MacMillen 1983), se observó que ambas especies de müridos presentaron un índice de eficiencia de regulación del agua relativamente bajo (*P. rupestris* = 7,2°C y *A. oli-*

vaceus = $-7,3^{\circ}\text{C}$). De acuerdo a estos valores se infiere que ambas especies presentan una vía pulmocutánea con escaso grado de especialización fisiológica en comparación a roedores de hábitat xérico (Cortés et al. 1998). Por otra parte, estos bajos valores de $T_{a@MWP/EWL} = 1$, implican un alto costo energético de mantención del balance hídrico, siendo para *A. olivaceus* de 33,3 cal/g h y para *P. rupestris* de 18,2 cal/g h. Estos elevados costos energéticos de mantención del balance hídrico tienen implicancias negativas para estas especies que habitan en ambientes donde tanto el recurso hídrico como el alimentario son escasos.

Adaptaciones al frío

El frío del Altiplano parece haber influido decisivamente en las características externas de varias especies en esta Región. Entre aquellas, la más evidente es el pelaje, que en homeotermos protege de la pérdida de calor corporal. En el ratón chinchilla (*Abrocoma cinerea*, Fig. 5b) se midió en el laboratorio la capacidad de la piel para conducir calor (conductancia térmica) en tres ejemplares. Entre 0 y 20°C dio un valor de $0,059 \text{ ml O}_2/\text{g h }^{\circ}\text{C}$, que fue solamente un 68,6% del esperado para un mamífero de ese tamaño, de acuerdo a la ecuación de Herreid & Kessel (1967). Sin considerar cambios posturales extremos (de cilindro a esfera), dos razones podrían explicar esta diferencia: hipotermia, o una aislación tér-

mica significativamente mayor ($>30\%$) de la esperada para roedores de 130 a 150 gr. Los datos indicaron que la temperatura corporal fue de $36,5 \pm 0,43^{\circ}\text{C}$ (media $\pm$ DE), intervalo $35,9 - 37,5^{\circ}\text{C}$ ($n=17$), lo que cae dentro de la variación normotérmica usual en pequeños mamíferos. Además, dicha temperatura fue de $36,0^{\circ}\text{C}$ inmediatamente después de la exposición por más de una hora a 0°C . En consecuencia, se procedió a evaluar la explicación alternativa.

La Tabla 7 muestra los valores de aislación térmica del pelaje y de pieles depiladas por unidad de superficie, en cuatro especies de roedores de 130 a 300 gramos de peso. La aislación de las pieles depiladas fue similar en las cuatro especies examinadas (coeficiente de variación de media = 12%). Sin embargo, la aislación del pelaje de *A. cinerea* fue 25% mayor que la de la especie congénérica *A. bennetti* de Chile central (Fig. 5d), más de un 80% mayor que la de *Spalacopus*, y más del doble de la de *Octodon degus*. Debido a que esta cualidad puede deberse a la existencia de pelos más largos, o a una mayor densidad de pelos por unidad de superficie, o a una combinación de ambos factores, decidimos comparar la estructura del pelaje de *A. cinerea* con la de otros mamíferos.

En el pelaje de pequeños mamíferos pueden diferenciarse distintos tipos de pelos: (a) pelos largos, tiesos y gruesos denominados monotricos, (b) pelos de recubrimiento, algo más cortos y normalmente

TABLA 7

Aislación térmica (en $\text{cm}^2^{\circ}\text{Ch / cal}$) de pieles normales y depiladas

Thermal insulation ($\text{cm}^2^{\circ}\text{Ch / cal}$) of normal and depilated skins

Especie	Normal	Depilada	Diferencia	Referencia
<i>Abrocoma cinerea</i>	3,157	1,223	1,934	Presente estudio
<i>Abrocoma bennetti</i>	2,7	1,15	1,55	Rosenmann et al., 1981
<i>Spalacopus cyanus</i>	2,23	1,199	1,031	Presente estudio
<i>Octodon degus</i>	2,27	1,49	0,78	Rosenmann et al., 1981

vaceus = $-7,3^{\circ}\text{C}$). De acuerdo a estos valores se infiere que ambas especies presentan una vía pulmocutánea con escaso grado de especialización fisiológica en comparación a roedores de hábitat xérico (Cortés et al. 1998). Por otra parte, estos bajos valores de $T_{a@MWP/EWL} = 1$, implican un alto costo energético de mantención del balance hídrico, siendo para *A. olivaceus* de 33,3 cal/g h y para *P. rupestris* de 18,2 cal/g h. Estos elevados costos energéticos de mantención del balance hídrico tienen implicancias negativas para estas especies que habitan en ambientes donde tanto el recurso hídrico como el alimentario son escasos.

Adaptaciones al frío

El frío del Altiplano parece haber influido decisivamente en las características externas de varias especies en esta Región. Entre aquellas, la más evidente es el pelaje, que en homeotermos protege de la pérdida de calor corporal. En el ratón chinchilla (*Abrocoma cinerea*, Fig. 5b) se midió en el laboratorio la capacidad de la piel para conducir calor (conductancia térmica) en tres ejemplares. Entre 0 y 20°C dio un valor de 0,059 ml $\text{O}_2/\text{g h }^{\circ}\text{C}$, que fue solamente un 68,6% del esperado para un mamífero de ese tamaño, de acuerdo a la ecuación de Herreid & Kessel (1967). Sin considerar cambios posturales extremos (de cilindro a esfera), dos razones podrían explicar esta diferencia: hipotermia, o una aislación tér-

mica significativamente mayor ($>30\%$) de la esperada para roedores de 130 a 150 gr. Los datos indicaron que la temperatura corporal fue de $36,5 \pm 0,43^{\circ}\text{C}$ (media $\pm$ DE), intervalo $35,9 - 37,5^{\circ}\text{C}$ ($n=17$), lo que cae dentro de la variación normotérmica usual en pequeños mamíferos. Además, dicha temperatura fue de $36,0^{\circ}\text{C}$ inmediatamente después de la exposición por más de una hora a 0°C . En consecuencia, se procedió a evaluar la explicación alternativa.

La Tabla 7 muestra los valores de aislación térmica del pelaje y de pieles depiladas por unidad de superficie, en cuatro especies de roedores de 130 a 300 gramos de peso. La aislación de las pieles depiladas fue similar en las cuatro especies examinadas (coeficiente de variación de media = 12%). Sin embargo, la aislación del pelaje de *A. cinerea* fue 25% mayor que la de la especie congénérica *A. bennetti* de Chile central (Fig. 5d), más de un 80% mayor que la de *Spalacopus*, y más del doble de la de *Octodon degus*. Debido a que esta cualidad puede deberse a la existencia de pelos más largos, o a una mayor densidad de pelos por unidad de superficie, o a una combinación de ambos factores, decidimos comparar la estructura del pelaje de *A. cinerea* con la de otros mamíferos.

En el pelaje de pequeños mamíferos pueden diferenciarse distintos tipos de pelos: (a) pelos largos, tiesos y gruesos denominados monotricos, (b) pelos de recubrimiento, algo más cortos y normalmente

TABLA 7

Aislación térmica (en $\text{cm}^2^{\circ}\text{Ch / cal}$) de pieles normales y depiladas

Thermal insulation ($\text{cm}^2^{\circ}\text{Ch / cal}$) of normal and depilated skins

Especie	Normal	Depilada	Diferencia	Referencia
<i>Abrocoma cinerea</i>	3,157	1,223	1,934	Presente estudio
<i>Abrocoma bennetti</i>	2,7	1,15	1,55	Rosenmann et al., 1981
<i>Spalacopus cyanus</i>	2,23	1,199	1,031	Presente estudio
<i>Octodon degus</i>	2,27	1,49	0,78	Rosenmann et al., 1981

más delgados que los monotricos, y (c) pelos lanosos, que son cortos y finos. En este estudio se tomaron muestras al azar de 50 a 60 pelos de cada tipo, y se midió la longitud y diámetro de cada uno. La Tabla 8 destaca los tres tipos de pelos de *A. cinerea*, que fueron mucho más largos que los de otras especies. Sin embargo, el grosor no parece ser muy diferente. El promedio de la longitud de los pelos lanosos, que confiere la mayor parte de la aislación térmica fue 58% mayor en *A. cinerea* que en *M. oeconomus*, especie típica no-hibernante de Alaska. Más aún, los pelos lanosos de *A. cinerea* fueron, a lo menos, tres veces más largos que los de cuatro especies de Sorícidos de las estepas de Rusia (*Sorex* y *Neomys*). Una situación similar se observa en los pelos de recubrimiento, que en *A. cinerea* son tan finos como los de los Sorícidos (24 a 30 μm), pero con una longitud tres veces mayor. Los pelos de recubrimiento del ratón chinchilla andino son 50% más largos que los de *M. oeconomus*, la especie que presenta la mayor longitud de los pelos en la revisión de Ivanter (1994).

Los pelos monotricos de *A. cinerea* tienen una estructura muy característica: presentan un segmento delgado proximal, y uno distal que es más grueso, para terminar en punta de lanza. El segmento proximal se extiende hasta algo más de la mitad de la longitud total del pelo (56%), lo que le permite alcanzar el extremo de los pelos lanosos. El segmento distal es más de 40% más grueso, dependiendo de la zona de la cubierta corporal. Por ejemplo, la razón diámetro distal/diámetro proximal es 1,46 en la zona dorsal, 1,42 en los flancos, y 1,48 en la zona ventral. En la Tabla 8 se comparan los monotricos de cuatro especies; los de *A. cinerea* se destacan claramente por su mayor longitud, pero no por su grosor.

Respecto a la densidad del pelaje, si bien distintos tipos de pelos pueden cumplir funciones especializadas, como protección mecánica (recubrimiento) o sensoriales (monotricos), todos ellos contribuyen junto con los pelos lanosos a configurar las cualidades de aislación térmica del pelaje. Entonces, es deseable evaluar el número de pelos por unidad de superficie de piel. He-

TABLA 8

Longitud (L, en mm) y diámetro (D, en μm) de pelos de pequeños mamíferos.
Datos tomados de Ivanter 1994 y Sealander, 1951

Length (L, in mm) and diameter (D, in μm) of small mammal hairs. Data taken from Ivanter 1994 and Sealander, 1951

Especie, país	Monotricos		Recubrimiento		Lanosos	
	L	D	L	D	L	D
<i>Sorex araneus</i> , URSS	8,5	30,2	7,5	30,1	5,9	7,2
<i>Sorex caecutiens</i> , URSS			7,5	27,0	5,2	7,9
<i>Sorex minutus</i> , URSS			6,5	23,8	4,2	6,1
<i>Neomys fodiens</i> , URSS	8,0	50,0	5,2	27,6	6,0	9,8
<i>Talpa europea</i> , URSS			11,2	27,8	10,1	9,7
<i>Sicista betulina</i> , URSS			8,4	17,4	7,5	15,8
<i>Clethrionomys glareolus</i> , URSS			11,2	20,1	9,4	11,9
<i>Microtus oeconomus</i> , URSS			15,1	48,6	12,3	16,4
<i>Abrocoma cinerea</i> *, Chile	32,4	47,8**	23,4	29,2	19,4	20,7
<i>Spalacopus cyanus</i> *, Chile	15,6	52,0**	13,3	40,6	11,6	21,6
<i>Peromyscus leucopus</i> , USA			9,1		6,5	
<i>Peromyscus maniculatus</i> , USA			8,9		6,6	

* Presente estudio ** media de segmentos proximal y distal

mos empleado dos métodos para estimar densidad de pelos: (a) preparaciones histológicas de cortes transversales de piel (tinción hematoxilina-eosina), y (b) observación directa al microscopio de pieles depiladas. Con ambos métodos se observa que los pelos de *A. cinerea* se disponen en grupos que se originan en amplios sacos de folículos, los que a su vez se distribuyen regularmente por toda la piel. Esta característica permite estimar la densidad de los pelos con relativa facilidad.

El recuento de pelos estimado en 40 sacos foliculares de distintas áreas de la piel dio un promedio de $10,1 \pm 2,29$ pelos por grupo (saco) folicular. Usando microfotografías de cuatro áreas de la piel, se determinó que el número de grupos foliculares por unidad de superficie fue de $6,96 \pm 0,35$ por mm^2 (media $\pm$ DE). La densidad media de los pelos de la piel (dorsal, lateral y ventral) resultó ser de 70,9 pelos por mm^2 , o en números redondos $7\,000 \pm 800$ por cm^2 (media $\pm$ DE). La mayor densidad se encontró en la zona dorsal y varió entre 8 200 y 9 000 por cm^2 . Se determinó que la densidad en *Spalacopus cyanus*, especie de similar tamaño corporal que habita Chile central, alcanzó sólo 2 824 por cm^2 . Cabe destacar que la densidad del pelaje de conejo es de $4\,100 \pm 260$ por cm^2 (Tregear 1965), valor que contrasta con los más de $10\,000/\text{cm}^2$ citados para el lemming ártico *Dicrostonyx groenlandicus* (Steudel et al. 1994).

La aislación térmica del pelaje depende tanto de la longitud como de la densidad de los pelos; las especies que presentan alta densidad tienen generalmente pelos relativamente más cortos. Esta relación entre densidad y longitud no parece cumplirse en *A. cinerea*, lo que permite explicar su baja conductancia térmica. La baja conductancia térmica de *A. cinerea* se explica definitivamente por las cualidades estructurales de su pelaje, que es de alta densidad y de mayor longitud que la que presentan otros roedores de conductancia térmica cercana a la esperada. Es muy probable que la alta densidad del pelaje de *A. cinerea* le permita

además evitar en gran medida la pérdida de calor por convección forzada, típica del ambiente andino. De esta manera, vientos de hasta 30 km/h pueden tener muy poca penetración, como ocurre en mamíferos cuyo pelaje tiene una densidad de pelos superior a $1\,000/\text{cm}^2$ (Tregear 1965). En otras especies del Altiplano de la II Región, el pelaje es también suave, largo y abundante. Tal es el caso de la chinchilla de cola corta (Fig. 5a), la vizcacha, y la vicuña (Spotorno & Veloso 1990).

Pero el pelaje no es la única modificación biológica que puede disminuir la pérdida de calor. El acortamiento de las orejas, de la cola o de las extremidades también pueden producir este efecto, aunque existen restricciones a esta reducción, ya que esos órganos tienen otras funciones que dependen de su tamaño. El ratón chinchilla de la puna, ya nombrado, presentó efectivamente cola y orejas más cortas que su congénere de Chile central, *Abrocoma bennetti* (Fig. 5b comparada con Fig. 5d). Lo mismo puede señalarse cuando se compara la chinchilla de cola corta, *Chinchilla brevicaudata*, con la chinchilla chilena o costina de Chile central, *Chinchilla lanigera* (Fig. 5a comparada con Fig. 5c).

La vida subterránea también disminuye la pérdida de calor. A pesar de las condiciones climáticas extremas del ambiente altiplánico, los registros de temperatura de las galerías del tacorro *Ctenomys opimus* indicaron una mayor estabilidad térmica (intervalo 6 - 13°C) que las del ambiente exterior (7,5 - 35°C). Dicha estabilidad térmica en las galerías favorecería la termorregulación (normotermia), dado que dicha temperatura estaría por debajo la zona de termoneutralidad de este roedor caviomorfo.

Dietas

Los hábitos y preferencias alimentarias exhibidas por los micromamíferos de hábitats xéricos constituyen estrategias conductuales y/o ecológicas, que en conjunto con al-

gunas especializaciones fisiológicas son atributos que favorecen su adecuación biológica. Todos los caviomorfos y varios de los cricétidos que habitan los ambientes áridos de Suramérica son herbívoros. Algunos cricétidos son principalmente insectívoros (e.g., *Akodon*, *Abrothrix*), mientras que otros son omnívoros (e.g., *Phyllotis*, *Orloryzomys*, *Eligmodontia*) con una cierta tendencia a la granivoría (Mares & Rosenzweig 1978, Meserve & Glanz 1978).

Nosotros analizamos los hábitos y preferencias dietarias de algunas especies del Salar de Atacama y del sector precordillerano de la Puna, a partir del análisis microhistológico de las fecas y de algunos estómagos. En el borde del Salar de Atacama se analizó la dieta de *Ctenomys fulvus* a partir de fecas frescas colectadas durante julio-agosto de 1996, en los sectores donde existía un número importante de colonias de este roedor. Se encontró que el tacorro consume principalmente la gramínea *Distichlis spicata* (88,3%, ver Fig. 1d) y en menor proporción la compuesta *Pluchea absinthioides* (11,7%). Es importante mencionar que *Distichlis spicata* es la especie aparentemente más abundante. Este roedor mostró entonces una dieta restringida a sólo dos especies de plantas, a pesar de que el arbusto *Atriplex atacamensis* es relativamente abundante.

También examinamos el contenido estomacal de tres ejemplares de la nueva especie de *Abrothrix* (Spotorno et al. 1998, ver Fig. 3), capturada al interior del Salar de Atacama, donde ningún tipo de vegetación puede desarrollarse. Los hábitos alimentarios de esta especie resultaron ser esencialmente insectívoros/carnívoros, ya que en los estómagos se encontró gran cantidad de partes de arácnidos e insectos, principalmente dípteros de la familia Ephydriidae, los cuales se observaron en grandes cantidades cerca de los afluentes (lagunas) del Salar. También encontramos en los estómagos restos de escamas de reptiles que corresponden probablemente a *Liolaemus fabiani*, único reptil capturado en el área.

Este dato fue corroborado por la observación directa de la depredación de este roedor sobre *L. fabiani*. Los hábitos alimentarios del *Abrothrix* del Salar de Atacama serían una exaptación para adecuarse en ambientes de escasos recursos alimentarios, lo cual debiera también reflejarse a nivel estructural y enzimático del sistema digestivo de esta especie.

Finalmente se analizaron los hábitos y preferencias dietarias de *Abrocoma cinerea* y *Lagidium viscacia*, dos roedores sintópicos (ver Fig. 2) que habitan sectores cordilleranos áridos del altiplano (3 500 a 5 000 m de altura). El hábitat de ambas especies está caracterizado por grandes rocas utilizadas como refugios y por la presencia de siete especies vegetales (seis arbustos y una herbácea), pertenecientes a cuatro familias y seis géneros. La condición sintópica de estas especies de roedores permite plantearse algunas hipótesis en relación al grado de competencia y segregación del nicho trófico y espacial.

Los resultados indican que *Abrocoma cinerea* consume el 42,9% de las plantas presentes en el sector, mostrando un alto consumo de *Baccharis boliviensis* (73,4%), seguido de *Lupinus ananeanus* (15,4%) y en menor proporción *Atriplex* sp. (0,5%). Una escasa cantidad de fibras es consumida por esta especie, que corresponden a tejidos conductores y parte de la corteza (2,8%). Sólo el 7,8% del material consumido no fue reconocido. En cambio, en *Lagidium viscacia* un alto porcentaje de material consumido no fue reconocido (35,5%). El ítem de mayor consumo fue *Stipa* sp. (26,5%), seguido por *Atriplex* sp. (10,4%), *Lupinus ananeanus* (5,1%), *Pluchea absinthioides* (2,0%), *Distichlis spicata* (1,7%), *Ephedra breana* (0,3%) y *Baccharis tola* (0,1%). En general, la vizcacha presenta un mayor consumo de fibras (18,3%) que el ratón chinilla. Basados en la dieta de invierno, se concluye que estas dos especies de roedores sintópicos consumen diferentes ítems dietarios, excepto *Lupinus ananeanus* (Papilionaceae), de tal manera que la sobrepo-

sición de nichos tróficos para estas especies es relativamente bajo.

PROYECCIONES DE LA INVESTIGACIÓN

La fauna de la II Región de Antofagasta posee una relativa singularidad de especies que la distingue de las regiones vecinas. Dado que en principio los procesos biológicos, climáticos y geológicos que producen el endemismo afectan a todos los grupos de organismos, las especies endémicas aquí detectadas en tres grupos independientes constituyen una fuerte indicación de que otros grupos biológicos también presentarán especies endémicas aún no detectadas. Esto significa que se requieren trabajos adicionales en la II Región para establecer la verdadera riqueza biológica de este territorio.

Una segunda proyección importante de nuestro trabajo deriva de este mismo hecho: el grado de endemismo de las especies de la Región ha sido subestimado. Como el grado de endemismo es uno de los más importantes criterios para la selección de sitios de importancia para la conservación (i.e., designación de áreas protegidas tales como parques, reservas, etc.), no es extraño que sólo dos sitios de la II Región fueron calificados como sitios prioritarios I (Urgente) en la más reciente revisión (Muñoz et al. 1996): Península de Mejillones y Paposo. Sobre la base de nuestros resultados, sugerimos que otros dos sitios (Volcán Lincabur y Volcán Llullaillaco y sitios aledaños), allí considerados sólo como "Importantes", sean elevados a la prioridad "Urgente". Igualmente, parece razonable elevar a sitio "Importante" la ampliación de la Reserva Nacional Los Flamencos. Estas sugerencias se verían reforzadas si efectivamente se realizaran investigaciones adicionales en las áreas correspondientes sobre la sistemática, ecología y biogeografía de la flora y fauna de la Región.

Un desarrollo reciente del análisis macroevolutivo establece que "el control externo primario de la tasa de especiación es

la complejidad litosférica, que se relaciona directamente con el número de barreras climáticas que promueven el aislamiento geográfico" (Cracraft 1982, p. 348). Los grandes cambios climáticos y litosféricos ocurridos en la historia geológica reciente de la Cordillera de los Andes sugieren que la tasa de especiación en esta Región debe ser alta. Esta interesante hipótesis debería ser verificada empíricamente.

Adicionalmente, el mismo autor propone que "la probabilidad de extinción es inversamente proporcional al grado de favorabilidad ambiental a la que está sometida una especie" (Cracraft 1982, p. 362). Y también sugiere que: "En términos de los regímenes climáticos actuales, los ambientes altamente favorables pueden ser caracterizados por una temperatura anual media alta (23-28°C), intervalos de temperatura media anual bajas, y precipitaciones anuales altas (generalmente 200-250 cm, o más) distribuidas uniformemente a lo largo del año". Es evidente que según tales criterios, la mayor parte de los ambientes de la II Región serían muy poco favorables para la vida, y por tanto sus especies estarían más expuestas a la extinción en comparación con otras regiones más favorables. Esta fragilidad se ha acentuado por una ocupación humana ya milenaria, y particularmente por algunos signos evidentes de sobreexplotación actual, así como de masiva contaminación (i.e., cuenca del río Loa). Por ejemplo, los rebaños de camélidos domesticados de las comunidades de la Puna y Precordillera ya comenzaron a incluir corderos y peor aún, caprinos, desconociendo los dramáticos efectos que esto tendrá sobre la vegetación natural y sus futuros rebaños, como lo demuestra la experiencia secular de la IV Región. Alertamos a los organismos regionales para buscar medidas correctivas y el diseño de modelos sustentables para la II Región.

En este trabajo hemos detectado un grado de endemismo en la Región mayor que el documentado en la literatura, reportado la presencia de varias especies

nuevas de mamíferos, aves y cecidias, y algunas de las adaptaciones particulares que explican en parte la sobrevivencia en esas duras condiciones ambientales. Esto finalmente apunta al segundo factor controlador de la tasa de especiación: los mecanismos intrínsecos. Es decir, las propiedades internas de los organismos, su capacidad genómica, evolutiva y ecológica que les permite interactuar eficazmente con su medio. Por todas estas razones, ahora podemos valorar los ambientes y biomas de la II Región como un gran laboratorio natural de ambientes extremos, donde podemos aprender aún más de la extraordinaria fuerza y creatividad de la vida para sobrevivir y persistir más allá de los límites conocidos.

AGRADECIMIENTOS

Trabajo financiado por el proyecto Fondecyt N° 198 0017, del Programa Sectorial Biomas y Climas Terrestres y Marinos del norte de Chile. Agradecemos el trabajo editorial de los revisores, los permisos de captura otorgados por el Servicio Agrícola y Ganadero, el material de *Akodon albiventer* facilitado por el Dr. Pablo Marquet, la colaboración de Marcia Orell, Cristián Osorio y Alicia Arredondo en los trabajos sobre propiedades térmicas del pelaje de *Abrocoma*, de Alejandra Mendizábal en el estudio de los apéndices de *Abrocoma*, de Juan Oyarce en los trabajos de terreno, bioterio y laboratorio, y la ayuda de muchos habitantes de la II Región durante los trabajos de terreno.

LITERATURA CITADA

- ABRAHAMSON W & A WEIS (1987) Nutritional ecology of arthropod gall makers. En: F Slansky & G Rodríguez (eds) Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates: 235-258. J. Wiley & Sons, New York.
- ANANTHAKRISHNAN TN (1984) Biology of gall insects. Oxford & IBH Publishing Co., 362 pp.
- ANDERSON S (1997) Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. Bulletin of the American Museum of Natural History 231: 1-652.
- ARAYA B & G MILLIE (1986) Guía de campo de las aves de Chile. Editorial Universitaria, Santiago. 389 pp.
- ARAYA B, M BERNAL, RP SCHLATTER & M SALLABERRY (1995) Lista patrón de las aves chilenas. Editorial Universitaria, Santiago. 35 pp.
- BERNAYS E & R CHAPMAN (1994) Host-plant selection by phytophagous insects. Chapman and Hall, New York. 312 pp.
- BROWNFIELD MS & BA WUNDER (1976) Relative medullary area a new structural index for estimating urinary concentrating capacity of mammals. Comparative Biochemistry and Physiology 55: 69-75.
- CANEVARI M, P CANEVARI, GR CARRIZO, G HARRIS, JR MATA & RJ STRANECK (1991) Aves Argentinas, Tomo I. Fundación Acindar, Buenos Aires. 411 pp.
- CONTRERAS L (1993) Effect of global climate change on terrestrial mammals of Chile. En: HA Mooney, ER Fuentes & RI Kronberg (eds) Earth system responses to global change: 285-293. Academic Press, New York.
- CORTES A, M ROSENMAN & C BAEZ (1990) Función del riñón y del pasaje nasal en la conservación de agua corporal en roedores simpátridos de Chile central. Revista Chilena de Historia Natural 63: 279-291.
- CRACRAFT J (1982) A nonequilibrium theory for the rate control of speciation and extinction and the origin of macroevolutionary patterns. Systematic Zoology 31: 348-365.
- CRACRAFT J (1985) Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna areas of endemism. Ornithological Monographs 36: 49-84.
- DI CASTRI F (1968) Esquisse écologique du Chili. Biologie de la Amérique Australe 4: 7-52.
- GALLARDO MH (1979) Las especies chilenas de *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae). I. Estabilidad cariotípica. Archivos de Biología y Medicina Experimentales, (Chile) 12: 71-82.
- GLADE AA (1993) (ed) Libro Rojo de los Vertebrados terrestres de Chile. CONAF, Santiago, 67 pp.
- HAGEN K, R DADD & J REESE (1984) The food of insects. En: Huffaker C & R Rabb (eds) Ecological Entomology: 79-112. John Wiley & Sons, New York.
- HERREID CF & B KESSEL (1967) Thermal conductance in birds and mammals. Comparative Biochemistry and Physiology 21: 405-414.
- IVANTER EV (1994) The structure and adaptive peculiarities of pelage in Soricine shrews. En: Merrit JF et al. (eds) Advances in biology of shrews: 441-454. Carnegie Museum of Natural History, Special Publication N° 18, Pittsburgh.
- JAKSIC F (1997) Ecología de los Vertebrados de Chile. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago. 262 pp.
- KELT DA, JH BROWN, EJ HESKE, PA MARQUET, SR MORTON, JRW REID, KA ROGOVIN & G SHENBROT (1996) Community structure of desert small mammals: Comparisons across four continents. Ecology 77: 746-761.
- KEMPF N (1985) Aves de Bolivia. Editorial Gisbert, La Paz. 156 pp.
- KOFORD CB (1957) The vicuña and the puna. Ecological Monographs 27: 153-219.
- KOFORD CB (1968) Peruvian desert mice water independence, competition, and breeding cycle near the Equator. Science 160: 552-553.
- KRAMER KM, JA MONJEAU, EC BIRNEY & RS SIKES (in press). Phyllotis xanthopygus. Mammalian species.

- LAWTON JH (1989) Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28: 23-39.
- LOZADA M, JA MONJEAU, KM HEINEMANN, N GUTHMANN & EC BIRNEY (1996) *Abrothrix xanthorhinus*. *Mammalian Species* 540: 1-6.
- MACMILLEN R (1972) Water economy of nocturnal desert rodents. *Symposium of the Zoological Society, London*, 31: 147-174.
- MACMILLEN R (1983) Water regulations in *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy* 64: 38-47.
- MADDISON WP & D MADDISON (1992) MacClade analysis of phylogeny and character evolution, Version 3.0, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 398 pp.
- MANN G (1945) Mamíferos de Tarapacá. *Biológica (Chile)* 2: 23-98.
- MANN G (1978) Los pequeños mamíferos de Chile. *Gayana (Zoología) (Chile)* 40: 1-342.
- MARES MA (1977) Water economy and salt balance in a South American desert rodent, *Eligmodontia typus*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 56A: 325-332.
- MARES MA & ML ROSENZWEIG (1978) Granivory in North and South American deserts. *Ecology* 59: 235-241.
- MARES MA, RA OJEDA & MP KOSCO (1981) Observations on the distribution, and ecology of the mammals of Salta Province, Argentina. *Annals of the Carnegie Museum* 50: 151-206.
- MARES M, RA OJEDA & RM BARQUEZ (1989) Guide to the mammals of Salta Province. University of Oklahoma Press, Norman.
- MARES MA, RA OJEDA, JK BRAUN & RM BARQUEZ (1997) Systematics, distribution, and ecology of the mammals of Catamarca Province, Argentina. En: Yates TL, WL Ganon & DE Wilson (eds) *Life among the muses: Papers in honor of James S. Findley*: 89-141. The Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico, Albuquerque.
- MARES M, RA OJEDA, CA BORGHI, SM GIANONNI, GB DIAZ & JK BRAUN (1997) How desert rodents overcome halophytic plant defenses. *Bioscience* 47: 699-704.
- MARQUET P (1994) Diversity of small mammals in the Pacific coastal desert of Peru and Chile and in the adjacent Andean area biogeography and community structure. *Australian Journal of Zoology* 42: 527-542.
- MATTSON, W (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 149-161.
- MAYNARD L & J LOOSLI (1978) *Animal nutrition*. McGraw-Hill, New York. 479 pp.
- MESERVE PL & WE GLANZ (1978) Geographical ecology of small mammals in the northern Chilean arid zone. *Journal of Biogeography* 5: 135-148.
- MUÑOZ M, H NUÑEZ & J YANEZ (eds) (1996) *Libro Rojo de los sitios prioritarios para la conservación de la diversidad biológica en Chile*. CONAF, Santiago. 203 pp.
- MYERS P, JL PATTON & MF SMITH (1990) A review of the boliviensis group of *Akodon* (Muridae Sigmodontinae) with emphasis on Peru and Bolivia. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*: 177 1-104.
- NUÑEZ L (1989) Los primeros pobladores. En: Hidalgo J, V Schiappacasse, H Niemeyer, C Aldunate & I Solimano (eds) *Culturas de Chile, Prehistoria*: 13-32, Editorial Andrés Bello, Santiago. 460 pp.
- NUÑEZ C & F SAIZ (1994) Cecidias en vegetación autóctona de Chile de clima mediterráneo. *Anales del Museo de Historia Natural, Valparaíso (Chile)* 22: 57-80.
- OSGOOD W (1943) The mammals of Chile. *Fieldiana (Zoological Series)* 30: 1-268.
- PALMA RE (1997) *Thylamys elegans*. *Mammalian Species* 572: 1-4.
- PATTON JL & MF SMITH (1992) Evolution and systematics of akodontine rodents (Muridae Sigmodontinae) of Peru, with emphasis on the genus *Akodon*. *Memorias del Museo de Historia Natural UNSM, Peru* 21: 83-103.
- PEARSON OP (1951) Mammals of the highlands of southern Peru. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 106: 117-174.
- PEARSON O (1982) Distribución de pequeños mamíferos en el Altiplano y los desiertos del Perú. En Salinas P (ed) *Zoología Neotropical*: 263-284. Mérida.
- PEARSON OP & CP RALPH (1978) The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural Javier Prado, Lima* 18: 1-97.
- PRICE P, C BOUTON, P GROSS, B MCPHERON & J WEIS (1980) Interaction among three trophic levels influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 41-65.
- RAU J, C ZULETA, A GANTZ, F SAIZ, A CORTES, L YATES, A SPOTORNO & E COUVE (1998) Biodiversidad de artrópodos y vertebrados terrestres del Norte Grande de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 527-554.
- REIG OA (1986) Diversity pattern and differentiation of High Andean rodents. En Vuilleumier F & M Monasterio (eds) *High altitude tropical biogeography*: 404-439. Oxford University Press, New York.
- REIG OA (1987) An assessment of the systematics and evolution of the Akodontini, with the description of new fossil species of *Akodon* (Cricetidae Sigmodontinae). *Fieldiana (Zoology)* 39: 347-400.
- REISE R & W VENEGAS (1987) Catalogue of records, localities and biotopes from research work on small mammals in Chile and Argentina. *Gayana, Zoología (Chile)* 51: 103-130.
- ROSENMAN M (1977) Regulación térmica en *Octodon degus*. *Medio Ambiente (Chile)* 3: 127-131.
- SAIZ F & C CASTRO (1997) Aspectos ecológicos de las cecidias de *Baccharis linearis* (R. et P.) Pers., en Chile central. *Acta Entomológica Chilena* 21: 55-67.
- SAIZ F & C NUÑEZ (1997) Estudio ecológico de los cecidios de hoja y de rama de *Schinus polygamus* y *S. latifolius* (Anacardiaceae), Chile. *Acta Entomológica Chilena* 21: 39-53.
- SAIZ F & C NUÑEZ (1998) Cecidias de la Segunda Región de Chile. Descripción de 26 entidades nuevas. *Revista Chilena de Entomología* 25: en prensa.
- SAIZ F & M PAZ (1997) Aspectos ecológicos de las cecidias de *Baccharis salicifolia* (R. et P.) Pers. en Chile central. *Anales del Museo de Historia Natural, Valparaíso (Chile)* 24: en prensa.
- SCHMIDT-NIELSEN K (1979) *Animal physiology adaptation and environment*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SEALANDER JA (1951) Survival of *Peromyscus* in relation to environmental temperature and acclimation at high and low temperatures. *American Midland Naturalist* 46: 257-311.
- SHORTHOUSE J & O ROHFRIETSCH (1992) *Biology of insect-induced galls*. Oxford University Press, London. 285 pp.
- SIKES RS, JA MONJEAU, EC BIRNEY, CJ PHILLIPS & JR HILLYARD (1997) Morphological versus chromosomal and molecular divergence in two species

- of *Eligmodontia*. Zeitschrift für Säugetierkunde 62: 265-280.
- SIMONETTI J, M KALIN-ARROYO, A SPOTORNO & E LOSADA (eds) (1995) Biodiversidad de Chile. CONICYT, Santiago. 364 pp.
- SMITH MF & JL PATTON (1993) The diversification of South American murid rodents evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. Biological Journal of the Linnean Society 50: 149-177.
- SPERBER I (1944) Studies of the mammalian kidney. Zoologiska bidrag Uppsala 22: 249-431.
- SPOTORNO A (1976) Análisis taxonómico de tres especies altiplánicas del género *Phyllotis* (Rodentia, Cricetidae). Anales Museo de Historia Natural, Valparaíso (Chile) 9:141-161.
- SPOTORNO A (1979) Contrastación de la macrosistemática de roedores Caviomorfos por análisis comparativo de la morfología reproductiva masculina. Archivos de Biología y Medicina Experimentales (Chile) 12: 97-106.
- SPOTORNO A & A VELOSO (1990) Flora and Fauna of the Altiplano. En: Schull WF & F Rothhammer (eds) Strategies in human adaptation to a rigorous environment the Aymara: 19-32, Kluwer Academic Publications, Dordrecht. 265 pp.
- SPOTORNO AE, C ZULETA & A CORTES (1990) Evolutionary systematics and heterochrony in *Abrothrix* species (Rodentia, Cricetidae). Evolución Biológica 4: 37-62.
- SPOTORNO AE, J SUFAN-CATALAN & LI WALKER (1994). Cytogenetic diversity and evolution of Andean *Eligmodontia* species (Rodentia, Muridae). Zeitschrift für Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology 59: 299-308.
- SPOTORNO AE, JC MARIN, M YEVENES, LI WALKER, R FERNANDEZ-DONOSO, S BERRIOS, J PINCHEIRA & E PALMA (1997) Chromosome divergences among American marsupials and the Australian affinities of the American *Dromiciops*. Journal of Mammalian Evolution 4: 259-269.
- STEBPAN SJ (1995). Revision of the Tribe Phyllotini (Rodentia Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. Fieldiana (Zoology) 80: 1-112.
- STEBPAN SJ (1998) Phylogenetic relationships and species limits within *Phyllotis* (Rodentia Sigmodontinae): concordance between mtDNA sequence and morphology. Journal of Mammalogy 79: 573-593.
- STEUDEL K, WP PORTER & D SHER (1994) The biophysics of Bergmann's rule a comparison of the effects of pelage and body size variation on metabolic rate. Canadian Journal of Zoology 72: 70-77.
- STRONG D, JH LAWTON & R SOUTHWOOD (1984) Insects on plants. Community patterns and mechanisms. Blackwell Scientific Publications, London. 313 pp.
- SWOFFORD DL (1993) PAUP Phylogenetic analysis using parsimony, Version 3.1, Computer program distributed by the Illinois Natural History survey, Champaign, Illinois.
- TREGGAR RT (1965) Hair density, wind speed, and heat loss in mammals. Journal of Applied Physiology 20: 796-801.
- VELOSO & E BUSTOS (eds) (1982) El ambiente natural y las poblaciones humanas de los Andes del Norte Grande: 1-268. ROSTLAC, UNESCO, Montevideo.
- VUILLEUMIER F (1972) Bird species diversity in Patagonia (temperate South America). American Naturalist 106: 266-270.
- VUILLEUMIER F (1985) Forest birds of Patagonia ecological geography, speciation, endemism, and faunal history. Ornithological Monographs 36: 255-304.
- VUILLEUMIER F (1986). Origins of the neotropical avifaunas of the high Andes. En: Vuilleumier F & M Monasterio (eds) High altitude tropical biogeography: 586-622. Oxford University Press, New York.
- VUILLEUMIER F (1995) Components of biodiversity in the avifauna of Patagonian steppes. Southern Connection Newsletter 7: 6-17.
- WEIS A, R WALTON & C CREGO (1988) Reactive plant tissue sites and the population biology of gall makers. Annual Review of Entomology 33: 467-486.
- WINGE ES (1986) Domestication of Andean mammals. En: Vuilleumier F & M Monasterio (eds) High altitude tropical biogeography: 246-264. Oxford University Press, New York.

APENDICE I

Nombre común y científico de las especies de aves terrestres observadas en Antofagasta, Chile, entre 1996 y 1998. E = especies desérticas indicadas por Araya & Millie (1984), aquí consideradas posibles endémicas. * = especies observadas en una única localidad entre las nueve estudiadas en por lo menos dos muestreos. N = especies que extienden su distribución a la II Región.

Common and scientific name of terrestrial bird species observed in Antofagasta, Chile, during 1996- 1998. E = desertic species considered by Araya & Millie (1984) here qualified as possible endemics. * = species observed in a single locality among the nine studied at least twice. N = species whose geographic distribution is extended.

TINAMIFORMES

Perdiz de la puna

Tinamotis pentlandii

RHEIFORMES

Ñandú de la puna

* *Pterocnemia pennata*

CICONIIFORMES

Huairavo

Nycticorax nycticorax

FALCONIFORMES

Cóndor	*	<i>Vultur gryphus</i>
Jote de cabeza negra	*	<i>Coragyps atratus</i>
Jote de cabeza colorada	*	<i>Cathartes aura</i>
Aguila pescadora	*	<i>Pandion haliaethus</i>
Vari		<i>Circus cinereus</i>
Aguila	*	<i>Geranoaetus melanoleucus</i>
Aguilucho		<i>Buteo polyosoma</i>
Traro	*	<i>Polyborus plancus</i>
Carancho cordillerano		<i>Phalcoboenus megalopterus</i>
Cernícalo	*N	<i>Falco sparverius</i>
Halcón perdiguero		<i>Falco femoralis</i>

GALLIFORMES

Codorniz		<i>Callipepla californica</i>
----------	--	-------------------------------

CHARADRIIDAE

Chorlito cordillerano	*	<i>Phegornis mitchellii</i>
Becacina de la puna	*	<i>Gallinago andina</i>
Perdicita cojón	*	<i>Thinocorus orbignyianus</i>

COLUMBIFORMES

Paloma	*	<i>Columba livia</i>
Paloma de alas blancas	E	<i>Zenaida asiatica</i>
Tórtola		<i>Zenaida auriculata</i>
Tortolita de la puna		<i>Metriopelia aymara</i>
Tórtola cordillerana		<i>Metriopelia melanoptera</i>

PSITTACIFORMES

Perico cordillerano		<i>Bolborhynchus aurifrons</i>
---------------------	--	--------------------------------

STRIGIFORMES

Lechuza	*	<i>Tyto alba</i>
Tucúquere	*	<i>Bubo virginianus</i>
Chuncho	*	<i>Glaucidium nanum</i>
Pequén	*	<i>Athene cunicularia</i>

CAPRIMULGIFORMES

Gallina ciega peruana	*	<i>Chordeiles acutipennis</i>
Gallina ciega		<i>Caprimulgus longirostris</i>

APODIFORMES

Picaflor de la puna	*	<i>Oreotrochilus estella</i>
Picaflor cordillerano	*	<i>O. leucopleurus</i>

PASSERIFORMES

Minero		<i>Geositta cunicularia</i>
Minero cordillerano	*	<i>Geositta rufipennis</i>
Bandurrilla de pico recto	*	<i>Upucerthia ruficauda</i>
Bandurrilla de las piedras	*	<i>Upucerthia andaecola</i>
Bandurrilla		<i>Upucerthia dumetaria</i>
Churrete acanelado		<i>Cinclodes fuscus</i>
Churrete		<i>Cinclodes patagonicus</i>
Churrete de alas blancas		<i>Cinclodes atacamensis</i>
Tijeral		<i>Leptasthenura aegithaloides</i>
Canastero chico		<i>Asthenes modesta</i>
Canastero	N	<i>Asthenes humicola</i>
Trabajador		<i>Phleocryptes melanops</i>

Mero gaucho	N	<i>Agriornis montana</i>
Diucón	*	<i>Xolmis pyrope</i>
Dormilona de nuca rojiza		<i>Muscisaxicola rufivertex</i>
Dormilona fraile	*	<i>Muscisaxicola flavinucha</i>
Dormilona rufa		<i>Muscisaxicola capistrata</i>
Dormilona de frente negra	*	<i>Muscisaxicola frontalis</i>
Dormilona gigante	*N	<i>Muscisaxicola albifrons</i>
Dormilona cenicienta	*	<i>Muscisaxicola cinerea</i>
Dormilona tontita		<i>Muscisaxicola macloviana</i>
Dormilona chica		<i>Muscisaxicola maculirostris</i>
Colegial del norte		<i>Lessonia oreas</i>
Golondrina chilena	*	<i>Tachycineta meyeni</i>
Golondrina de dorso negro		<i>Pygochelidon cyanoleuca</i>
Chercán		<i>Troglodytes aedon</i>
Zorzal cuyano		<i>Turdus chiguanco</i>
Zorzal	*N	<i>Turdus falcklandii</i>
Tenca de alas blancas	*	<i>Mimus triurus</i>
Bailarín chico	*	<i>Anthus correndera</i>
Naranjero	*N	<i>Thraupis bonariensis</i>
Chirihue cordillerano		<i>Sicalis uropygialis</i>
Chirihue dorado	*	<i>Sicalis auriventris</i>
Chirihue verdoso		<i>Sicalis olivascens</i>
Chirihue		<i>Sicalis luteiventris</i>
Chicol		<i>Zonotrichia capensis</i>
Cometocino de Gay		<i>Phrygilus gayi</i>
Cometocino del norte		<i>Phrygilus atriceps</i>
Yal		<i>Phrygilus fruticeti</i>
Pájaro plomo	*	<i>Phrygilus unicolor</i>
Cometocino de dorso castaño	*	<i>Phrygilus dorsalis</i>
Cometocino de Arica	*N	<i>Phrygilus erythronotus</i>
Plebeyo	*	<i>Phrygilus plebejus</i>
Pizarrita	E	<i>Xenospingus concolor</i>
Jilguero negro		<i>Carduelis atrata</i>
Jilguero cordillerano		<i>Carduelis uropygialis</i>
Jilguero		<i>Carduelis barbata</i>
Gorrión		<i>Passer domesticus</i>