

GEOECOLOGÍA de los ANDES desérticos. La Alta Montaña del Valle del Elqui. CEPEDA P., J. (ed) (2006): 475-521. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena. Chile.

RELACIONES DE ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD DE LA ENTOMOFAUNA DEL HUMEDAL TAMBO-PUQUÍOS

JORGE CEPEDA P^(1,4), MARTA POLA⁽²⁾, CARLOS ZULETA⁽¹⁾ & CHRISTIAN GONZÁLEZ⁽³⁾

Resumen. *Las vegas altoandinas de la región desértico transicional de Chile concentran importantes recursos ecosistémicos para la fauna silvestre y el ganado trashumante. También constituyen filtros y reservorios de agua para el consumo humano y minero. Los principales rasgos en la zona de estudio son: (a) el tamaño y la complejidad paisajística; (b) la fitocenosis azonal; (c) la riqueza, abundancia y calidad de su vida silvestre; (d) el patrón hidrológico, y (e) las características áridas de su entorno. En este trabajo se evaluaron las relaciones de abundancia relativa de la entomofauna de tres vegas seleccionadas según su condición hídrica y asociadas a la cuenca del Río Elqui (IV Región), en la Cordillera de Doña Ana. Postulamos que la condición hídrica de la vega constituye un factor ecológico importante en la determinación de las relaciones de abundancia relativa de su entomofauna. De acuerdo al actual conocimiento taxonómico de los insectos del área, se registra la presencia de 16 órdenes, 80 familias y 56 taxa inferiores (e.g., género y especie incluidos en esta cifra). Los órdenes numéricamente importantes corresponden a Collembola (grupo edáfico); Thysanoptera, Homoptera y Hemiptera (grupo asociado al follaje), y Diptera, Lepidoptera e Hymenoptera (grupo volador). Se detectaron diferencias significativas en la riqueza y abundancia relativa entre vegas a nivel de órdenes y familias de Insecta. Veinte de las 42 familias numéricamente dominantes aparecen como taxa vega-dependiente. La abundancia y distribución local de algunos taxa de Diptera reflejaron la dinámica hidrológica de las vegas, particularmente aquéllas cuyos ciclos biológicos están asociados a la existencia de acumulaciones superficiales de agua (e.g., pozas interiores).*

(1) Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena (www.biouls.cl), Casilla 599, La Serena, Chile.

(2) Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Madrid, Cantoblanco, Madrid, España.

(3) Instituto de Entomología, Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Santiago, Chile.

(4) email: jcepeda@userena.cl

Palabras clave. *Ecosistemas áridos altoandinos, biodiversidad andina, insectos andinos, humedales andinos, estructura de comunidades.*

Abstract. *Vegas are wetlands of most ecological relevance to the highland ecosystem of the transitional desert of Chile. They provide important ecosystem resources for domestic livestock and the Andean wildlife. They are also filters and water reservoirs for humans and mining activities. Their major features in the area are: (a) size and landscape structure; (b) azonal phytocoenosis; (c) richness, abundance and wildlife quality; (d) their hydrological pattern, and (e) the arid characteristics of the surroundings. The relative abundance relationships of insect fauna associated to three vegas different in their water condition were studied in this work. The vegas are located on the Rio Elqui watershed (Chile, IV Region), in the Andean range known as Cordillera de Doña Ana. We hypothesized that the water condition of the vegas is an important ecological factor determining the relative abundance relationships among the taxa of insects. To present taxonomic knowledge of the insects of the area, 16 orders, 80 families and 56 inferior taxa -including genera and species in this figure- were recognized. The numerically most important orders are Collembola (edaphic group); Thysanoptera, Homoptera, Hemiptera (foliage associated group), and Diptera, Lepidoptera and Hymenoptera (aerial group). Significant differences in richness and abundance among vegas were detected at order and family levels. Twenty out of 42 numerically most important families are vega-dependent taxa. The abundance and local distribution of some taxa of Diptera parallel the hydrological dynamics of the vega, mainly those groups the life cycles of which are highly dependent on the existence of water bodies (e.g., temporary ponds) in the vegas.*

Key words. *Andean-aridland ecosystems, Andean biodiversity, Andean insects, Andean wetlands, community structure.*

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la biodiversidad de los ecosistemas terrestres y marinos de la IV Región (Coquimbo, Chile) ha sido calificado como insuficiente (Simonetti et al. 1995). Sin embargo, existen en la actualidad algunos antecedentes recopilados por diversos especialistas, sobre la diversidad de plantas vasculares, artrópodos y vertebrados terrestres (Simonetti et al. 1995, ver revisión en Cepeda et al. 2000),

como también han sido publicados aspectos sobre la diversidad de plantas, insectos y vertebrados de los humedales andinos de la IV Región (Squeo et al. 1994, Cortés et al. 1995, Cepeda 1997). Asimismo, el conocimiento global de la estructura comunitaria de la entomofauna asociada a humedales tampoco es abundante, pese a que existen varios trabajos realizados en regiones y tipos específicos de humedales (Rosenberg & Danks 1987, Murkin 1989, Krieger 1992, Finnamore & Marshall 1994). Las revisiones sobre ciertos taxa de insectos han proporcionado información adicional sobre las comunidades de insectos en los humedales (Mackay & Wiggins 1979, Corbet 1980, Harrinson 1980, Pritchard 1983, Spence & Anderson 1994).

La diversidad biológica comprende cuatro niveles de organización: genético, poblacional-específico, comunitario-ecosistémico y paisajístico (Magurran 1989), e incluye componentes composicionales, estructurales y funcionales (Noss 1990). Las propiedades principales de la biodiversidad de organismos presentes en un área geográfica determinada son la variedad genética y la singularidad filogenética, siendo esta última más estudiada en Chile que la primera (Simonetti et al. 1992). Probablemente, debido a que la biodiversidad involucra tanto los niveles de organización orgánismos, multi-individuales como multiespecíficos, y que deba describirla en forma estructural y funcionalmente, es que el concepto biodiversidad ha sido considerado tanto ciencia como mito (revisión en Ghilarov 1996). En la práctica, existen al menos siete campos de acción y varios parámetros (solos o en conjunto) para caracterizarla, los que han generado numerosas definiciones del concepto de biodiversidad (ver DeLong 1996).

Tradicionalmente, el análisis de la biodiversidad ha sido cuantificar el número o riqueza de especies en una determinada área geográfica, relacionando la diversidad con factores biológicos (e.g., selección r-K) y ecológicos como la latitud (Brown & Lomolino 1998). La diversidad de la fauna, en general, y la riqueza de especies de insectos, en particular, varía tanto por factores abióticos como biológicos (Thomas 1991, Kennedy 1991). Así por ejemplo, se han reportado disminuciones importantes en la riqueza específica de moscas drosófilas a lo largo de un gradiente de temperatura en los Alpes (Burla & Bachli 1991). Otros estudios han demostrado lo contrario, encontrando una relación positiva en la riqueza específica de mariposas con el aumento de la altitud (Wettstein & Schmid 1999). La diversidad de dípteros también aumenta con la altitud (Arrollo et al. 1983), constituyendo el grupo polinizador predominante por sobre las abejas en los ecosistemas andinos (Arrollo et al. 1982). Sin embargo, otros factores como la heterogeneidad del hábitat, la competencia y

la depredación, son también importantes para determinar los patrones de abundancia y diversidad de insectos en los ecosistemas acuáticos (Batzer & Wissinger 1996).

Insertos en la región andina del norte-centro de Chile, los humedales constituyen ecotopos (Goigel 1989, Odum & Sarmiento 1998) de gran relevancia ecológica para el ecosistema del cual forman parte. Estas unidades de paisaje proveen agua para el consumo humano y minero, constituyen reservorios y filtros de agua y sales, a la vez que ofrecen un conjunto de hábitats favorables para la colonización y explotación por la fauna del sector (Cortés et al. 1995, Cepeda 1997). Por estas razones, existe un creciente interés público en establecer medidas de protección y mitigación (CONAMA 1997), tendientes a asegurar su sustentabilidad ecológica (Goigel 1989, Batzer & Wissinger 1996, Chapin et al. 1996, Toner & Keddy 1997, Whinam & Buxton 1997).

Los humedales altoandinos de la Cuenca del Río Elqui generalmente se forman en sectores de superficies planas o en centros deprimidos de sitios con mayor pendiente y escaso drenaje, con acumulación de agua por escurrimiento superficial o afloramiento subterráneo (Cepeda 2000). La variabilidad fisiográfica del área es elevada (Veit 1993, Squeo et al. 1994); lo que favorece la existencia de diferentes tipos de vegas, diferenciables en términos de tamaño, características florísticas y vegetacionales, y estructura física (e.g., prados planos homogéneos, humedales heterogéneos anegados). Existe también una gran variación temporal dependiente del patrón climático del área, caracterizada por una pluviometría de 200 mm anuales, principalmente nival (Squeo et al. 1994). Varios estudios (revisión en Batzer & Wissinger 1996) sugieren que la variabilidad temporal y espacial podría desempeñar un papel importante en la determinación de los patrones de colonización, abundancia y estructura comunitaria de la entomofauna. Grillet & Barrera (1997) y Johnson & Gage (1997) han demostrado la acción diferencial sobre la biodiversidad que pueden tener los factores ecológicos según sea la escala espacial considerada (e.g., factores asociados a una región geográfica versus factores con acción local o intra-sitios).

Si bien las investigaciones sobre insectos en humedales de todo el planeta han proliferado (Batzer & Wissinger 1996), el conocimiento de la fauna de invertebrados de estos ecotopos en Chile es incipiente (Hermosilla et al. 1975, Cepeda 1997). Los estudios sobre biodiversidad de la entomofauna de dichos ecosistemas, no sólo ha encontrado las dificultades asociadas a la pobreza del conocimiento taxonómico,

sino también los problemas asociados a la especialización, tamaño y alta diversidad de la entomofauna (Cepeda 1997). Muchas especies de insectos son tanto terrestres como acuáticas, incluso algunas de ellas viven en la interfase agua-suelo y están íntimamente asociadas a la vegetación (Batzer & Wissinger 1996).

En este estudio, se investiga la abundancia y diversidad de la entomofauna asociada a varias vegas del humedal Tambo-Puquíos, distinguibles principalmente por los niveles de humedad edáfica. Se estudiaron los insectos por ser un grupo abundante en las vegas altoandinas (Cepeda 2000) y por constituir un recurso trófico importante para diversas especies de aves, taxa diverso y característico de la vida silvestre de dicho ecosistema (Cortés et al. 1995). Como hipótesis nula de trabajo se estableció que no hay diferencias espaciales y temporales en la abundancia y diversidad de la entomofauna de dicho humedal, mientras que la hipótesis alternativa indica que la condición hídrica de la vega determina la estructura taxonómica así como los niveles de abundancia y diversidad de la entomofauna local. El enfoque a seguir cuantifica la biodiversidad a nivel poblacional en términos de la abundancia de individuos. La comunitaria en términos de la diversidad alfa (puntual o intralocalidad) y diversidad beta (interlocalidad) o tasa de recambio en la composición taxonómica del humedal.

Los objetivos específicos de este trabajo fueron:

- (1) Conocer la riqueza taxonómica de la entomofauna asociada al humedal altoandino Tambo-Puquíos (Cordillera de Doña Ana) de la región desértico transicional de Chile.
- (2) Comparar la abundancia temporal y espacial de la entomofauna asociada a las diferentes vegas del humedal altoandino Tambo-Puquíos (Cordillera de Doña Ana) de la región desértico transicional de Chile.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio

El trabajo se realizó en el cordón montañoso denominado Cordillera de Doña Ana (29°45'S, 69°59'O), en la Cordillera de los Andes de la IV Región (Coquimbo) (Fig.1). La topografía del sector es abrupta, con fuertes gradientes de altitud. Los

cerros y montañas circundantes superan los 3.500 m, con cimas superiores a 5.000 m. La cadena montañosa que atraviesa el área de norte a sur está circundada por ríos profundos y valles estrechos, resultado de la erosión fluvio-glacial sobre terrenos volcánicos (Veit 1993). El clima es árido. La precipitación total anual promedio es cercana a los 200 mm (ca. CV: 100%), con el 96% de ella concentrándose en el invierno (mayo-agosto), principalmente en forma de nieve (Fig. 2). Las temperaturas del aire son, por lo general, inferiores a 0°C en el invierno, estación durante la cual son habituales los vientos fuertes. La temperatura media anual es cercana a los 4,3°C, siendo julio el mes más frío (-17,3°C, ca) y diciembre-marzo el período más cálido (24°C, ca). La humedad relativa del aire tiene valores promedio entre 43% (junio-octubre) y 55% (febrero), pudiendo alcanzar el 100% en cualquier mes del año. La vegetación muestra una elevada variabilidad espacial, con características zonales y azonales (Squeo et al. 1993).

Vegas estudiadas

Desde el punto de vista de su condición hídrica, es posible reconocer en el área la existencia de tres tipos de vegas: húmeda, mélica y seca. Para los propósitos de este trabajo, se consideró como vega húmeda aquella que, bajo las condiciones de pluviometría registradas durante el estudio (1992/2001), presentó una superficie significativa de sitios anegados, y un conjunto importante de pozas interiores y cursos permanentes de agua. El reconocimiento y separación entre vega mélica y seca se hizo según la profundidad del nivel freático, considerándose vega mélica aquella que presentó su nivel de saturación dentro de los 30 cm superficiales de profundidad, y vega seca aquella con la condición opuesta. La profundidad del nivel de saturación se evaluó mediante examen visual y compresión mecánica de cilindros de sustrato obtenidos con calicatas para suelo.

Para reducir la variabilidad entre vegas debida a factores distintos del nivel hídrico (e.g., diferencias en cota, sustrato geológico, tamaño e historia) (Grillet & Barrera 1997, Johnson & Gage 1997), se seleccionaron vegas pertenecientes a una misma cuenca (e.g., cuenca del Río del Toro, en la sección superior del Río Elqui), distribuidas en un área no superior a los 15x15 km y con una diferencia en cota inferior a los 1.000 m (Fig. 1). Sólo tres de las vegas de la cuenca estudiada cumplieron con dichas condiciones, las cuales se describen a continuación:

(1) **Vega Las Mulas:** Representó la condición "vega seca". Está ubicada, aproximadamente a los 3.100 msnm, en la Quebrada de Las Mulas (Fig. 1A). El área tiene una topografía abrupta, de fuerte pendiente, con cerros cuyas alturas se hallan entre 3.300-3.800 msnm. El agua que recibe es por escurrimiento superficial desde los niveles superiores. Su vegetación es herbácea, dominada por *Acaena magellanica*, *Carex gayana*, *Calceolaria biflora*, *Juncus articus*, *Mimulus luteus*, *Lobelia oligophylla* y *Wemeria pygmaea*. En las laderas circundantes domina la vegetación arbustiva caracterizada por *Adesmia hystrix*, *Ephedra breana* y *Viviania marifolia*, acompañadas de hierbas perennes como *Stipa chrysophylla* y diversas especies de hierbas anuales.

(2) **Vega Pastos Largos:** Este sitio representó la condición "vega mélica". Está ubicada en la Quebrada de Pastos Largos (subcuenca Río Toro Muerto, Fig. 1A), aproximadamente a los 3.660 msnm. El aporte de agua es por escurrimiento superficial y subterráneo. Existen cursos efímeros de agua y algunas pozas interiores; el suelo es húmedo, saturado en algunos sectores. Abundan *Deschampsia caespitosa*, *Nastanthus caespitosus* y *Oxychloe andina*. La vegetación de las laderas circundantes está caracterizada por arbustos bajos (e.g., *Adesmia aegiceras*) y arbustos leñosos en forma de cojín (e.g., *Adesmia subterranea*).

(3) **Vega Tambo-Puquíos:** Representó la condición "vega húmeda" por la presencia de un curso permanente de agua (i.e., Estero Tambo), un número importante de puquíos y sectores anegados. La vega está ubicada a los 3.800 msnm y asociada al estero ya mencionado, el cual forma parte de la subcuenca Río Vacas Heladas (Fig. 1A). El aporte de agua es por afloramiento, escurrimiento lateral desde el Estero Tambo y superficial desde las laderas circundantes. En la vega abundan *Puccinellia oresigena*, *Deschampsia caespitosa*, *Deyeuxia velutina*, y *Carex maritima*. La vegetación de las laderas está caracterizada por *Adesmia aegiceras*, *Senecio* sp. y *Adesmia subterranea*; entre las anuales hay dominancia de *Viola chrysantha* y entre las perennes dominan *Azorella cryptantha*, *Myosurus apetalus*, *Nastanthus caespitosus* y *Stipa* sp. (Fig. 1B).

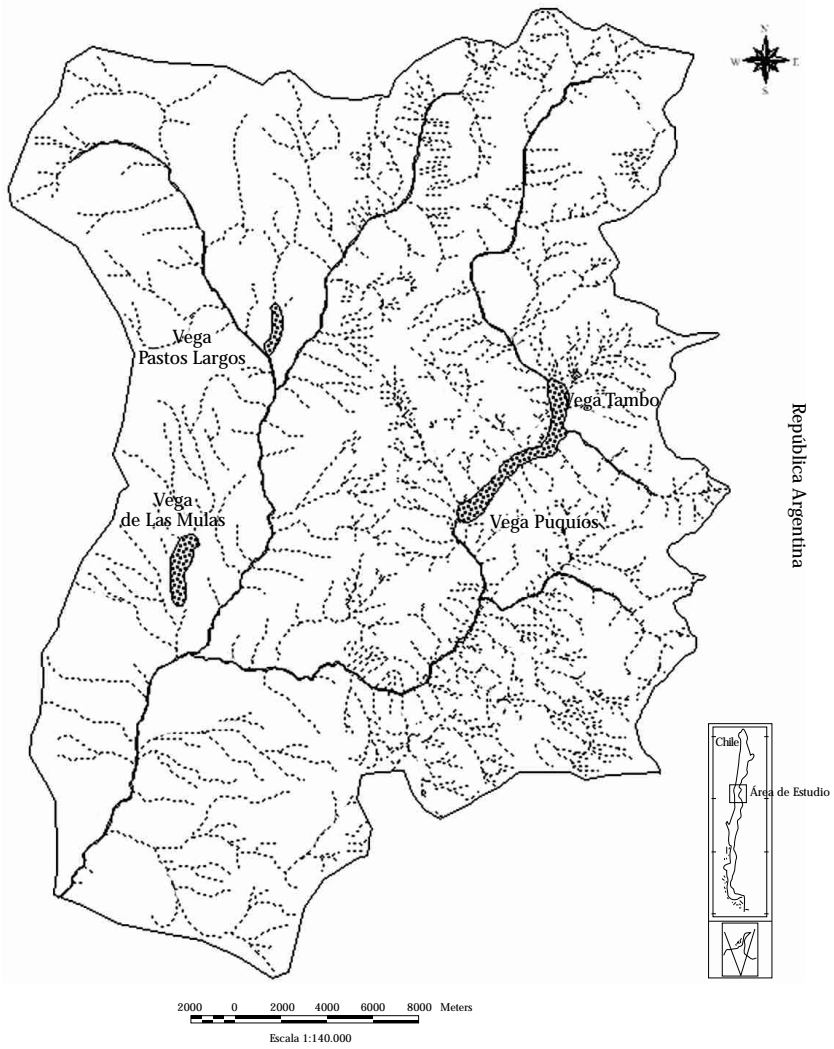


Fig. 1A. *Vegas y sitios de muestreo de la entomofauna andina en la Cordillera de Doña Ana.*



Fig. 1B. Vista general de la Vega Tambo. Al fondo a la derecha Cerro Elefante.

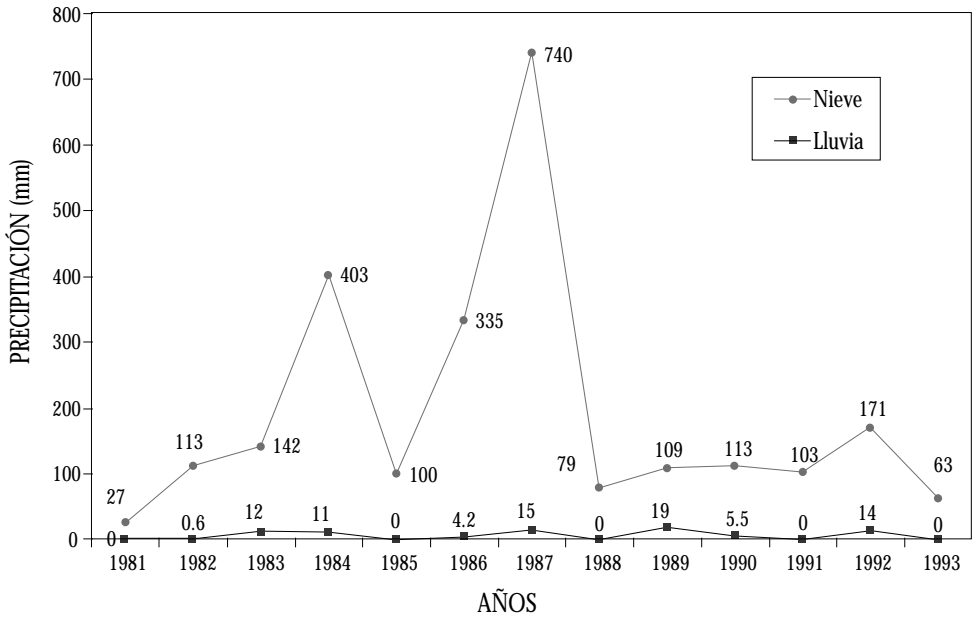


Fig. 2. Régimen pluviométrico de los Andes del desierto norte-centro de Chile (Coquimbo).

Recolección y muestreo de la entomofauna

Se realizaron colectas mediante red entomológica, trampas Barber y Malaise durante los veranos de 1992 a 2001. El propósito de estas prospecciones fue recopilar información taxonómica de la entomofauna del nivel altoandino de la cuenca del Río Elqui (Cepeda 1997). Para evaluar las relaciones de abundancia relativa de los insectos de los humedales, se instaló en el verano de 1993 una parcela de observación (15 x 20 m) en cada una de las vegas ya descritas, en un sitio representativo de su condición hídrica. En cada parcela se emplazaron 20 trampas de intercepción (tipo Barber) dispuestas en cuatro líneas. Éstas y las trampas estuvieron separadas una de otra por 5 m. Aledaño a la parcela de trampas Barber se instaló una trampa Malaise.

Las trampas Barber consistieron en un dispositivo formado por dos contenedores plásticos, uno dentro del otro, de 7 cm de diámetro y 7,5 cm de alto (ca., vol. 175 cc). Ambas vasijas fueron enterradas en el suelo o en el sustrato (e.g., follaje cespitoso), según correspondiera al tipo de vega. Para impedir el escape de los especímenes capturados se usó como líquido recolector, una solución acuosa de formalina (5-10%) a la que se le agregó glicerina (ca., 10%) y detergente doméstico, componentes que neutralizan los efectos repelentes de la formalina (Cepeda-Pizarro 1987). Las trampas permanecieron activas en el área durante toda la estación de crecimiento (diciembre a marzo) de 1992, 1993 y 2001. Las trampas fueron revisadas y reacondicionadas quincenalmente y vaciadas mensualmente. El material recolectado fue colocado dentro de bolsas plásticas, con su respectiva rotulación y posteriormente llevado al laboratorio para su separación, recuento y determinación taxonómica.

Análisis y procesamiento de la información

Dadas las dificultades existentes en la determinación taxonómica a nivel genérico y específico de los insectos del área, la abundancia y diversidad de la entomofauna local se analiza a nivel de orden y familia de acuerdo a las claves y sugerencias de diversos trabajos (Artigas 1970, Angulo 1971, Artigas & Palma 1979, Artigas & Angulo 1980, McAlpine 1981, Peña 1986, Artigas 1994, Morrone et al. 2004). Los especímenes que no pudieron identificarse fueron remitidos a los especialistas. Como grupo de trabajo se siguió la nomenclatura de Peña (1986) para designar a los taxones de la entomofauna andina y la clasificación de Kristensen (1991) para incluir a Collembolla e Insecta dentro de la superclase Hexapoda.

La forma cespitosa y compacta de la vegetación facilitó la captura tanto de insectos edáficos (e.g., colémbolos) y caminadores (e.g., carábidos) como de elementos asociados al follaje (e.g., hemípteros) y voladores (e.g., dípteros). La captura de los insectos voladores fue complementada mediante el uso de trampas Malaise, a pesar de las limitaciones existentes para muestreos cuantitativos basados en trampas de intercepción (Cepeda 1987).

El diseño de este trabajo fue pseudoexperimental, en el sentido que se aprovecha una situación natural (e.g., la condición hídrica de la vega), no sometida a manipulación por el investigador, para validar una hipótesis observacional. En este trabajo, la hipótesis nula fue: "las relaciones de abundancia relativa (e.g., abundancia-actividad) de los componentes principales de la entomofauna tienden a ser similares e independientes de la condición hídrica de la vega".

Puesto que una sola vega muestreada satisfizo las restricciones impuestas, en este estudio no existen réplicas espaciales. Análisis exploratorios destinados a medir la influencia del mes de muestreo dentro de la estación de crecimiento, mostraron efectos no significativos en la mayoría de los casos. Consecuentemente, en este trabajo se emplean como réplicas de la condición hídrica a los muestreos mensuales (i.e., réplicas temporales o pseudo réplicas, Steel & Torrie 1980). Este criterio condujo a la situación de mediciones repetidas. Resultados de ensayos con ANDEVA para mediciones repetidas no mostraron diferencias invalidantes de las conclusiones respecto de aquellas obtenidas mediante ANDEVA para mediciones independientes. Aparentemente, las elevadas densidades de los principales componentes de la entomofauna examinada; el pequeño valor del coeficiente área muestrada: área total de la vega (0,02-0,03); y la cercanía temporal de los muestreos, neutralizaron las exigencias de los métodos de análisis usados.

En la evaluación de la hipótesis nula: "las relaciones de abundancia relativa entre taxa (e.g., orden o familia) son similares entre vegas", se utilizó la prueba MANOVA (mediciones independientes $r=3$) (Cao et al. 1996). En caso de diferencias significativas, la identificación de los grupos determinantes de éstas se hizo mediante la prueba ANDEVA de una entrada ($\alpha=0,05$, $r=3$, mediciones independientes). Para homogenizar las varianzas y normalizar la distribución de los datos de abundancia-actividad, los valores originales fueron transformados logarítmicamente por $Y=\ln(X+1)$. Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa JMP (1995).

Análisis de la biodiversidad

Para el análisis de biodiversidad de la dipterofauna del humedal Tambo-Puquíos, calculamos en primer lugar la diversidad α (intra-hábitats) y posteriormente la diversidad β (entre hábitats). Dentro de la diversidad α , analizamos la riqueza filética global y la riqueza relativa en el espacio (vegas) y en el tiempo (meses de muestreo) para cada familia. También calculamos el intervalo de confianza para dichos parámetros de diversidad y el número de familias únicas (Krebs 1989).

Calculamos, además, la diversidad de familias global y relativa del humedal, usando la función de Shannon-Wiener (H'), basada en la Teoría de la Información. Esta función es más sensible a los cambios de abundancia de las familias raras (Krebs 1989). Otro parámetro descriptivo de la diversidad es el índice $N(1)$ de Hill (1973), el cual estima el número de familias equidominantes esperadas para obtener la diversidad H' . También calculamos, mediante el índice de Sheldon (Krebs 1989), la uniformidad u homogeneidad de la diversidad familiar de Diptera del humedal Tambo-Puquíos.

La diversidad β (DB), es decir, el grado de diferenciación en la composición de familias entre las vegas estudiadas, la calculamos mediante la fórmula propuesta por Whittaker (1972): $DB=(Sc/S)-1$, en donde Sc es la riqueza de familias de una muestra compuesta, y S es el promedio de la riqueza comparada de familias en las muestras α pareadas. DB fluctúa entre 0 (las dos muestras son idénticas en su composición taxonómica) y 1 (las dos muestras son diferentes en su composición taxonómica). La diversidad β de Diptera entre las distintas vegas y meses de muestreo del humedal Tambo-Puquíos se representó mediante un cluster o dendrograma basado en el índice de Bray-Curtis (1957), utilizando el programa BioDiversity Professional Beta (1997).

RESULTADOS

Durante el estudio se capturaron en las vegas analizadas 65.322 especímenes de Hexapoda. La riqueza filética global del área estuvo representada por 16 órdenes, 80 familias y 56 géneros (Anexo 1). Siete órdenes constituyeron casi el 82% del total de artrópodos capturados (Fig. 3). Collembola y Diptera fueron los órdenes dominantes del ensamble y juntos constituyeron el 70% de los insectos capturados (Fig. 3).

Se encontraron diferencias en la riqueza y abundancia relativa de la entomofauna entre las tres vegas estudiadas. Las Mulas y Pastos Largos, vegas más secas y heterogéneas presentaron una riqueza de 14 órdenes de insecta (Tabla 3), aunque los grupos dominantes del ensamble fueron diferentes: en Las Mulas predominaron Hemiptera (3,6%), Homoptera (2,6%) y Diptera (2,9%), mientras que en Pastos Largos abundaron Thysanoptera (4,6%), Lepidoptera (1,5%) y Diptera (1,4%). La Vega Tambo (Tabla 3), más húmeda y homogénea, presentó una riqueza de 10 órdenes de Hexápoda y los taxa dominantes fueron Collembola (49%), Homoptera (2,6%) y Diptera (9,6%). El número de órdenes únicos, es decir, aquellos que se encuentran en una sola vega fue también diferente. Las Mulas presentó dos órdenes únicos (Dermaptera y Neuroptera) con una abundancia menor al 0,1%. Mientras que Pastos Largos tuvo sólo un orden único (Psocoptera) también con una abundancia menor al 1% (Tabla 3). Ephemeroptera, Trichoptera y Siphonaptera que estuvieron presentes en dos vegas simultáneamente (Tabla 3), también fueron considerados órdenes raros o únicos, puesto que su abundancia es muy reducida.

Existieron también marcadas diferencias en la riqueza familiar de la entomofauna en el área de estudio (Fig. 4). Diptera, Coleoptera, Hymenoptera y Lepidoptera fueron los órdenes más diversos con 31, 15, 11 y 6 familias, respectivamente (Fig. 4). El total de familias es ligeramente superior en Vega Las Mulas (74 familias) respecto de las otras dos vegas. Sin embargo, se encontraron diferencias (no probadas estadísticamente) entre vegas (Fig. 4) respecto de Coleoptera (mayor número en Vega Las Mulas), Diptera (mayor número en Vega Tambo) e Hymenoptera (Vega Pastos Largos).

Las trampas mostraron diferentes niveles de selectividad y eficiencia de captura (Tabla 1). Con las trampas Barber se logró una mayor cobertura de órdenes (16) y un mayor número de individuos (64.993) que con las trampas Malaise (12 órdenes y 23.289 ejemplares). De los 16 órdenes registrados mediante trampeo Barber (Tabla 1), siete constituyeron el 92,3% del total de especímenes capturados. Collembola (grupo edáfico) representó casi el 50% de este total (Fig. 5); Thysanoptera, Homoptera y Hemiptera (grupo asociado al follaje) el 17,9%; mientras que Diptera, Lepidoptera e Hymenoptera (grupo volador) el 26% restante. Los coleópteros, a pesar que estuvieron representados en las vegas con 15 familias (Fig. 5), numéricamente no superaron el 4% del total de especímenes recolectados.

Las trampas Malaise capturaron un mayor número de individuos y familias de Diptera en todas las vegas estudiadas (Tabla 2). Globalmente, los grupos dominantes de la dipterofauna fueron Muscidae (31,3%), Chironomidae (15,6%), Sphaeroceridae (13,6%), Nemestrinidae (13,6%) y Heleomyzidae (10,1%), seguidos por Empididae (5,8%) y Syrphidae (5,1%).

En términos de la eficiencia del trampeo (variabilidad asociada a los estimadores, cobertura de taxa recolectados y continuidad de captura), las trampas Barber superaron a las Malaise (e.g., dichas trampas fueron dañadas en una ocasión por el viento y en otra por zorros) para evaluar la riqueza y las relaciones de abundancia de la entomofauna altoandina.

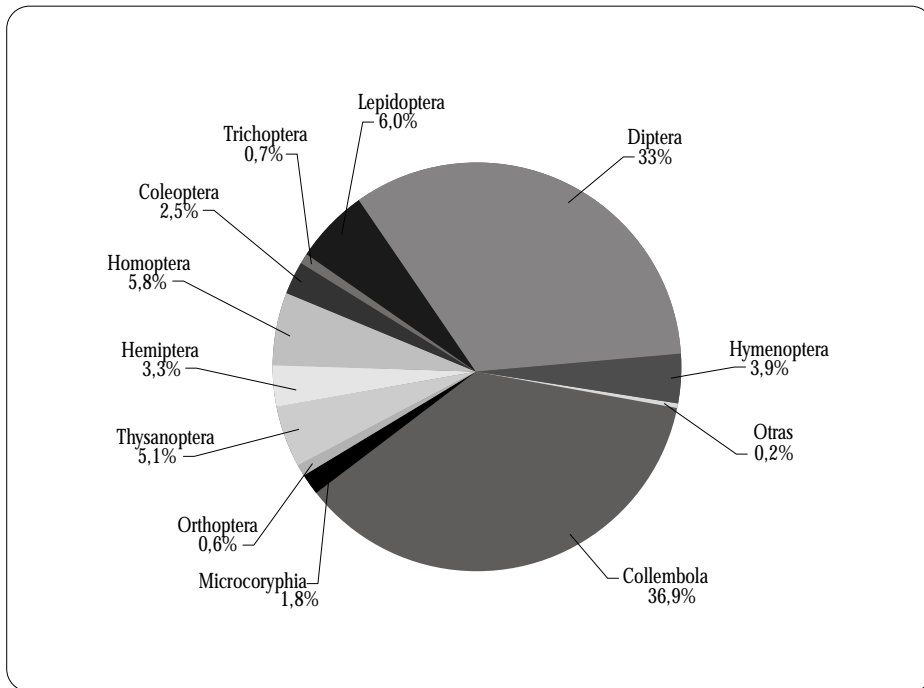


Fig. 3. Riqueza filética y abundancia relativa de la entomofauna del humedal Tambo-Puquíos, Cordillera de Doña Ana.

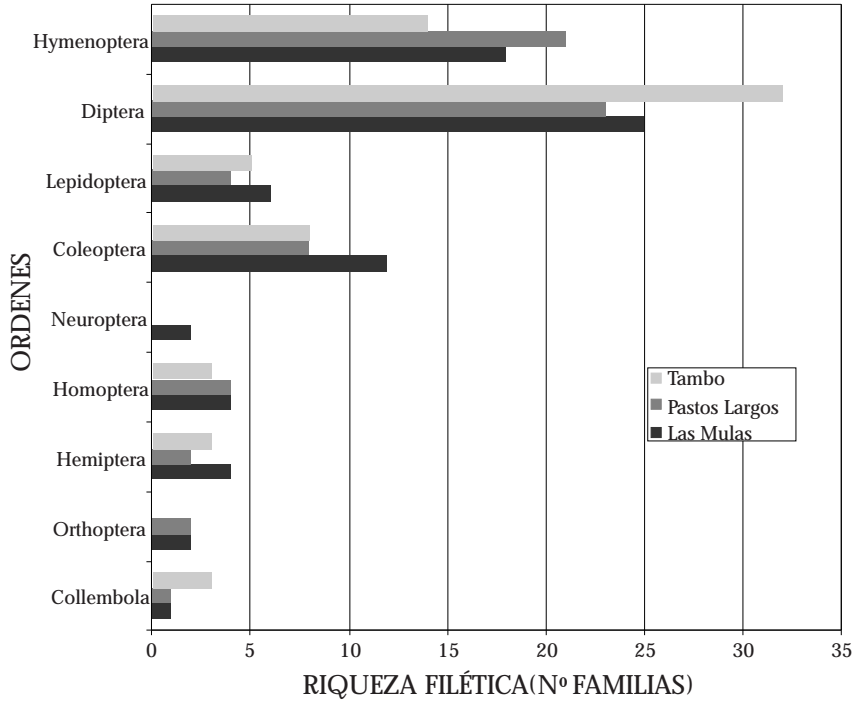


Fig. 4. Riqueza familiar de la entomofauna en tres vegas altoandinas de la Cordillera de Doña Ana (Valle del Elqui, Chile).

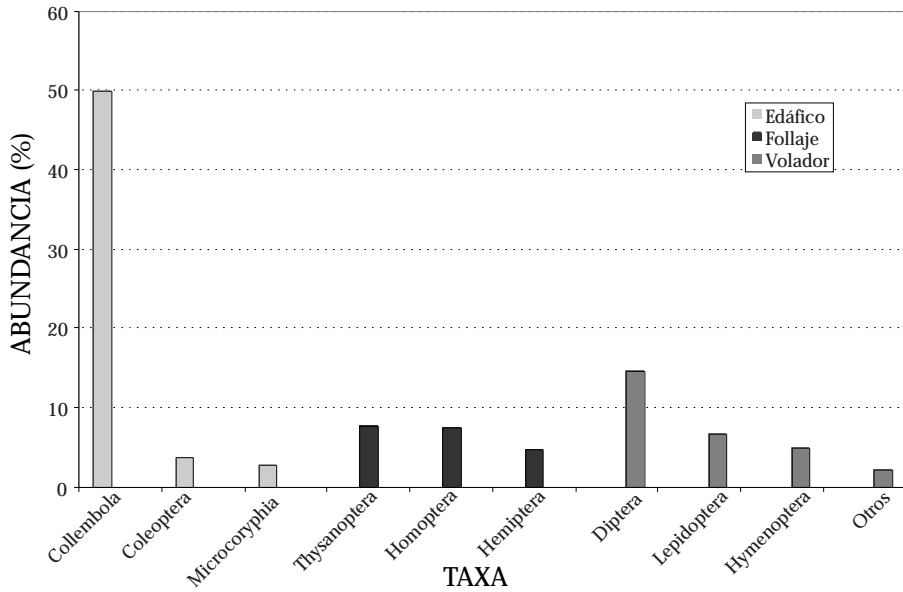


Fig. 5. Abundancia relativa entre hábitats de la entomofauna andina del norte-centro de Chile (Cordillera de Doña Ana).

Tabla 1. Comparación de la abundancia de la entomofauna entre dos sistemas de muestreo en vegas altoandinas del norte-centro de Chile (Valle del Elqui).

ORDEN	BARBER (%)	MALAISE (%)	TOTAL (%)
Collembola	32.581 (36,9)	-----	32.581 (36,9)
Microcoryphia	1.610 (1,8)	-----	1.610 (1,8)
Ephemeroptera	5 (<0,1)	3 (<0,1)	8 (<0,1)
Orthoptera	532 (0,6)	2 (<0,1)	534 (0,6)
Dermaptera	3 (<0,1)	--- ---	3 (<0,1)
Psocoptera	1 (<0,1)	8 (<0,1)	9 (<0,1)
Thysanoptera	4.493 (5)	30 (<0,1)	4.523 (5,1)
Hemiptera	2.809 (3,1)	97 (<0,1)	2.906 (3,3)
Homoptera	4.377 (4,9)	776 (0,9)	5.153 (5,8)
Neuroptera	28 (<0,1)	22 (<0,1)	50 (<0,1)
Coleoptera	2.155 (2,4)	74 (<0,1)	2.229 (2,5)
Trichoptera	575 (0,6)	73 (<0,1)	648 (0,7)
Lepidoptera	3.963 (4,4)	1.366 (1,5)	5.329 (6,0)
Diptera	8.915 (10)	20.245 (23)	29.160 (33)
Hymenoptera	2.881 (3,2)	593 (0,7)	3.474 (3,9)
Siphonaptera	65 (<0,1)	-----	65 (<0,1)
TOTAL	64.993 (73,6)	23.289 (26,4)	88.282 (100)

Tabla 2. Comparación de abundancia de la dipterofauna entre sistemas de muestreo en vegas altoandinas del norte-centro de Chile (Valle del Elqui).

FAMILIA	BARBER (%)	MALAISE (%)	TOTAL (%)
Tipulidae	9(<0,1)	30 (<0,1)	39 (<0,1)
Tabanidae	2(<0,1)	34 (<0,1)	36 (<0,1)
Bombyliidae	172 (0,6)	168 (0,6)	340 (1,1)
Phoridae	349 (1,3)	226 (0,8)	575 (1,9)
Syrphidae	501 (1,7)	995 (3,4)	1.496 (5,1)
Otitidae	12 (<0,1)		12 (<0,1)
Agromyzidae	30 (<0,1)	76 (0,3)	106 (5,1)
Muscidae	944 (3,2)	8.184 (28)	9.128 (31)
Calliphoridae	36 (<0,1)	22 (<0,1)	58 (<0,1)
Ephydriidae	922 (3,1)	185 (0,6)	1.107 (3,9)
Dolichopodidae	696 (2,3)	12 (<0,1)	708 (2,4)
Heleomyzidae	1.575 (5,4)	1.384 (4,7)	2.959 (10)
Mycetophilidae	51 (<0,1)	62 (0,2)	113 (0,3)
Chironomidae	3.134 (11)	1.431 (4,9)	4.565 (16)
Ceratopogonidae	10 (<0,1)	168 (0,6)	178 (0,6)

Tabla 2. Continuación.

Empididae	247 (0,8)	1.452 (4,9)	1.699 (5,8)
Chloropidae	198 (0,7)		198 (0,7)
Sphaeroceridae	25 (<0,1)	3.962 (14)	3.987 (14)
Nemestrinidae	1 (<0,1)		1 (<0,1)
Asilidae	1 (<0,1)		1 (<0,1)
Tachinidae		697 (2,4)	697 (2,4)
Stratiomyidae		236 (0,8)	236 (0,8)
Therevidae		60 (0,2)	60 (0,2)
Sarcophagidae		237 (0,8)	237 (0,8)
Psychodidae		8 (<0,1)	8 (<0,1)
Simuliidae		280 (0,9)	280 (0,9)
Bibionidae		9 (<0,1)	9 (<0,1)
Sciaridae		273 (0,9)	273 (0,9)
Culicidae		33 (<0,1)	33 (<0,1)
Otros		21 (<0,1)	21 (<0,1)
TOTAL	8.915 (30,6)	20.245 (69,4)	29.160 (100)

Relaciones de abundancia relativa entre vegas

La abundancia relativa de la entomofauna andina entre vegas fue diferente (Tabla 3). La mayor contribución de especímenes al total capturado fue aportado por la Vega Tambo (70%), debido principalmente a la dominancia de Collembola (50%). La contribución a la abundancia de Hexapoda de las vegas Pastos Largos y Las Mulas fue similar (Tabla 3). Sin embargo, la dominancia de los taxa fue diferente, destacándose Hemiptera con un 3,6% en Las Mulas y de Thysanoptera con un 4,6% en Pastos Largos.

El análisis multivariado (MANOVA basado en el muestreo con trampas Barber) de las abundancias relativas de la entomofauna andina, reveló diferencias significativas entre vegas a nivel de orden (Tabla 4). Dichas diferencias se debieron a la dominancia de cinco de los 16 ordenes (e.g., Collembola, Microcoryphia, Orthoptera, Hemiptera y Siphonaptera) que contribuyeron diferencialmente al ensamble de cada vega estudiada ($p=0.05$, Tabla 5).

Tabla 3. Abundancia de la entomofauna en tres vegas altoandinas recolectada mediante trampas Barber en la Cordillera de Doña Ana (Coquimbo, Chile).

ORDEN	LAS MULAS	PASTOS LARGOS	TAMBO	TOTAL (%)
Collembola	527 (0,8)	70 (<0,1)	31.984 (49)	32.581 (50)
Microcoryphia	8 (<0,1)	16 (<0,1)	1.586 (2,0)	1.610 (2,4)
Ephemeroptera		5 (<0,1)	5 (<0,1)	5 (<0,1)
Orthoptera	16 (<0,1)	516 (0,8)		532 (0,8)
Dermaptera	3 (<0,1)	--- ----		3 (<0,1)
Psocoptera		1 (<0,1)		1(<0,1)
Thysanoptera	1.184 (1,8)	3.062 (4,6)	247 (0,3)	4.493 (6,8)
Hemiptera	2.382 (3,6)	97 (<0,1)	330 (0,5)	2.809 (4,3)
Homoptera	1.712 (2,6)	915 (1,4)	1.750 (2,6)	4.357 (6,7)
Neuroptera	28 (<0,1)			28 (<0,1)
Coleoptera	633 (0,9)	490 (<0,7)	1.032 (1,5)	2.155 (3,3)
Trichoptera	5 (<0,1)	570 (0,8)		575 (0,8)
Lepidoptera	1.231 (1,8)	1.034 (1,5)	1.698 (2,5)	3.963 (6,0)
Diptera	1.902 (2,9)	756 (1,4)	6.257 (9,6)	8.915 (33)
Hymenoptera	921 (1,4)	1.143 (1,2)	817 (1,2)	2.881 (4,4)
Siphonaptera	64 (<0,1)	1 (<0,1)		65 (<0,1)
TOTAL	10.616 (16,3)	8.676 (13,3)	45.701 (70)	64.993 (100)

Tabla 4. Test multivariado (Manova) para Ho: Las relaciones de abundancia relativa de Insecta son similares entre las vegas de la Cordillera de Doña Ana (Valle del Elqui).

TEST	VALUE	APPROX. F	DF NUM	DF DEN	PROB >F
MODELO					
Wilks` Lambda	0,00011	15,67	12	2	0,0615
Pillai`s Trace	1,97	30,52	12	4	0,0024
Roy`s max Root	118,99	39,66	6	2	0,0248
INTERCEPTO					
Wilks` Lambda	0,0052	31,54	6	1	0,1355
Pillai`s Trace	0,99	31,54	6	1	0,1355
Roy`s max Root	189,24	31,54	6	1	0,1355
VEGA					
Wilks` Lambda	0,00011	15,67	12	2	0,0615
Pillai`s Trace	1,97	30,52	12	4	0,0024
Roy`s max Root	118,99	39,66	6	2	0,0248

La Vega Tambo (vega húmeda) quedó separada de las otras dos por su mayor abundancia de Collembola y Microcoryphia, niveles intermedios de Hemiptera y por la ausencia de Orthoptera y Siphonaptera (Tabla 5). La Vega Pastos Largos (vega mésica) se diferenció de las restantes por una mayor abundancia de Orthoptera, niveles intermedios de Microcoryphia y Hemiptera, y bajos valores de Siphonaptera. Las Mulas (vega seca) quedó separada de las otras dos vegas por una mayor abundancia de Hemiptera y Siphonaptera, un nivel intermedio de Orthoptera y Collembola, y una baja abundancia de Microcoryphia (Tabla 5).

Diversidad y abundancia de Diptera

Para la dipterofauna *in toto*, los sistemas de trapeo no fueron consistentes con la distribución de abundancia entre vegas. Así por ejemplo, las trampas Barber (Tabla 3) mostraron una clara dominancia de Diptera en la Vega Tambo (9,6%) respecto de las vegas Las Mulas (2,9%) y Pastos Largos (1,4%). En cambio, el muestreo con trampas Malaise (Tabla 6) entregó abundancias similares para vegas Las Mulas

Tabla 5. Comparaciones múltiples (*t*-test) para efecto de sitio sobre la abundancia relativa de Insecta en vegas altoandinas de la Cordillera de Doña Ana.

TAXON	LAS MULAS	PASTOS LARGOS	TAMBO
Collembola	2,19 a	1,29 a	3,94 ab
Microcoryphia	0,53 a	0,79 b	2,63 c
Ephemeroptera	0,00 a	0,26 a	0,00 a
Orthoptera	0,76 a	2,15 b	0,00 c
Dermaptera	0,26 a	0,00 a	0,00 a
Psocoptera	0,00 a	0,10 a	0,00 a
Thysanoptera	2,47 a	2,58 a	1,86 a
Hemiptera	2,81 a	1,19 b	2,04 c
Homoptera	2,72 a	2,48 a	2,52 a
Neuroptera	0,99 a	0,00 a	0,00 a
Coleoptera	2,15 a	2,21 a	2,53 a
Trichoptera	0,33 a	0,92 a	0,00 a
Lepidoptera	2,52 a	2,44 a	2,75 a
Diptera	2,67 a	2,32 a	3,29 a
Siphonaptera	1,33 ab	0,10 a	0,00 a
Hymenoptera	2,46 a	2,50 a	2,36 a

Valores seguidos por una misma letra o combinación de letras, no son estadísticamente diferentes (5%).

(45%) y Tambo (44%). De acuerdo a la colecta con trampas Malaise, las familias dominantes de la dipterofauna andina (Tabla 6) fueron: Muscidae (40,2%), Sphaeroceridae (19,6%), Empididae (7,1%), Chironomidae (7,0%), Heleomyzidae (6,8%) y Syrphidae (4,9%).

Aun cuando con el trampeo Barber no se encontraron diferencias significativas en la abundancia de Diptera *in toto* entre las vegas estudiadas, sí se detectaron diferencias en la abundancia de la dipterofauna a nivel de familias (Tabla 7). La distinta composición del ensamble de Diptera entre las vegas, se debió a los diferentes niveles de abundancia de Phoridae, Syrphidae, Muscidae, Ephydriidae, Dolichopodidae, Heleomyzidae, Chloropidae, Mycetophilidae, Empididae, Chironomidae y Sphaeroceridae (Tabla 7). Lamentablemente, la alta variabilidad asociada a las estimaciones de los parámetros evaluados mediante el trampeo Malaise, impidió complementar los resultados obtenidos con el muestreo de trampas Barber.

La diversidad filética global para el humedal Tambo-Puquíos fue de 2,51 bits/familia. El índice $N(1)$ fue equivalente a 6 familias equidominantes para el área estudiada, con una uniformidad relativamente baja (0,21 familias). El índice de diversidad de Shannon-Wiener por sitio (Tabla 8), indicó que la diversidad de dípteros de la vega Manguera fue mayor ($H' = 2,81$) con respecto a Tambo y Puquíos. De forma similar, Manguera presentó el mayor número de familias equidominantes (7) y la mayor uniformidad (0,28).

La diversidad filética temporal de la dipterofauna estudiada está resumida en la Tabla 9. Enero fue el mes más diverso en familias de Diptera y también el que presentó el mayor número de familias (6) equidominantes. Ese mes se comportó en el período estudiado como el más homogéneo (0,30) del humedal Tambo-Puquíos.

El desglose de la biodiversidad de familias entre vegas durante los meses de muestreo se resume en la Tabla 10. En diciembre, la vega Manguera fue el sitio con mayor diversidad ($H' = 2,7$), mientras que en marzo Puquíos fue la vega menos diversa ($H' = 1,5$). En general, las diversidades filéticas α fueron bajas por la marcada dominancia de algunas familias, en particular Muscidae y Sphaeroceridae (Tabla 6).

La riqueza espacial a nivel de familia del orden Diptera del humedal Tambo-Puquíos se muestra en la Tabla 11. Manguera presentó la mayor riqueza de familias ($S = 25$)

en comparación con Tambo y Puquíos, ambas vegas con 21 familias de dípteros. Cabe destacar que todos los valores de riqueza observada caen dentro del intervalo de confianza del 95% para la riqueza esperada.

Para el período estudiado, diciembre fue el mes con mayor número de familias en el humedal Tambo-Puquíos (Tabla 12), mientras que en enero y marzo la riqueza se mantuvo en 20 familias, respectivamente, aunque su composición fue diferente. Cabe destacar que el número de familias únicas también varió entre los meses de muestreo, siendo marzo el mes con mayor número de familias únicas (7). Nuevamente, los valores de riqueza observados fueron similares a los valores esperados de acuerdo a la distribución de abundancia (Tabla 12).

El grado de diferenciación en la composición familiar de la dipterofauna entre las vegas estudiadas fue en general bajo. Las diversidades β entre vegas fluctuaron entre 0,13 a 0,17, debido a la gran dominancia de algunas familias representadas en todos los sitios de estudio (Tabla 6). La mayor diferenciación en la composición taxonómica de Diptera se presentó entre Manguera y Puquíos ($\beta = 0,17$).

Las bajas diversidades β encontradas entre los sitios de estudio sugieren altas similitudes ecológicas entre las vegas, a pesar de las diferentes condiciones hídricas y la distancia (4 km) entre Puquíos vs. Tambo y Manguera. En efecto, el análisis de similitud ecológica mediante el índice de Bray-Curtis (IBC), presentó dos grupos claramente diferenciados en su composición por el período de muestreo (Fig. 6). De las nueve comparaciones posibles dos grupos presentaron similitudes altas. Un grupo caracterizado por una similitud alta (IBC=70,6%) en el período enero-marzo que incluyó las vegas Manguera, Tambo y Puquíos. El otro grupo unió las mismas vegas con una similitud del 73,7% en el período diciembre-enero (Fig. 6). El sitio con menor similitud ecológica (IBC=40,3%) fue Vega Tambo en el mes de diciembre y que se unió externamente al nodo (IBC=48,6%) que incluyó a los dos grupos anteriormente mencionados.

Tabla 6. Abundancia de la dipterofauna colectada mediante trampas Malaise en tres vegas altoandinas de la Cordillera de Doña Ana (Valle del Elqui).

FAMILIA	LAS MULAS	PASTOS LARGOS	TAMBO	TOTAL (%)
Tipulidae			30(< 0,1)	30(<0,1)
Tabanidae	15 (<0,1)	1 (<0,1)	18(<0,1)	34(<0,1)
Bombyliidae	26 (<0,1)	6 (<0,1)	136 (0,6)	168 (0,8)
Phoridae	26 (<0,1)	21 (<0,1)	179 (0,9)	226 (1,1)
Syrphidae	699 (3,1)	152 (0,7)	144 (0,7)	995 (4,9)
Agromyzidae	54 (0,2)	22 (<0,1)		76 (0,3)
Muscidae	6.972 (3,4)	767 (3,7)	445 (2,2)	8.184 (40)
Calliphoridae		20 (<0,1)	2 (<0,1)	22 (<0,1)
Ephydriidae	1 (<0,1)		184 (0,9)	185 (0,9)
Dolichopodidae	2 (<0,1)	4 (<0,1)	6 (<0,1)	12 (0,5)
Heleomyzidae			1.384 (6,8)	1.384 (6,8)
Mycetophilidae			62 (0,3)	62 (0,3)
Chironomidae	320 (1,5)	361 (1,7)	750 (3,7)	1.431 (7,0)
Ceratopogonidae	27 (<0,1)	26 (<0,1)	115 (0,5)	168 (0,8)
Empididae	89 (0,4)	235 (1,1)	1.128 (5,6)	1.452 (7,1)
Sphaeroceridae		32 (<0,1)	3.930 (19)	3.962 (20)
Tachinidae	521 (2,5)	121 (0,6)	55 (0,3)	697 (3,4)
Stratiomyidae	167 (0,8)	69 (0,3)		236 (2,3)
Therevidae		14 (<0,1)	46 (0,2)	60 (0,3)
Sarcophagidae	206 (1,0)	29 (<0,1)	2 (<0,1)	237 (1,1)
Psychodidae	6 (<0,1)		2 (<0,1)	8 (<0,1)
Simuliidae	77 (0,3)	82 (0,4)	121 (0,6)	280 (1,3)
Bibionidae	9 (<0,1)			9 (<0,1)
Sciaridae	52 (0,2)	43 (0,2)	178 (0,8)	273 (1,3)
Culicidae		33 (<0,1)		33(<0,1)
Otros	8 (<0,1)	6 (<0,1)	7 (<0,1)	21(<0,1)
TOTAL	9.277 (45,8)	2.044 (10)	8.924 (44)	20.245 (100)

Tabla 7. Comparaciones múltiples (*t*-test) para efecto de sitio sobre la abundancia de Diptera a nivel familiar en tres vegas altoandinas del Valle del Elqui.*

TAXON	LAS MULAS	PASTOS LARGOS	TAMBO
Tipulidae	0,00 a	0,20 a	0,28 a
Bombyliidae	1,33 a	1,05 a	0,71 a
Phoridae	1,94 a	0,98 b	1,07 b
Syrphidae	0,00 a	1,06 b	1,97 c
Muscidae	1,10 a	0,00 b	1,12 a
Agromyzidae	0,68 a	0,64 a	0,00 a
Ephydriidae	0,00 a	0,00 a	2,40 b

Tabla 7. Continuación

TAXON	LAS MULAS	PASTOS LARGOS	TAMBO
Dolichopodidae	1,53 a	1,96 b	1,64 a
Heleomyzidae	1,70 a	0,00 b	2,36 c
Asilidae	0,00 a	0,10 a	0,00 a
Chloropidae	0,00 a	0,10 a	1,30 b
Ceratopogonidae	0,15 a	0,30 a	0,10 a
Mycetophilidae	0,60 a	1,38 b	1,41 b
Tabanidae	0,00 a	0,10 a	0,10 a
Otitidae	0,53 a	0,00 a	0,00 a
Nemestrinidae	0,10 a	0,00 a	0,00 a
Empididae	0,15 a	0,00 a	1,76 b
Chriomidae	1,51 a	1,68 a	2,82 b
Calliphoridae	0,00 a	0,10 a	0,51 a
Sphaeroceridae	0,25 a	1,20 b	2,40 c

*Valores seguidos por una misma letra o combinación de letras no son estadísticamente diferentes.

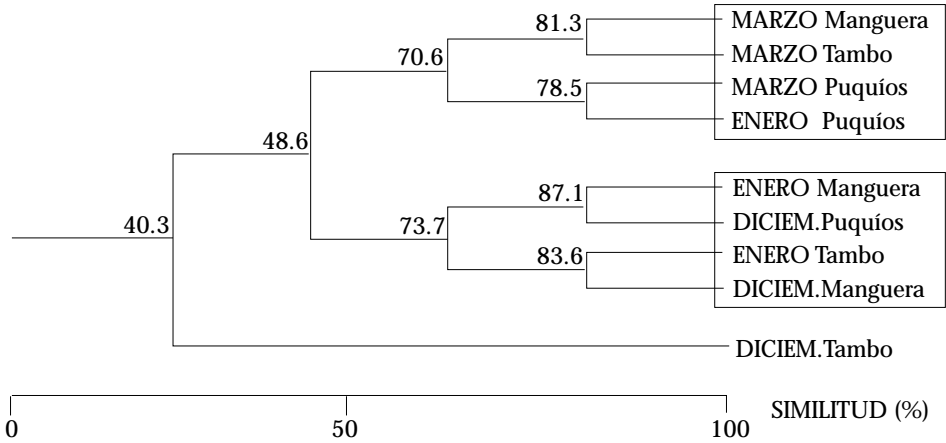


Fig. 6. Similitud ecológica (índice de Bray-Curtis) entre vegas y períodos de muestreo de la dipterofauna del humedal Tambo-Puquíos.

Tabla 8. *Parámetros de diversidad espacial de la dipterofauna del humedal Tambo-Puquíos (Cordillera de Doña Ana, Coquimbo, Chile).*

Diversidad	Tambo	Manguera	Puquíos
H' (bits/fam)	2,14	2,81	2,16
N (1) (familias)	4,4	7	4,5
Uniformidad (Sheldon)	0,21	0,28	0,21

Tabla 9. *Parámetros de diversidad temporal de la dipterofauna del humedal Tambo-Puquíos (Cordillera de Doña Ana, Coquimbo, Chile).*

Diversidad	Diciembre	Enero	Marzo
H' (bits/fam)	2,2	2,6	2,33
N (1) (familias)	4,6	6,0	5,0
Uniformidad (Sheldon)	0,21	0,30	0,25

Tabla 10. *Parámetros de biodiversidad espacio-temporal de la dipterofauna del humedal Tambo-Puquíos (Cordillera de Doña Ana, Coquimbo, Chile).*

Diversidad	Diciembre			Enero			Marzo		
	T	M	P	T	M	P	T	M	P
H' (bits/fam)	1,8	2,7	1,9	2,3	2,5	1,9	2,2	2,7	1,5
N (1)	3,5	6,5	3,7	4,9	5,7	3,9	4,6	6,3	2,8
Sheldon	0,22	0,34	0,22	0,35	0,32	0,22	0,29	0,39	0,26

T=Vega Tambo; M=Vega Manguera; P= Vega Puquíos

Tabla 11. *Riqueza y número de familias únicas en las vegas del humedal Tambo-Puquíos (Cordillera de Doña Ana, Coquimbo, Chile).*

Riqueza filética	Tambo	Manguera	Puquíos	Total
Riqueza observada	21	25	21	27
Riqueza esperada ($\pm 1DE$)	25 \pm 1,2	30 \pm 1,8	26 \pm 2,4	30 \pm 1,8
95% IC	20 - 30	23 - 38	15 - 36	22 - 37
Nº. Familias únicas	6	8	7	4

Tabla 12. Riqueza y número de familias únicas por período de muestreo del humedal Tambo-Puquíos (Cordillera de Doña Ana, Coquimbo, Chile).

Riqueza filética	Diciembre	Enero	Marzo	Total
Riqueza observada	22	20	20	27
Riqueza esperada ($\pm 1DE$)	25 \pm 1,8	22 \pm 1,2	25 \pm 2,4	32 \pm 1,3
95% IC	18 - 33	17 - 27	14 - 35	26 - 37
Nº. Familias únicas	5	3	7	7

DISCUSIÓN

Insertos en ecosistemas terrestres, los humedales ofrecen un conjunto de microhábitats favorables a la colonización y explotación por invertebrados, algunos de ellos acuáticos, semiacuáticos o típicamente terrestres (Batzer & Wissinger 1996). Los estudios de abundancia, distribución y biodiversidad de las comunidades de insectos en humedales han aumentado progresivamente desde mediados de 1980 (Batzer & Wissinger 1996). Una razón para ello es que en dichos ecosistemas, los insectos han demostrado ser modelos útiles para probar ciertos paradigmas ecológicos. Ambos, la estructura de las comunidades y el ambiente de los humedales, pueden ser fácilmente manipulados para la investigación experimental. Este renovado interés en la biodiversidad y ecología de los humedales es también evidente en el sector aplicado (Rosenberg & Resh 1995). Los humedales son ecosistemas en peligro que están recibiendo una gran atención pública y la importancia de los insectos en dichos ecosistemas está siendo ampliamente reconocida (Batzer & Wissinger 1996).

El conocimiento de la fauna de invertebrados de estos ecotopos en Chile es incipiente (Hermosilla et al. 1975, Cepeda 1997). Gran parte del conocimiento ecológico de los humedales cordilleranos andinos de la IV Región es de naturaleza botánica (Squeo et al. 1994), ornitológica y mastozoológica (Cortés et al. 1995). El humedal Tambo-Puquíos presenta una elevada heterogeneidad interna, ya que cuenta con pozas temporales y efímeras, con un curso permanente de agua que genera una planicie fértil con vegetación azonal, circundada por laderas de gran pendiente y un entorno terrestre árido. Varios estudios (e.g., Batzer & Wissinger 1996) sugieren que esta variabilidad podría desempeñar un papel importante en la determinación de los patrones de colonización, abundancia y estructura comunitaria de la entomofauna. Recientemente,

Grillet & Barrera (1997) y Johnson & Gage (1997) han insistido en el diferente rol que pueden tener los factores ecológicos según la escala espacial considerada (e.g., factores asociados a una región geográfica versus factores con acción local o intra-sitios). La escala espacial de este trabajo es local, pues cubrió un área inferior a los 225 km² de la cuenca del Río del Toro, en el nivel altoandino del sistema hidrográfico del Río Elqui, de la región árida del norte-centro de Chile.

Dado que la resolución taxonómica de los taxa capturados en este trabajo fue hasta el nivel de familia, esta discusión se centra en explicar los patrones generales de abundancia y diversidad de la entomofauna, más que en la autoecología de los especímenes colectados. A la vista de los resultados obtenidos, se observa que la abundancia de los diferentes taxones de insectos en el humedal Tambo-Puquíos siguió un patrón espacio-temporal marcado por las condiciones abióticas y bióticas del humedal.

Relaciones de abundancia relativa

Aunque aparentemente menos diversas que las turberas estudiadas por Hermsilla et al. (1975), y considerando un posible efecto latitudinal sobre la riqueza de especies, la riqueza taxonómica de las vegas de la Cordillera de Doña Ana es alta (Fig. 3) a pesar de su tamaño y la rigurosidad del ambiente. Collembola y Diptera son los órdenes dominantes del ensamble y juntos representan el 70% de los insectos capturados. La mayor diversidad de familias correspondió a Diptera (30 familias determinadas al presente), siendo numéricamente dominantes Muscidae, Ephydriidae, Heleomyzidae, Chironomidae, Empididae, Sphaeroceridae y Syrphidae.

Los factores abióticos parecen tener una gran relevancia en la abundancia y diversidad de la entomofauna del humedal Tambo-Puquíos. Las inundaciones periódicas y las sequías en los humedales son probablemente las influencias abióticas más importantes en las comunidades de insectos, y el modo en que éstos se relacionan con los ciclos de vida puede ser la clave de su éxito en ambientes extremos. Las Mulas y Pastos Largos, vegas más secas y heterogéneas tienen una riqueza de 14 órdenes de Insecta (Tabla 3), aunque los grupos dominantes del ensamble son diferentes: en Las Mulas predominan Hemiptera, Homoptera y Diptera, mientras que en Pastos Largos abundan Thysanoptera, Lepidoptera y Diptera. La Vega Tambo (Tabla 3) más húmeda y homogénea tiene una riqueza de 10 órdenes de Insecta y los taxones dominantes son Collembola, Homoptera y Diptera.

La dominancia numérica de Collembola (grupo edáfico) y Diptera (grupo volador) encontrada en este trabajo es consistente con los resultados reportados por Hermosilla et al. (1975), para turberas de la Cordillera Pelada (40°13'S-73°39'W). De acuerdo a estos autores, Collembola es un grupo dominante en suelos de turberas, muy comunes bajo condiciones antárticas y subantárticas. Cepeda & Whitford (1989) han encontrado que la distribución intra-sitio de la humedad edáfica puede tener un marcado efecto sobre el patrón de abundancia de los colémbolos de ecosistemas áridos. Así, la dominancia de Collembola en la Vega Tambo (Fig. 4) constituye un claro indicador de mejores condiciones hídricas de ésta, respecto de las otras dos vegas examinadas.

La distribución de abundancias de cinco (Collembola, Microcoryphia, Orthoptera, Hemiptera y Siphonaptera) de los 16 órdenes más importantes es vega-dependiente. La mayor abundancia de Orthoptera y Hemiptera (taxon mayoritariamente representado en el área por familias de insectos del follaje) está asociada a la condición más seca de la Vega de Las Mulas (Fig. 5). La mayor abundancia de Siphonaptera en esta vega parece ser una consecuencia de la abundancia de liebres, las cuales utilizan intensivamente las plantas de paja brava (*Stipa* sp.) para agazaparse.

Aunque no se pudieron detectar diferencias significativas entre vegas para Thysanoptera, Hemiptera, Homoptera y Diptera (*in toto*), la distribución de abundancia de estos órdenes aparentemente refleja las condiciones hídricas de ellas (Tabla 3). Thysanoptera, Hemiptera y Homoptera (grupo asociado al follaje) tienden a ser más abundantes en la vega mésica (Pastos Largos) y seca (Las Mulas) que en la húmeda (Tambo). Probablemente, entre las vegas y la vegetación de su entorno, ocurren diversas interacciones similares a las informadas por Price & Waldbauer (1994), respecto de los parches cultivados y la vegetación natural que los rodea. En este sentido, las vegas se comportarían como islas que concentran un conjunto importante de recursos, inmersas en una matriz de vegetación zonal con marcadas características áridas.

Sin embargo, la dinámica de la entomofauna no sólo parece estar determinada por la disponibilidad de recursos entre uno y otro ambiente, sino también por el patrón hidrológico intra-vegas (e.g., duración de las fases húmedas y secas de pozas efímeras, presencia de sectores anegados), el cual está fuertemente marcado por el régimen pluviométrico y las características fisiográficas ya descritas. De esta manera, los

taxa encontrados no sólo son elementos inmigrantes del ambiente terrestre circundante, sino que también existen taxa de insectos acuáticos (e.g., Hemiptera: Corixidae); otros con fases acuáticas (e.g., Diptera: Chironomidae, Dolichopodidae) o con requerimientos de humedad edáfica (e.g., Collembola), propios del humedal y para los cuales la dinámica hidrológica intra-sitio puede ser un factor determinante de la estructura comunitaria y las relaciones de abundancia entre ellos, según lo han sugerido Coulson & Butterfield (1985) y Batzer Wissinger (1996).

La dominancia de Diptera *in toto* no mostró un patrón claro. De acuerdo al muestreo con trampas Malaise (Tabla 6), Diptera domina en la vega seca, especialmente debido a Muscidae. Sin embargo, de acuerdo al trapeo Barber (Tabla 1), Diptera domina en la vega húmeda. Exceptuando Muscidae, la dominancia de Diptera en la vega húmeda (Tabla 6) se debe principalmente a Sphaeroceridae, Heleomyzidae, Empididae, Chironomidae, Ephydriidae y Dolichopodidae, familias con representantes que requieren de entornos húmedos o de materia orgánica vegetal en descomposición para completar sus ciclos de vida (McAlpine et al. 1981, 1987, Ward 1992).

Los dípteros empiezan a ser activos después de la hibernación invernal mucho más temprano que la mayoría de los otros grupos y a menudo se completa más de una generación dentro del corto verano (Mani 1968), siendo el primer requisito para todas las especies de hábitats temporales como las vegas, un rápido desarrollo larvario durante la fase húmeda (Merritt & Cummins 1995). Así, la mayor abundancia de dípteros y la mayor diversidad de familias (Tabla 9) se obtuvo en pleno verano (enero). Este resultado concuerda con el hecho de que aquellas familias que tuvieron un gran predominio en diciembre (primer mes de mayor actividad biológica después de los deshielos) fueron las familias que representan los llamados colonizadores tempranos o de ciclo rápido (Chironomidae, Muscidae, Ephydriidae, Sphaeroceridae), seguidas por familias acuáticas que se dispersan lentamente (Dolichopodidae, Ceratopogonidae, Empididae) o que entran en los cuerpos de agua desde la vegetación zonal (Phoridae, Anthomyiidae, Sciaridae y Agromyzidae). Dichas familias son más abundantes durante el mes de enero después de las inundaciones (ver características ecológicas de las familias de dípteros recolectadas en Anexo 2).

En general, los resultados de este estudio permiten concluir que las condiciones hídricas de la vega se reflejan en las características taxonómicas y en las relaciones de abundancia de la entomofauna. Localmente, la estructura de la entomofauna

podría oscilar entre ensamblajes propios de prados secos (cerca de pastizales bajos de altura) a humedales, pasando por la condición de prado húmedo. Esta dinámica puede ser particularmente importante en una región cordillerana árida, con las características topográficas ya descritas. En este tipo de ecosistema, la dinámica hidrológica no sólo tiene importancia a nivel de la cuenca estudiada (e.g., los estancos de nieve que se forman en ella durante los períodos de mayor precipitación y la redistribución del agua durante los deshielos), sino también a una escala menor (i.e., intra-sitio) y particularmente con cambios asociados a las acumulaciones de agua superficial (e.g., la duración de sus fases húmeda/seca, los cambios concomitantes en la calidad química del agua, anegamiento de sectores).

Sin embargo, la mortalidad de la entomofauna en los sistemas acuáticos es generalmente muy alta (Merritt & Cummins 1995) y pueden conjugarse tanto factores ecológicos (e.g., depredación, competencia, parasitismo) como abióticos (e.g., inundaciones y sequías), o una interacción de ambos. En el humedal estudiado no existe depredación por peces ni anfibios ya que no están presentes en dicho ecosistema (Cortés et al. 1995). Sin embargo, un factor importante que puede también determinar la abundancia y la diversidad de la entomofauna del humedal, lo constituye la depredación de insectos por la avifauna del lugar. Varios trabajos demuestran la fuerte depredación de larvas y adultos emergidos de moscas (e.g., quironómidos, larvas de tabánidos) por varios grupos de aves como golondrinas, mirlos y patos (Maher & Carpenter 1984, Euliss & Grodhaus 1987, Murkin & Batt 1987, Batzer et al. 1993, Kajak 1997), especialmente durante la estación reproductiva (Blancher & McNicol 1991, Orians & Wittenberger 1991). Aunque no existen datos precisos sobre la tasa de depredación de insectos para el humedal estudiado, las aves constituyen un grupo taxonómico diverso y característico de la vida silvestre de dicho ecosistema (Cortés et al. 1995).

Por otra parte, en estos hábitats sin vertebrados acuáticos, las altas densidades de insectos pueden dar lugar a interacciones competitivas entre ellos. De hecho, para varios ecosistemas acuáticos, los dípteros son los depredadores más abundantes y eficaces de otros insectos (Lake et al. 1989, Batzer & Wissinger 1996). Esta interacción ecológica podría esperarse entre las familias Empididae y Chironomidae. La abundancia de Empididae aumentó notablemente durante enero (Tabla 9) y sus especies son eficaces depredadores de otros insectos, entre ellos, quironómidos y simúlidos. En enero, junto con un aumento de los empídidos, se redujo

concomitantemente el número de quironómidos y simúlidos (Pola 2001). Al desconocer la biología de las especies encontradas en el humedal, no podemos dar una conclusión definitiva de las probables relaciones ecológicas entre ellos, pero es probable que los factores de competencia y predación estén presentes en estos ecosistemas y, posiblemente sean, junto con las condiciones climáticas, los factores principales para determinar los patrones de abundancia y diversidad de la entomofauna en los humedales altoandinos.

Biodiversidad de dípteros

Los dípteros están entre los insectos más abundantes en casi todas las altas montañas del mundo (Mani 1968), humedales y en varios otros tipos de ambientes (Batzer & Wissinger 1996). Este orden presenta una enorme plasticidad ecológica y una gran diversidad taxonómica. Tal vez, debido a ello los estudios sobre biodiversidad de la dipterofauna de humedales andinos son prácticamente inexistentes. Además, la carencia de revisiones taxonómicas actualizadas incide negativamente en el conocimiento de los dípteros chilenos (González 1995).

La diversidad filética de la dipterofauna del humedal Tambo-Puquíos fue de 2,5 bits/familia y un N (1) equivalente a 6 familias equidominantes. Sin otros trabajos previos o datos sobre la biodiversidad en otros humedales andinos, sólo podemos especular que la diversidad filética de la dipterofauna del humedal, podría estar subestimada dado que los dípteros son un grupo con altas tasas de especiación (Coyne & Orr 1988, Yeates & Wiegmann 1999). Aún así, esta investigación logró detectar un número alto de familias de Diptera del humedal Tambo-Puquíos. Así, la riqueza filética observada para el humedal fue de 27 familias de una riqueza esperada de $30 \pm 1,8$ familias (Tabla 11). Es decir, los métodos e intensidad del muestreo fueron suficientes para registrar la mayoría de la dipterofauna del humedal. De hecho, trabajos realizados en otros humedales cercanos al humedal estudiado, encontraron una riqueza de 35 familias, pero varias de ellas identificadas sólo como taxa distintos (Plandiura 1997). Sin embargo, considerando que la última revisión para los dípteros Neotropicales (Vanzolini & Papavero 1967) asigna para Chile una riqueza taxonómica de 86 familias, la riqueza global del humedal Tambo-Puquíos representaría un 31,4% del total de familias del orden Diptera reportadas para Chile.

La diversidad filética más alta se encontró en Manguera (Tabla 8). Esta vega que se encuentra a una altitud intermedia del humedal Tambo-Puquíos, presenta una

abundante vegetación zonal y azonal, y también un curso permanente de agua a lo largo del año. Estas características de la Vega Manguera favorecerían una mayor diversidad de familias de dípteros, tal como lo documentado para otros ecotonos (e.g., turberas) que presentan una gran heterogeneidad de microhábitats (Rosenberg & Danks 1987). Sin embargo, considerando que este orden de insectos presenta una elevada movilidad, que les permite desplazarse de un sitio a otro del humedal, Manguera podría recibir la colonización frecuente de dípteros proveniente de otras vegas o de la vegetación azonal.

Las vegas de Tambo y Puquíos presentaron una diversidad filética similar (Tabla 8), lo cual sugiere que la colonización o movilidad de la dipterofauna es una hipótesis plausible para la mayor diversidad de la Vega Manguera. Esta vega también fue el ecosistema que presentó un mayor número de familias equidominantes así como familias raras y únicas (Tabla 11). Manguera también mostró el mayor índice de homogeneidad de las vegas del humedal Tambo-Puquíos (Tabla 10). Por otro lado, Manguera parece ser más productiva que Vega Puquíos (presenta elevada saturación de agua) y se encuentra a menor altitud que Tambo, por lo que ambas condiciones favorecerían que Manguera hubiese presentado la mayor diversidad de dipterofauna del humedal.

Temporalmente, la diversidad filética del humedal Tambo-Puquíos fue mayor durante enero (que equivaldría al mes de verano en el ecosistema altoandino), mes de colonización después de las inundaciones y con mejores condiciones climáticas, y disminuyó progresivamente hacia los meses de menor temperatura, donde comienza de nuevo a disminuir la actividad biológica de la dipterofauna en los humedales altoandinos (Tabla 9). Este resultado es consecuente con la idea de que una mayor estabilidad climática favorecería una mayor diversidad biológica y también que en el período de muestreo la mayor parte de la dipterofauna estaba ya presente o activa. En pleno verano andino (enero), tanto los adultos de ciclos biológicos tempranos como tardíos, habrían tenido suficiente tiempo para emerger. En este mes también se encontró el mayor número de familias igualmente comunes y la mayor homogeneidad del humedal Tambo-Puquíos (Tabla 9).

El análisis de la biodiversidad alfa demostró que los diferentes sitios del humedal no difirieron considerablemente en su diversidad. El humedal Tambo-Puquíos está constituido por diferentes cuerpos de agua o pozas que se encuentran conectadas físicamente a lo largo del mismo. Sin embargo, las vegas Manguera y Puquíos son

más similares entre sí que con la Vega Tambo y tuvieron una dipterofauna muy similar (Tabla 8). Durante diciembre y enero también se obtuvieron las diversidades más semejantes para el período estudiado (Tabla 9). Ambos resultados tienen una sencilla explicación, pues las vegas de Manguera y Puquíos presentan una mayor cercanía real en el espacio y, los meses de diciembre y enero, fueron los que presentaron condiciones climáticas más favorables para el desarrollo de la dipterofauna. Los últimos días de la semana de muestreo (marzo 2001) presentaron ya las características climáticas propias del invierno altoandino, con fuertes nevadas y vientos a grandes velocidades.

El grado de diferenciación en la composición de familias (diversidades beta) del orden Diptera del humedal Tambo-Puquíos entre las distintas vegas fue bajo, debido a la dominancia de algunas familias representadas en todos los sitios, en particular, de Muscidae y Chironomidae. Las bajas diversidades beta encontradas sugieren altas similitudes ecológicas entre las vegas. Efectivamente, el índice de Bray-Curtis presentó dos grupos claramente diferenciables en términos de similitud, los cuales pueden ser explicados por factores locales y las condiciones climáticas durante el período de muestreo (Fig. 6). Es decir, altas similitudes ecológicas y bajo diferenciales altitudinales, indican que las tres vegas están muy cercanas entre sí (escala local) y que las tres son paisajísticamente similares (escala regional). Sin embargo, el clima y/o la heterogeneidad interna del hábitat explican también el patrón de diversidad de la entomofauna del humedal altoandino estudiado.

Desde el punto de vista de la conservación de la biodiversidad dos variables son importantes: la distribución de familias raras y la riqueza filética de la comunidad (Coulson & Butterfield 1985). En esta investigación, de las 27 familias encontradas en el humedal Tambo-Puquíos sólo 8 de ellas fueron dominantes. Así, de las 19 familias restantes, 8 fueron raras por tener una escasa abundancia o estar presentes sólo en una vega o en un mes de muestreo. Las demás familias presentaron una abundancia intermedia, distribuyéndose uniformemente en el espacio y en el tiempo. Sin embargo, dada la rapidez con que los humedales están desapareciendo en los ecosistemas andinos (Hajek et al. 1990), dichas familias pronto podrán considerarse como raras o únicas en estos ecosistemas.

A su vez, dada la elevada riqueza filética encontrada y la abundancia de familias raras en el humedal Tambo-Puquíos de la Cordillera de Doña Ana, se deduce que

dicho ecosistema es extremadamente valioso, desde el punto de vista de la conservación de la biodiversidad que sustenta, y que requiere de medidas de protección que tiendan a disminuir su degradación. El papel de las compañías mineras en la desecación, el drenaje de los humedales y la regulación de agua juegan un factor muy importante en la eliminación o degradación de los humedales y de sus comunidades (Hajek et al. 1990). La presión de pastoreo por los camélidos de la zona es un estrés adicional para este ecosistema que tiene impactos negativos en la dipteroфаuna (Holmes et al. 1993). El aumento de los porcentajes de sedimentación a los humedales, debido a numerosas actividades antropogénicas, también puede afectar a los dípteros del humedal debido al daño sobre la vegetación.

En general, se concluye que todo el sistema ecológico del humedal Tambo-Puquíos es altamente complejo y variable. La abundancia y diversidad de la entomofauna asociada parece estar sincronizada y adaptada a las condiciones climáticas extremas del humedal. Aunque los factores de competencia y depredación también podrían jugar un rol importante en la estructura y diversidad de dichas comunidades altoandinas.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado gracias al convenio de la Compañía Minera El Indio de Barrick Chile y la Universidad de La Serena, mediante el Programa de Investigación en Gestión Ambiental en Recursos Bióticos y Ecosistémicos en la alta montaña del Valle del Elqui. La estadía de Marta Pola fue apoyada por la Agencia Española de Cooperación Internacional (Beca Mutis). También se agradecen los comentarios y observaciones de Jaime Rau y Jaime Pizarro Araya que ayudaron en la preparación de este trabajo.

REFERENCIAS

ANGULO AO (1971) Los Nemestrínidos de Chile (Diptera: Nemestrinidae). *Gayana Zoología* (Chile) 19: 1-164.

ARROYO MTK, R PRIMACK & J ARMESTO (1982) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany* 69:82-97.

ARROYO MTK, J ARMESTO & R PRIMACK (1983) Tendencias altitudinales y latitudinales en mecanismos de polinización en la zona andina de los Andes templados de Sudamérica. Revista Chilena de historia Natural 56:159-180.

ARTIGAS JN (1970) Los Asílidos de Chile (Diptera: Asilidae). Gayana Zoología (Chile) 17: 1-472.

ARTIGAS JN (1994) Entomología Económica. Insectos de Interés Agrícola, Forestal, Médico y Veterinario. Vol.1. Ediciones Universidad de Concepción. Concepción. Chile.

ARTIGAS JN & RL PALMA (1979) Los Mídidos de Chile y una especie Argentina (Diptera:Mydidae). Gayana Zoología (Chile) 41: 1-78.

ARTIGAS JN & AO ANGULO (1980) Revisión del Género *Mallophora* Macquart por Sistemática Alfa y Taxonomía Numérica (Diptera: Asilidae). Gayana Zoología (Chile) 43: 1-182.

BATZER D, M MCGEE, VH RESH & RR SMITH (1993) Characteristics of invertebrates consumed by mallards and prey response to wetland flooding schedules. Wetlands 13: 41-49.

BATZER D & SA WISSINGER (1996) Ecology of insect communities in non-tidal wetlands. Annual Review of Entomology 41:75-100.

BLANCHER PJ & DK MCNICOL (1991) Tree swallow diets in relation to wetland acidity. Canadian Journal of Zoology 69: 2629-2637.

BRAY JR & JT CURTIS (1957) An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. Ecological Monograph 27: 325-349.

BROWN JH & MV LOMOLINO (1998) Biogeography. Sinauer Associates. Sunderland. Massachusetts. USA.

BURLA H & G BÄCHLI (1991) A search for pattern in faunistical records of drosophilid species in Switzerland. Zeitschrift fur Zoologische Systematik und Evolutions-forschung 29: 176-200.

CAO Y, AW BARK & WP WILLIAMS (1996) Measuring the responses of macroinvertebrate

communities to water pollution: a comparison of multivariate approaches, biotic and diversity indices. *Hydrobiologia*: 341: 1-19.

CEPEDA J (ed) (1997) *Insectos de la Alta Montaña del Valle del Elqui*. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena. Chile.

CEPEDA-PIZARRO JG (1987) Respuesta de los adultos de *Gyriosomus luczoti* (Coleoptera: Tenebrionidae) a las trampas de intercepción en un ecosistema árido-costero del norte de Chile. *Folia Entomológica Mexicana* 73: 89-99.

CEPEDA J (2000) Informe Técnico. Biota asociada a las Vegas Tambo-Puquíos. Informe Consolidado 1996-2000. Convenio CMEI-Universidad de La Serena. La Serena. Chile.

CEPEDA-PIZARRO JG & WG WHITFORD (1989) The relationships between abiotic factors and the abundance patterns of soil microarthropods on a desert watershed. *Pedobiologia* 33: 76-86.

CEPEDA J, C. ZULETA & R OSORIO (2000) Región de Coquimbo: Biodiversidad y Ecosistemas Terrestres. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena. Chile.

CHAPIN F, MS TORN & M TATENO (1996) Principles of ecosystem sustainability. *American Naturalist* 148: 1016-1037.

CONAMA (1997) Reglamento del Sistema de Impacto Ambiental. Decreto 30. Ministerio Secretaría General de la Presidencia. i + 79 pp. Santiago. Chile.

CORBET PS (1980) Biology of Odonata. *Annual Review of Entomology* 25: 189-217.

CORTES A, JC TORRES-MURA, L CONTRERAS & C PINO (1995) Fauna de Vertebrados de los Andes de Coquimbo: Cordillera de Doña Ana. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena. Chile.

COULSON JC & EL BUTTERFIELD (1985) The invertebrates communities of peat and upland grasslands in the North of England and some conservation implications. *Biological Conservation* 34: 197-225.

COYNE JA & HA ORR (1988) Patterns of speciation in *Drosophila*. *Evolution* 43 (2): 362-381.

- DELONG DC** (1996) Defining biodiversity. *Wildlife Society Bulletin* 24: 738-749.
- EULISS NH & G GRODHAUS** (1987) Management of midges and other invertebrate community for waterfowl wintering in California. *California Fish and Game* 73: 238-243.
- FINNAMORE AT & SA MARSHALL, Eds.** (1994) *Terrestrial Arthropods of Peatlands, with particular reference to Canada. Memoirs of The Entomology Society of Canada* 169: 1-289.
- GHILAROVA** (1996) What does biodiversity mean-Scientific problem or convenient myth?. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 304-306.
- GOIGEL M** (1989) Landscape ecology: The effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 20: 171-197.
- GONZALEZ C** (1995) Diptera. En Simonetti, JA, MT Kalin-Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds). *Diversidad Biológica de Chile: 256-263. CONICYT. Santiago. Chile.*
- GRILLET ME & R BARRERA** (1997) Spatial and temporal abundance, substrate partitioning and species co-occurrence in a guild of Neotropical blackflies (Diptera: Simuliidae). *Hydrobiologia* 345: 197-208.
- HAJEK ER, P GROSS & GA ESPINOZA** (1990) *Problemas ambientales de Chile. Vol. 1, 208 pp. Vol.2, 25 mapas temáticos. Alfabeta Impresores. Santiago. Chile.*
- HARRISON RG** (1980) Dispersal polymorphism in insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 95-118.
- HERMOSILLA W, R MURUA & M BARRIOS** (1975) *Estudios ecológicos en Cordillera Pelada (Provincia de Valdivia) Chile. IV. Distribución estacional de los invertebrados epígeos en turberas. Medio Ambiente* 1: 14-28.
- HILL MO** (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.
- HOLMES PR, DC BOYCE & DK REED** (1993) The ground beetle (Coleoptera: Carabidae) fauna of Welsh peatland biotopes: factors influencing the distribution of ground beetles and conservation implications. *Biological Conservation* 63: 153-161.

JAKSIC FM (2000) The multiple facets of El Niño/Southern Oscillation in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 121-131.

JMP Statistics and Graph Guide. Version 3.1 (1995) of JMP. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.

JOHNSON LB & SH GAGE (1997) Landscape approaches to the analysis of aquatic ecosystems. *Freshwater Biology* 37: 113-132.

KAJAK Z (1997) Chironomus plumosus-what regulates its abundance in a shallow reservoir? *Hydrobiologia* 342/343:133-142.

KENNEDY AD (1994) Simulated climate change: a field manipulation study of polar microarthropod community response to global warming. *Ecography* 17: 131-140.

KREBS CJ (1989) *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers, Inc., New York. USA.

KRIEGER KA (1992) The ecology of invertebrates in Great Lakes coastal wetlands: current knowledge and research needs. *Journal of Great Lakes Research* 18: 634-650.

KRISTENSEN NP (1991) Phylogeny of extant hexapods. In *The Insects of Australia*, CSIRO (eds), Vol. 1, Ch. 6, Melbourne University Press. Australia.

LAKE PS, IAE BAYLY & DW MORTON (1989) The phenology of a temporary pond in western Victoria, Australia, with special reference to invertebrate succession. *Archives of Hydrobiology* 115: 171-202.

MACKAY RJ & GB WIGGINS (1979) Ecological diversity in Trichoptera. *Annual Review of Entomology* 24:185-208.

MAGURRAN AE (1989) *Diversidad Ecológica y su Medición*. Ediciones Vedra. Barcelona. España.

MAHER M & SM CARPENTER (1984) Benthic studies of waterfowl breeding habitat in Southwestern New South Wales. II. Chironomid populations. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 35: 97-110.

MANI MS (1968) Ecology and biogeography of high altitude insects. Dr. W Junk NV Publisher, The Hague.

MCALEECE N (1997) BioDiversity Professional Beta. The Natural History Museum & The Scottish Association for Marine Science.

MCALPINE JF, BV PETERSON, GE SHEWELL, HJ TESKEY, JR VOCKEROTH & DM WOOD eds. (1981) Manual of Nearctic Diptera. Monograph 27 (Vol. 1). Research Branch Agriculture. Canada.

MCALPINE JF, BV PETERSON, GE SHEWELL, HJ TESKEY, JR VOCKEROTH & DM WOOD eds. (1987) Manual of Nearctic Diptera. Monograph 28 (Vol. 2). Research Branch Agriculture. Canada.

MCELLIGOT PEK & DJ LEWIS (1996) Distribution and abundance of immature Tabanidae (Diptera) in a subarctic Labrador peatland. Canadian Journal Zoology 74: 1364-1369.

MERRITT RW & KW CUMMINS (1995) An Introduction to the Aquatic Insects of North America. Kendall/Hunt, Dubuque. Iowa. USA.

MERRITT RW, EL SCHLINGER & DW WEBB (1995) Pupae and Adults of Aquatic Diptera. In: Merritt, R. W. & K. W. Cummins. An Introduction to the Aquatic Insects of North America, pp. 515-547. Kendall/Hunt, Dubuque. Iowa. USA.

MORRONE JJ, SA MAZZUCCONI & AO BACHMANN (2004) Distributional patterns of Chacoan water bugs (Heteroptera: Belostomatidae, Corixidae, Micronectidae and Gerridae). Hydrobiologia 523: 159-173.

MURKIN HR & BDJ BATT (1987) The interaction of vertebrates and invertebrates in peatlands and marshes. In Aquatic Insects of Peatlands and Marshes of Canada. Memoirs of The Entomology Society of Canada 140, pp. 15-30.

MURKIN HR (1989) The basis for food chains in prairie wetlands. In Northern Prairie Wetlands, AG van der Valk (ed.): 316-318. Iowa State University Press. Ames.

NOSS RF (1990) Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. Conservation Biology 4: 355-364.

ODUM EP & FO SARMIENTO (1998) Ecología. El puente entre ciencia y sociedad. McGraw Hill Interamericana. México.

ORIAN GH & JF WITTENBERGER (1991) Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist* 137 (Suppl.): S29-S49.

PEÑA LE (1986) Introducción a los Insectos de Chile. Editorial Universitaria. Santiago. Chile.

PLANDIURA MP (1997) Entomofauna de las Vegas Q. De las Mulas, Q. De Pastos Largos y Q. De Tambo (Cordillera de Doña Ana, IV Región, Coquimbo). Seminario de Título, Pedagogía en Biología. Universidad de La Serena. La Serena. Chile.

POLA M (2001) Abundancia y Diversidad de la Dipteroфаuna en un Humedal altoandino de la Cordillera de Doña Ana (Valle del Elqui, IV Región, Chile). Trabajo de Investigación de Tercer Ciclo. Universidad Autónoma de Madrid-Universidad de La Serena. La Serena. Chile.

PRICE PW & GP WALDBAUER (1994) Aspectos ecológicos del manejo de plagas. En Metcalf R & WH Luckmann (eds). *Introducción al Manejo de Plagas de Insectos*. Limusa-Noriega Editores. México.

PRITCHARD G (1983) Biology of Tipulidae. *Annual Review of Entomology* 28: 1-22.

ROSENBERG DM & VH RESH (1995) Use of Aquatic Insects in Biomonitoring. In: Merritt, R W & KW Cummins. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. pp. 87-97. Kendall/Hunt, Dubuque. Iowa. USA.

ROSENBERG DM & HV DANKS (eds) (1987) Aquatic Insects of Peatlands and Marshes of Canada. *Memoirs of The Entomology Society of Canada* 140: 1-174.

SIMONETTI JA, MT KALIN-ARROYO, AE SPOTORNO & E LOZADA (eds) (1995) *Diversidad Biológica de Chile*. Comité Nacional de Diversidad Biológica. Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica. Santiago. Chile.

SIMONETTI JA, MT KALIN-ARROYO, AE SPOTORNO, E LOZADA, C WEBER, LE CORNEJO, J SOLERVICENS & E FUENTES (1992) Hacia el conocimiento de la diversidad biológica en Chile. En Halffter G (ed). *La Diversidad Biológica de Iberoamérica*. Acta Zoológica Mexicana, Vol. especial 1: 253-270.

SPENCE JR & NM ANDERSON (1994) Biology of water striders: interactions between systematics and ecology. *Annual Review of Entomology* 39: 101-128.

SQUEO FA, H VEIT, G ARANCIO, JR GUTIERREZ, MT KALIN-ARROYO & N OLIVARES (1993) Spatial heterogeneity of high mountain vegetation in the Andean desert zone of Chile. *Mountain Research and Development* 13: 203-209.

SQUEO FA, R OSORIO & G ARANCIO (1994) Flora de los Andes de Coquimbo: Cordillera de Doña Ana. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena. Chile.

STEEL RG & JH TORRIE (1980) Principles and procedures of Statistics. McGraw Hill Book Co., New York. USA.

THOMAS JA (1991) Rare species conservation: case studies of European butterflies. In Spellberg IF, FB Goldsmith & MG Morris (eds). *The Scientific Management of Temperate Communities for Conservation*: 149-197. Blackwell Scientific. Oxford.

TONER M & P KEDDY (1997) River hidrology and riparian wetlands: A predictive model for ecological assembly. *Ecological Applications* 7: 236-246.

VANZOLINI PE & N PAPAVERO (1967) A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States. Departamento Zoología, Secretaria Agricultura do Estado de Sao Paulo. Brasil.

VEIT H (1993) Upper quaternary landscape and climate evolution in the Northe Chico: an overview. *Mountain Research and Development* 13: 138-144.

WARD JV (1992) Aquatic insect ecology, biology and habitat. John Wiley & Sons Inc. New York. USA.

WETTSTEIN W & B SCHMID (1999) Conservation of arthropod diversity in montane wetlands: effect of altitude, habitat quality and habitat fragmentation on butterflies and grasshoppers. *Journal of Applied Ecology* 36: 363-373.

WHINAM WD & R BUXTON (1997) Sphagnum peatlands of Australia: an assessment of harvesting sustainability. *Biological Conservation* 82: 21-29.

WHITTAKER RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.

WILLIAMS WD, TR CARRICK, IAE BAYLY, J GREEN & DB HERBST (1995)
Invertebrates in salt lakes of the Bolivian Altiplano. *International Journal of Salt Lake Research* 4:65-77.

YEATES DK & BM WIEGMANN (1999) Congruence and Controversy: toward a higher level Phylogeny of Diptera. *Annual Review of Entomology* 44: 397-428.

ANEXOS

Anexo Tabla 1. Entomofauna altoandina asociada a tres vegas de la Cordillera de Doña Ana en la región árida del norte-centro de Chile, Valle del Elqui (Nd= taxa no determinado).

ORDEN	FAMILIA	GÉNERO/ESPECIE
Coleoptera	Bostrichidae	Nd
	Bruchidae	<i>Lithraeus sp</i>
	Buprestidae	<i>Ectinogonia</i>
	Cantharidae	<i>Chauliognathus sp</i>
	Carabidae	Gen. 1
		<i>Mimodromius chilensis</i>
	Coccinellidae	<i>Coccinolina erengii</i>
		<i>Eriopis conexa</i>
		<i>Eriopis minima</i>
		Gen. 1
	Cryptophagidae	Nd
	Curculionidae	<i>Cnemecoelus sp</i>
		<i>Cylydrorhinus chilensis</i>
		<i>Cylydrorhinus sp</i>
		<i>Cyphometopus auratus</i>
		<i>Cyphometopus sp</i>
		<i>Mionarthrus sp</i>
	Languriidae	Nd
	Meloidae	Nd
	Melyridae	<i>Arthrobrachus sp</i>
Ptinidae	<i>Ptinus sp</i>	
Scolytidae	Nd	
Staphylinidae	Nd	
Tenebrionidae	<i>Entomochilus elongatus</i>	
	<i>Entomochilus sp</i>	
	<i>Falsopraocis ricardae</i>	
	<i>Nycterinus sp</i>	
	<i>Psectrascelis toroensis</i>	

Anexo Tabla 1. Continuación.

ORDEN	FAMILIA	GÉNERO/ESPECIE	
Collembolla	Nd	Nd	
Dermaptera	Labiidae	Nd	
Diptera	Acroceridae	Nd	
	Agromyzidae	Nd	
	Asilidae	Nd	
	Bibionidae	Nd	
	Bombyliidae	<i>Anthrax sp</i>	
		<i>Anthrax squalidus</i>	
		<i>Dischistus nigricornis</i>	
		<i>Villa sp1</i>	
		<i>Villa sp2</i>	
		Calliphoridae	Nd
		Ceratopogonidae	Nd
		Chironomidae	Nd
		Chloropidae	Nd
		Culicidae	Nd
		Dolichopodidae	Nd
		Empididae	<i>Apalocnemis sp</i>
		Ephydriidae	Nd
		Heleomyzidae	Nd
		Muscidae	Nd
		Mycetophilidae	Nd
		Nemestrinidae	Nd
		Otitidae	<i>Ceroxys edwardsi</i>
		Phoridae	Nd
		Psychodidae	Nd
		Rhinophoridae	<i>Melanophora roralis</i>
		Sarcophagidae	Nd
		Sciaridae	Nd
		Simuliidae	Nd
		Sphaeroceridae	Nd
		Stratiomyidae	<i>Beridops maculipennis</i>
		Syrphidae	<i>Dolichogyna sp</i>
			<i>Melanostoma sp</i>
			<i>Scaeva sp</i>
		Tabanidae	<i>Chaetopalpus annulicornis</i>
			<i>Dasybasis sp</i>
		Tachinidae	<i>Ateloglutus chilensis</i>
		<i>Chaetocnephalia americana</i>	
		<i>Incamiya spinicosta</i>	
		<i>Prosochaeta caliginosa</i>	
		<i>Steatosoma nigriventris</i>	
		<i>Steatosoma rufiventris</i>	
	Therevidae	Nd	
	Tipulidae	Nd	
Ephemeroptera	Baetidae	Nd	

Anexo Tabla 1. Continuación.

ORDEN	FAMILIA	GÉNERO/ESPECIE	
Hemiptera	Lygaeidae	<i>Lygaeus alboornatus</i>	
		<i>Nysius irroratus</i>	
		<i>Nysius sp</i>	
		Nd	
		Nd	
Homoptera	Miridae	Nd	
	Nabidae	Nd	
	Corixidae	Nd	
	Saldidae	Nd	
	Aphididae	Nd	
Hymenoptera	Cercopidae	Nd	
	Cicadellidae	Nd	
	Fulgoridae	<i>Russelliana maculata</i>	
	Apidae	Nd	
	Braconidae	Nd	
	Chalcididae	Nd	
	Chrysididae	Nd	
	Formicidae	Nd	
	Ichneumonidae	Nd	
	Megachilidae	Nd	
Lepidoptera	Mutillidae	Nd	
	Pompilidae	Nd	
	Sphecidae	Nd	
	Vespidae	Nd	
	Hesperiiidae	<i>Andinus sp</i>	
		Gen.1	
		<i>Hylephila sp</i>	
		<i>Pyrgus bocchoris</i>	
		<i>Pyrgus sp</i>	
		Lycaenidae	Nd
		Noctuidae	Nd
		Nymphalidae	<i>Yramea lathonoides</i>
		Pieridae	<i>Colias flaveola</i>
			<i>Colias sp</i>
			<i>Hypsochila sp</i>
<i>Phulia nymphula</i>			
<i>Cosmosatyrus sp</i>			
Satyridae		<i>Faunula leucoglone</i>	
Microcoryphia		Meinertellidae	Nd
Neuroptera	Hemerobiidae	Nd	
	Bruchiceridae	Nd	
Orthoptera	Acrididae	<i>Trimerotropis ochraceipennis</i>	
		<i>Trimerotropis sp</i>	
		<i>Platydicticus onax</i>	
Psocoptera	Nd		
Siphonaptera	Nd		
Thysanoptera	Thripidae	<i>Frankliniella sp</i>	
Trichoptera	Nd		

Anexo Tabla 2. Antecedentes ecológicos y de historia natural de las familias de Diptera colectadas en el humedal Tambo-Puquíos del norte-centro de Chile (Cordillera de Doña Ana, IV Región, Chile). Datos recopilados de observaciones de terreno de Artigas 1970, Angulo 1971, Artigas & Palma 1979, Artigas & Angulo 1980, McAlpine 1981, Peña 1986, Merritt & Cummins 1995.

Familia	Pre-imagos		Imagos	Observaciones
	HÁBITAT	ALIMENTACIÓN		
Acroceridae	Terrestres	Endoparásitas	Terrestres	Parásitos internos de arañas. Invasoras desde la vegetación zonal.
Agromyzidae	Terrestres	Fitófagas	Terrestres	Minadoras. Invasoras desde la vegetación zonal.
Asilidae	Terrestres	Predadoras	Terrestres	Invasoras desde la vegetación zonal.
Anthomyiidae	Terrestres	Fitófagas	Terrestres	Sobre flores en lugares húmedos.
Anthomyzidae	Terrestres	Fitófagas	Terrestres	En pecíolos de hojas de gramíneas.
Bibionidae	Terrestres	Fitófagas, Saprófagas	Terrestres	Larvas viven en humus, hojarasca y entre raíces del pasto.
Bombyliidae	Terrestres	Endoparásitas y algunas predadoras	Terrestres	Parasitan himenópteros, dípteros y lepidópteros, algunas predan sobre huevos de Acrididae, ortópteros. Invasoras desde la vegetación zonal.
Calliphoridae	Terrestres	Saprófagas, carroñeras, algunas parásitas	Terrestres	Parásitas de aves, lombrices y ganado.
Cecidomyiidae	Terrestres	Fitófagas, zoófagas, saprófagas y fungívoras	Terrestres	Invasoras desde la vegetación zonal.
Ceratopogonidae	Acuáticas, semiacuáticas o terrestres	Carnívoras, fitófagas y detritívoras	Terrestres, acuáticos y semiacuáticos	Algunas especies formadoras de agallas.
Chironomidae	Acuáticas	Fitófagas, saprófagas, algunas carnívoras	Terrestres, semiacuáticos	Una subfamilia (Leptoconopinae) es de ambientes terrestres.
Chloropidae	Terrestres	Fitófagas, saprófagas, depredadoras	Terrestres	Enjambres cerca del agua.
Culicidae	Acuáticas	Fitófagas, Saprófagas	Terrestres	Abundan en áreas pantanosas y en praderas.
				Alimentan de secreciones de animales
				Algunas especies con Restringidas a ambientes lénticos.
				hembras hematófagas

Anexo Tabla 2. Continuación.

Familia	Pre-imagos		Imagos	Observaciones
	HÁBITAT	ALIMENTACIÓN		
Dolichopodidae	Terrestres	Depredadoras	Terrestres húmedos	Depredan a insectos diminutos de cuerpo blando.
Empididae	Acuáticas o terrestres	Depredadoras, algunas detritívoras	Terrestres húmedos	Depredan insectos pequeños (Simúlidos, tricópteros y quironómidos).
Ephydriidae	Acuáticos, semiacuáticos	Saprófagas o fitófagas (algas)	Acuáticos, semiacuáticos	Algunos depredan sobre insectos pequeños.
Heleomyzidae	Terrestres	Saprófagas, carroñeras, hongos, nidos de aves	Terrestres	Se encuentran generalmente en lugares sombreados.
Muscidae	Terrestres	Saprófagas, coprófagas	Terrestres	También se alimentan de exudados de vertebrados. Invasoras desde la vegetación zonal.
Mycetophilidae	Terrestres	Saprófagas, fungívoras	Terrestres	Se encuentran en lugares húmedos y sombríos.
Nemestrinidae	Terrestres	Endoparásitas	Terrestres	Parásitas de Orthoptera y Coleoptera. Invasoras desde la vegetación zonal.
Otitidae	Terrestre	Saprófagas, fitófagas	Terrestres	Se encuentra en vegetación de sitios húmedos.
Phoridae	Terrestres	Saprófagas, algunas especies endoparásitas de otros insectos	Terrestres	Algunas parásitas y fungívoras.
Piophilidae	Terrestres	Saprófagas	Terrestres	Hay especies domésticas (queso).
Psychodidae	Acuáticos, Semiacuáticos	Saprófagas	Terrestres	Sólo la subfamilia (Phlebotominae) posee especies con larvas de desarrollo terrestre.
Rhinophoridae	Terrestres	Endoparásitas	Terrestres	Parásitos internos de Isopoda (Porcellio). Invasoras desde la vegetación zonal.
Sarcophagidae	Terrestres y semiacuáticas	Saprófagas, carroñeras y algunas especies endoparásitas en distintos grupos de insectos (Ortóptera, Coleoptera, Lepidoptera)	Terrestres	Algunas parásitas de artrópodos y vertebrados. Invasoras desde la vegetación zonal.

Anexo Tabla 2. Continuación.

Familia	Pre-imagos		Imagos	Observaciones
	HÁBITAT	ALIMENTACIÓN		
Sciaridae	Terrestres	Saprófagas, fungívoras y coprófagas	Terrestres	Se localizan en zonas sombreadas.
Simuliidae	Acuáticas	Detritívoros, fitófagas	Terrestres	Larvas restringidas a hábitat lóticos.
Sphaeroceridae	Terrestres	Saprófagas, coprófagas	Terrestres	Se encuentran en zonas húmedas.
Syrphidae	Terrestres	Fitófagas, carnívoras, saprófagas, carroñeras	Terrestres	Frecuentes en hormigueros, nidos de himenópteros o termiteros.
Stratiomyidae	Terrestres o acuáticas	Polífagas	Terrestres	Sobre flores y vegetación húmeda.
Tabanidae	Acuáticas, semiacuáticas y terrestres	Carnívoras (lombrices de tierra y larvas de insectos)	Terrestres húmedos	Asociados a hábitat húmedos y pantanosos (muy activos en días soleados).
Tachinidae	Terrestres	Endoparásitas	Terrestres	hematófagas; machos nectarívoros
Therevidae	Terrestres	Depredadoras	Terrestres	Nectarívoros
Tipulidae	Acuáticos, semiacuáticos o terrestres	Depredadoras, fitófagas o saprófagas	Terrestres o Acuáticos	Fitófagos Algunas especies no se alimentan, nectarívoros
				Invasoras desde la vegetación zonal. Depredadoras de otros insectos y artrópodos. Algunas especies toman néctar de distintas flores.