

2.1 INTERACCIONES ECOLÓGICAS EN LA ALTA MONTAÑA DEL VALLE DEL ELQUI

FRANCISCO A. SQUEO, JORGE CEPEDA P. ,
NANCY C. OLIVARES & MARY T. K. ARROYO

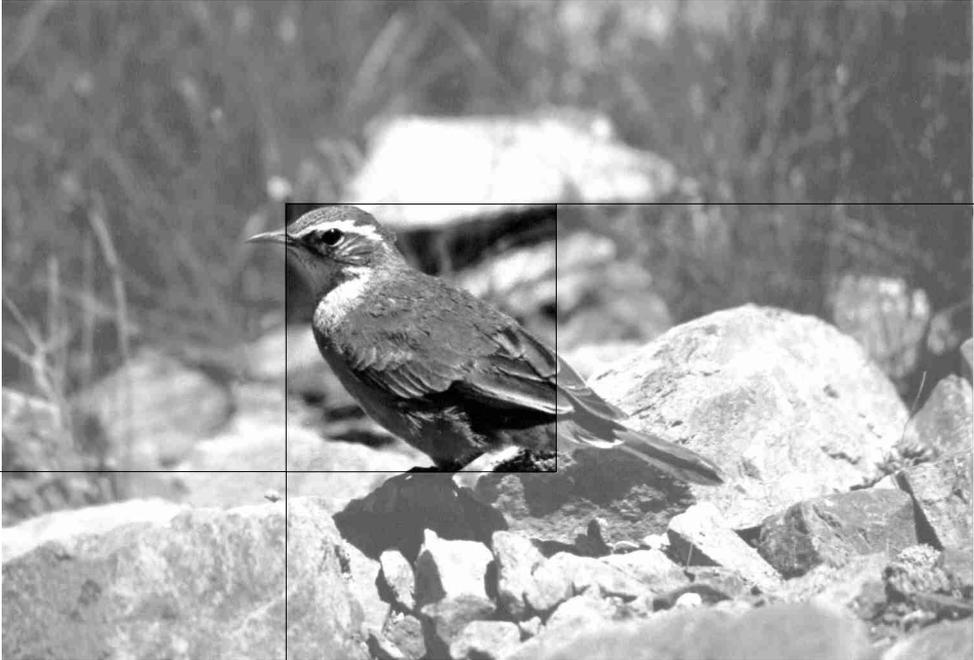


Foto: Daniel Hiriart L.

GEOECOLOGÍA de los ANDES desérticos. La Alta Montaña del Valle del Elqui. CEPEDA P., J. (ed) (2006): 69-103. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena. Chile.

INTERACCIONES ECOLÓGICAS EN LA ALTA MONTAÑA DEL VALLE DEL ELQUI

FRANCISCO SQUEO P. ^(1,2,4,5), JORGE CEPEDA P. ^(1,6), NANCY C. OLIVARES ⁽¹⁾ & MARY T. K. ARROYO ⁽⁴⁾

Resumen. *El entendimiento de un ecosistema requiere conocer no sólo su estructura, sino que también es fundamental entender cómo sus distintos componentes interactúan. En este capítulo se integran muchos de nuestros resultados de estudios acerca de las interacciones que tienen lugar en el ecosistema de la Cordillera de Doña Ana.*

*Las interacciones entre clima y vegetación permiten explicar la existencia de pisos de vegetación. Las características climáticas en un gradiente altitudinal altoandino determinan, entre otras, la productividad primaria, diversidad, cobertura y formas de vida que presentan las plantas. En la Cordillera de Doña Ana están presentes los últimos tres pisos altitudinales de vegetación: **piso subandino** (2.700-3.500 m), **piso andino inferior** (3.500-4.250 m) y **piso andino superior** (4.250-4.450 m). La diferente capacidad de resistir bajas temperaturas es una de las principales causas de esta zonación vegetacional. A lo anterior se agregan las vegas o humedales, vegetación de mayor productividad asociada a los cursos de agua y a zonas con surgencia de aguas sub-superficiales y subterráneas.*

En adición a la zonación altitudinal de la vegetación, existe una alta heterogeneidad espacial debido a factores edáficos y microclimáticos que alteran los tipos y la abundancia de especies presentes. Tiene particular importancia la heterogeneidad geológica que determina una alta diversidad de condiciones químicas del suelo, estabilidad y permeabilidad del sustrato.

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

(2) Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA) (www.ceaza.cl), La Serena, Chile.

(3) Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile

(4) Centro de Estudios Avanzados en Ecología e Investigación en Biodiversidad (CMEB), Santiago, Chile.

(5) email: f_squeo@userena.cl

(6) email: jcepeda@userena.cl

Entre las interacciones bióticas, una de las más relevantes es la interacción planta-agente polinizador. En la Cordillera de Doña Ana, los principales polinizadores son dípteros (58% de las especies de plantas), himenópteros (35,5%) y lepidópteros (19,4%). La polinización por dípteros aumenta en importancia con la altura, mientras que la polinización por himenópteros y lepidópteros disminuye.

*En términos de productividad, los períodos de crecimiento vegetativo y actividades reproductivas están restringidos a los meses de verano. Estudios de balance hídrico en especies de **Adesmia** muestran que, durante la época de crecimiento, las plantas realizan un importante control estomático durante gran parte del día en respuesta a la baja disponibilidad de agua en el suelo.*

Las máximas tasas de fotosíntesis registradas son similares a las de la alta montaña tropical, pero más bajas a otras altas montañas de latitudes medias. La vegetación de la Cordillera de Doña Ana muestra una baja productividad anual, debido a que se conjugan bajas tasas de asimilación junto a un período de crecimiento restringido a los meses más cálidos del año.

Los productores primarios sostienen diversos arreglos de organismos consumidores. En términos de diversidad biológica, los más importantes corresponden a insectos y aves. Los insectos parecen tener un rol intermediario importante en la mantención de las cadenas tróficas, ya que son los principales consumidores primarios y recurso alimenticio para los niveles tróficos superiores.

Palabras clave. *Ecosistemas de montaña, Valle del Elqui, interacciones ecológicas, ecosistemas andinos.*

Abstract. *Understanding ecosystems requires not only knowledge of their structure but also on interactions between their different components. In this chapter we attempt to integrate knowledge on interactions that take place in the Cordillera de Doña Ana.*

Interactions between climate and vegetation underlie the existence of distinct vegetation belts. Climatic variables as expressed along an elevational gradient determine primary productivity, diversity, cover and life-forms represented in vegetation. In the Cordillera de Doña Ana the upper-most three vegetation belts

are represented: **subandean belt** (2,700-3,500 m), **lower andean belt** (3,500-4,250 m) and **upper andean belt** (4,250-4,450 m). Differences in resistance to low temperatures is one of the principal factors determining such zonation. In addition to the above zonal vegetation belts, high andean "vegas" (or cushion bogs), of high productivity are found in the Cordillera de Doña Ana, where they are associated with water courses and sub-superficial and subterranean springs.

As a result of edaphic and local microclimate variation, high spatial heterogeneity is characteristic of the vegetation within each vegetation belt. Substrate variation, which influences the chemical properties of soils, and stability and permeability of the substrate, is especially relevant.

Among biotic interactions, the plant-pollinator relationship is relevant. In the Cordillera de Doña Ana the principal pollinators are dipterans (visiting 58% of plant species), himenopterans (35.5%) and lepidopterans (19.4%). Pollination by dipterans becomes progressively more important at high elevation, while butterfly and hymenopteran pollination both decrease in relative importance.

Vegetation growth and reproductive activities are restricted to the summer months. Water balance studies in species of *Adesmia* show that stomatic control is evident during much of the day as a response to low soil water content.

Maximum photosynthetic rates registered are similar to those reported in tropical high mountains, but are lower than reported for other mid-latitude mountains. Vegetation in the Cordillera de Doña Ana exhibits low annual productivity as a result of a combination of low assimilation rates and growth being restricted to the warmest months of the year.

In terms of biological diversity, important consumers are insects and birds. Insects appear to play an intermediate role in the maintenance of trophic chains. They are the principal consumers and food resource for the more superior trophic levels.

Key Words. Mountain ecosystems, ecological interactions, Andean ecosystems, Elqui Valley.

INTRODUCCIÓN

La dinámica actual de los ecosistemas de la alta montaña en los Andes desérticos de Chile es el resultado de una compleja historia evolutiva y biogeográfica, donde eventos de colonización y especiación se entremezclan con repetidos ciclos de sucesiones producto de perturbaciones naturales. Todo ello con el establecimiento, modificación y ruptura de interacciones mutualísticas y de competencia entre organismos, y de las interacciones entre éstos con el medio físico. En este capítulo se analizarán, con el detalle que permiten los estudios realizados a la fecha, las interacciones ecológicas en los Andes desérticos de Chile, con especial énfasis en el ecosistema andino de la IV Región. El actual estado de conocimiento del ecosistema andino nos permite sostener que la mayoría de los componentes ecosistémicos, tanto bióticos como abióticos, están medianamente identificados. El objetivo de este capítulo es integrar la información existente sobre las interacciones ecológicas y plantear algunas hipótesis que podrían orientar futuras líneas de investigación en este campo.

INTERACCIONES ECOLÓGICAS

Un ecosistema puede ser descrito en términos de sus componentes. La descripción de su estructura debe incluir los componentes bióticos (e.g., las especies de plantas, animales y microorganismos) y abióticos (e.g., los compuestos inorgánicos y orgánicos, el clima) (Fig. 1).

Una descripción de la estructura de un ecosistema, junto con mencionar los elementos que la componen, puede reordenar esos elementos según sus características (e.g., las formas de vida de las plantas), llegando a descripciones integradoras como los pisos de vegetación y las vegas altoandinas.

Por otro lado, un ecosistema puede ser descrito en términos de su dinámica. Es a este nivel donde ocurren las interacciones entre los componentes del ecosistema. Por ejemplo: suelo-nutrientes, planta-clima, planta-polinizador, planta-herbívoro, herbívoro-carnívoro, hojarasca-descomponedor.

Las interacciones entre los componentes del ecosistema ocurren en distintas escalas de tiempo los que van desde escalas geológicas (e.g., formación y desarrollo de anomalías hidrotermales, levantamiento de la cordillera), evolutivas (e.g., fenómenos

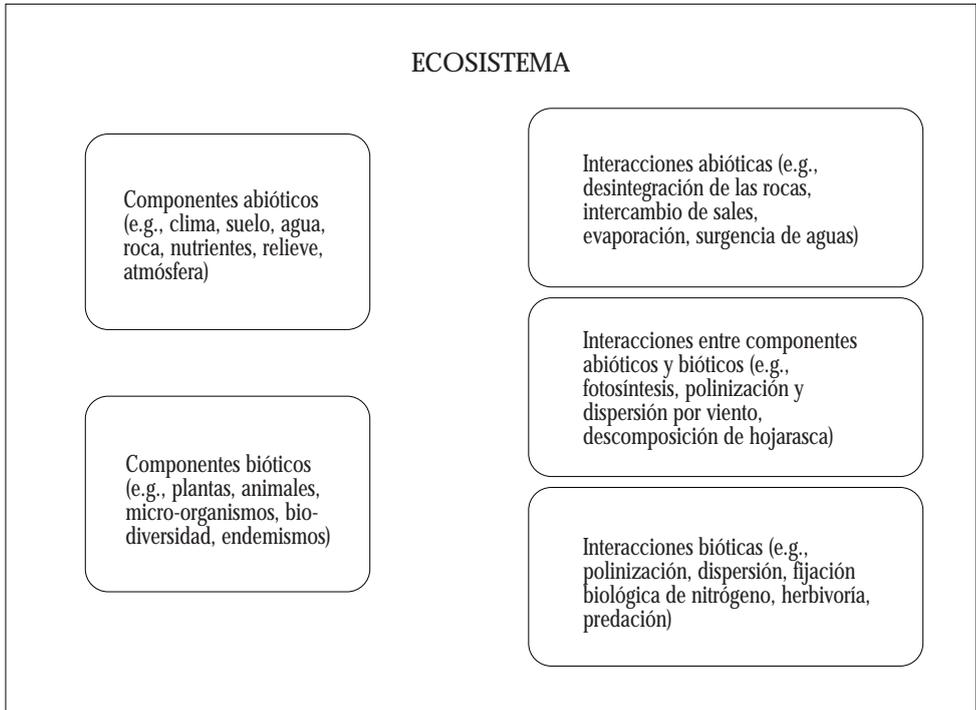


Fig. 1. Componentes e interacciones ecológicas en un ecosistema.

de aparición de nuevas especies o especiación, extinciones, co-evolución, migraciones), ecológicas (e.g., reproducción, herbivoría, sucesiones) y ecofisiológicas (e.g., fotosíntesis, resistencia a bajas temperaturas).

Desde el punto de vista de los componentes, las interacciones ecológicas pueden ser divididas en: a) interacciones entre los componentes abióticos, b) entre componentes bióticos y, c) interacciones cruzadas entre componentes abióticos y bióticos (Fig.1).

Interacciones entre componentes abióticos

En este grupo de interacciones ecológicas quedan incluidas todas las interacciones en las que participan exclusivamente dos o más componentes abióticos, tales como: suelo-clima, intercambio de sales entre la fracción soluble y las arcillas en el suelo, suelo-agua, etc. Como resultado de esta interacción, algunos o todos los componentes se van modificando paulatinamente. Por ejemplo, el congelamiento y descongelamiento sucesivo del agua en el suelo determina un proceso de fraccionamiento del sustrato.

En el caso del ecosistema andino, el entendimiento de los fenómenos, el origen de las anomalías hidrotermales y sus posteriores transformaciones, son de vital importancia. Algunos de estos aspectos son discutidos con más detalle en los capítulos 1.1 y 1.2 de este libro.

Interacciones entre componentes abióticos y bióticos

Los principales factores abióticos que determinan la distribución de las comunidades biológicas en la zona andina son de tipo climático y edáfico.

Interacción Clima-Vegetación. Tradicionalmente se ha explicado la existencia de pisos de vegetación en términos climáticos (Squeo et al. 1994). Los límites climáticos permiten explicar la distribución de coberturas y formas de vida en gradientes altitudinales dentro de la zona andina. Cuando se produce un cambio en la abundancia de un grupo de especies con la misma forma de vida, se percibe una discontinuidad fisonómica en el paisaje. La distribución altitudinal de estos grupos de especies es principalmente el resultado de la interacción entre clima y vegetación.

La cobertura vegetal es una expresión de la productividad primaria del ecosistema. En los ambientes más productivos, las plantas tienden a ocupar toda la superficie del suelo. Cuando las comunidades vegetales tienen bajos niveles de estrés abióticos, la principal limitación para la fotosíntesis es la luz, tal como ocurre en los bosques tropicales o en cultivos intensivos. En los Andes de Coquimbo, la cobertura de la vegetación disminuye con la altura registrándose valores cercanos al 40% entre los 3.200 y 3.850 m, 27% entre los 4.000 y 4.250 m, e inferiores al 1% entre los 4.300 y 4.450 (Fig. 2).

Junto con las diferencias en cobertura vegetal, los pisos de vegetación reflejan los límites de distribución para distintas formas de vida (Squeo et al. 1993, 1994, Fig. 3). Los arbustos altos (i.e., entre 50 y 150 cm de altura) se encuentran a alturas inferiores a los 3.500 m definiendo el límite superior del piso sub-andino. Los subarbustos (i.e., arbustos leñosos de menos de 50 cm de altura) no superan los 4.250 m, este antecedente junto con la distribución de los cojines perennes (i.e., arbustos leñosos achaparrados y compactos) concentrada entre los 3.450 y 4.250 m, definen el piso andino inferior. Los 4.250 m también constituyen el límite de distribución de las hierbas anuales, las que además dependen de la cantidad de precipitación ocurrida durante el invierno anterior. Por último, también la cobertura

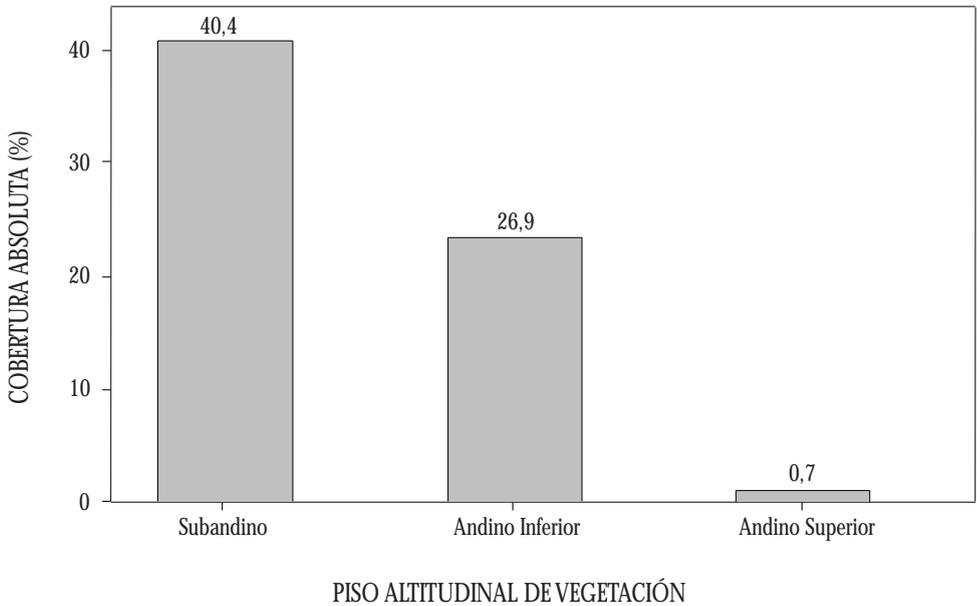


Fig. 2. Cobertura absoluta de la vegetación según piso altitudinal (según Squeo et al. 1993).

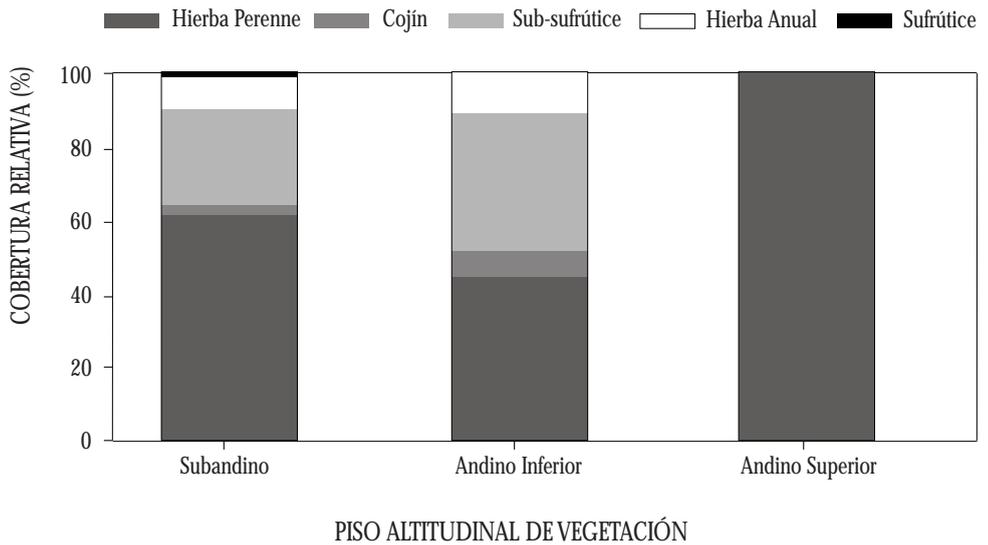


Fig. 3. Cobertura relativa por forma de vida de la vegetación según piso altitudinal (basado en Squeo et al. 1993).

absoluta de las especies herbáceas perennes decae con la altitud, sin embargo, su límite altitudinal superior coincide con el límite de la vegetación (4.450 m).

La interacción clima-vegetación también se relaciona con el origen biogeográfico de las especies y su parentesco filogenético. En la Cordillera de Doña Ana, el 76% de las especies zonales nativas son endémicas a los Andes desérticos con lluvia de invierno (25°-32°S) (58% si se incluyen las especies nativas de vega), con bajas relaciones florísticas con los Andes de Chile Central al sur de los 32°S (Squeo et al. 1994). Por otro lado, la dominancia de algunos géneros como *Adesmia* y *Stipa* (7,9% y 40,5% de la cobertura vegetal en el piso sub-andino, respectivamente); 42,5% y 24,0% en el andino inferior (Squeo et al. 1993) también le confieren a esta vegetación una característica filogenética diferencial.

Los pisos de vegetación representan el resultado de la interacción entre clima y vegetación. El crecimiento y sobrevivencia de las plantas en los ambientes de alta montaña están determinados, entre otros factores, por la ocurrencia de bajas temperaturas durante la época de crecimiento (Billings 1979, Larcher 1982). Aparentemente, existe una relación entre el mecanismo de tolerancia a temperaturas congelantes y la forma de vida (o altura de las plantas) (Squeo et al. 1991). Según estudios de estos autores, en los Andes tropicales de Venezuela, las especies arborecentes presentan mecanismos de evasión principalmente a través del super-enfriamiento, mientras que las especies que crecen a nivel del suelo presentan tolerancia al congelamiento. En un trabajo complementario, se muestra la ocurrencia del mismo patrón para los Andes desérticos de Chile (Squeo et al. 1996). El mecanismo de evasión por super-enfriamiento, relacionado con el aumento de solutos que actúan como anticongelantes dentro de las células, le permite a los arbustos soportar temperaturas nocturnas bajo cero. Sin embargo, sólo a través de un mecanismo de tolerancia al congelamiento, las especies son capaces de soportar temperaturas inferiores a -12°C. En este último mecanismo, presente sólo en las especies menores a 20 cm de altura, ocurre congelamiento del agua en los espacios intercelulares cuando la temperatura desciende de los -3°C, pero los tejidos no sufren daño hasta temperaturas mucho menores.

En la Cordillera de Doña Ana, las especies de plantas que habitan en el piso andino inferior mostraron temperaturas de daño a menores temperaturas que las especies del piso sub-andino (AI = $-16,3 \pm 3,5^{\circ}\text{C}$ versus SA = $-12,3 \pm 2,9^{\circ}\text{C}$, $P < 0,05$) (Squeo et al. 1996). Al comparar dos comunidades vegetales separadas por 500 m de

elevación, la temperatura de daño promedio de las especies es 3,1°C más negativa en la localidad de mayor altura. Esta reducción en la temperatura de daño con aumento en elevación coincide con la reducción de la temperatura del aire con la altitud (6,5°C / 1.000 m).

Con estos antecedentes es razonable postular que el límite entre el piso sub-andino y el andino inferior está dado, entre otros factores, por la ocurrencia durante la vida de cada especie, de un evento con temperaturas nocturnas de verano inferiores a -12°C.

El efecto de la temperatura en la distribución de las especies también se observa en la preferencia de especies arbustivas (e.g., *Adesmia hystrix*) por micro-hábitat relacionados con refugios térmicos (e.g., laderas de exposición ecuatorial, zonas rocosas, hojarasca de otras especies) (Rada et al. 1985, Squeo et al. 1991, 1993).

La preferencia por refugios térmicos permitiría también explicar los mecanismos de aislación que presentan algunas especies. Por ejemplo, los cojines mantienen una gruesa capa de hojarasca que aísla a sus raíces de las temperaturas congelantes (Squeo et al. 1991). En la zona andina, muchas especies de hierbas perennes crecen de preferencia sobre cojines, pues junto con ser un substrato más estable, rico en agua y nutrientes (Cavieres et al. 2002), este micro-hábitat podría conferir protección a las bajas temperaturas.

El límite entre el piso andino inferior y superior está marcado por la desaparición de todas las especies leñosas, manteniéndose sólo algunas hierbas perennes con sistemas radiculares superficiales. Esta limitación abrupta en la distribución altitudinal de las especies leñosas con raíces profundas se relacionaría con la presencia de un "permafrost" superficial (suelo congelado permanentemente) (Squeo et al. 1994).

Como hemos visto, la existencia de límites entre los pisos de vegetación estaría explicado principalmente por la temperatura. Otra evidencia a favor de esta estrecha relación se encuentra en la disminución paulatina de los límites altitudinales hacia los Andes meridionales, llegando hasta cerca del nivel del mar en Tierra del Fuego. Una interesante discontinuidad en la paulatina disminución altitudinal de los pisos de vegetación se encuentra a los 31° de latitud sur. En unos pocos kilómetros se observa una depresión de los pisos andinos en 500 m de altitud (Squeo et al. 1994).

Esta depresión coincide con un importante límite norte a la penetración de los frentes polares.

Substrato-Vegetación. Una primera diferenciación entre vegetación zonal (de ladera) y azonal (de vegas y humedales) muestra cómo las especies responden, además de las diferencias climáticas, a diferencias edáficas. Las formaciones azonales de vega o humedales están asociadas a sectores de acumulación de agua, normalmente a causa de la poca pendiente y mal drenaje; en otros casos, corresponde a puntos de surgencia de aguas subterráneas (Fig. 4). Estas formaciones poseen una alta productividad relativa en comparación con la vegetación zonal a una misma altura.

A pesar del aspecto aparentemente homogéneo de las vegas, existen diferencias en la productividad y composición de especies que dependen de diversos gradientes ambientales (e.g., disponibilidad de agua desde el centro al borde, grado de salinidad del suelo, calidad química del agua), incluyendo una variación debida al gradiente altitudinal (Squeo et al. 1993, 1994). Las áreas riparias, asociadas a los cursos de agua, también constituyen vegetaciones azonales altamente dependiente de la disponibilidad de agua. Los procesos de infiltración, surgencia y flujos laterales asociados a los cursos de agua modifican no sólo el nivel freático, si que también la disponibilidad de oxígeno y nutrientes, lo que genera situaciones de alta complejidad espacial (Fig. 4) (Ffolliott et al. 2003).

En la Cordillera de Doña Ana tiene particular importancia la heterogeneidad geológica la cual determina una alta diversidad de condiciones químicas del suelo, estabilidad y permeabilidad del substrato (Fig. 5 y 6). Por ejemplo, las anomalías hidrotermales expuestas y taludes con mucha pendiente están desprovistos de vegetación; planicies y laderas con poca pendiente son dominadas por *Adesmia aegiceras* y *Stipa* spp. En tanto, los arbustos altos (*Adesmia hystrix* y *Ephedra breana*) se concentran en las laderas rocosas más cálidas de exposición ecuatorial (norte) del piso subandino, mientras que en las laderas con exposición polar (sur) domina *Viviania marifolia* (Squeo et al. 1993).

La estabilidad y el drenaje del substrato también afecta la distribución espacial. La baja cobertura vegetal observada en las laderas con pendiente abrupta y cubierta detrítica sería causada por la alta infiltración lo que generaría un suelo seco e inestable. Estas áreas son dominadas por especies hemicriptófitas o geófitas, con rizomas ramificados y forma parecida a cojín (e.g., *Oreopolus macranthus*,

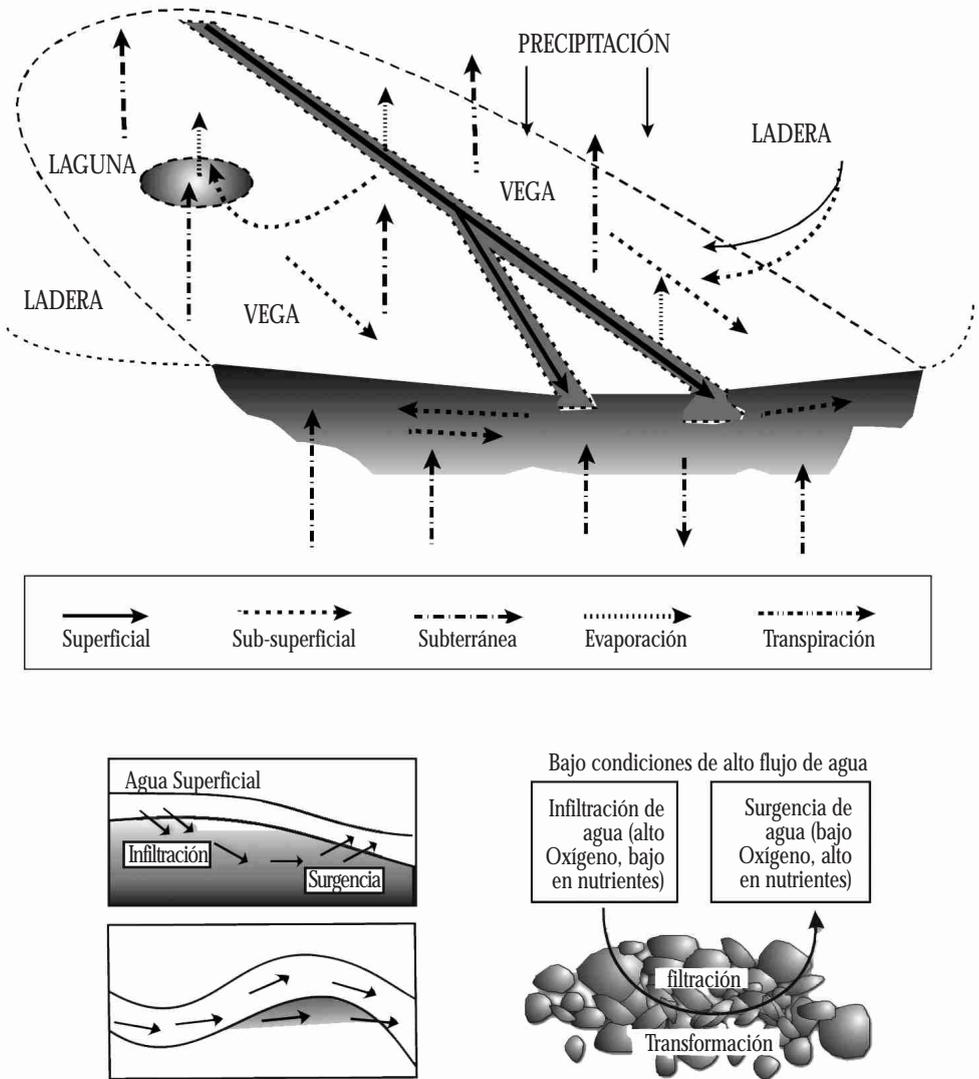


Fig. 4. Flujos de agua en sistemas azonales (vegas y bordes de cursos de agua). Arriba: Potenciales flujos de agua en una vega andina. Abajo (Modificado de Ffolliott et al. 2003): procesos de infiltración y surgencias asociadas a los cursos de agua.

Alstroemeria andina). En laderas suaves y en áreas más húmedas a causa de la acumulación de nieve invernal, los cojines leñosos son más abundantes (e.g., *Calceolaria pinifolia*, *Adesmia subterranea*).

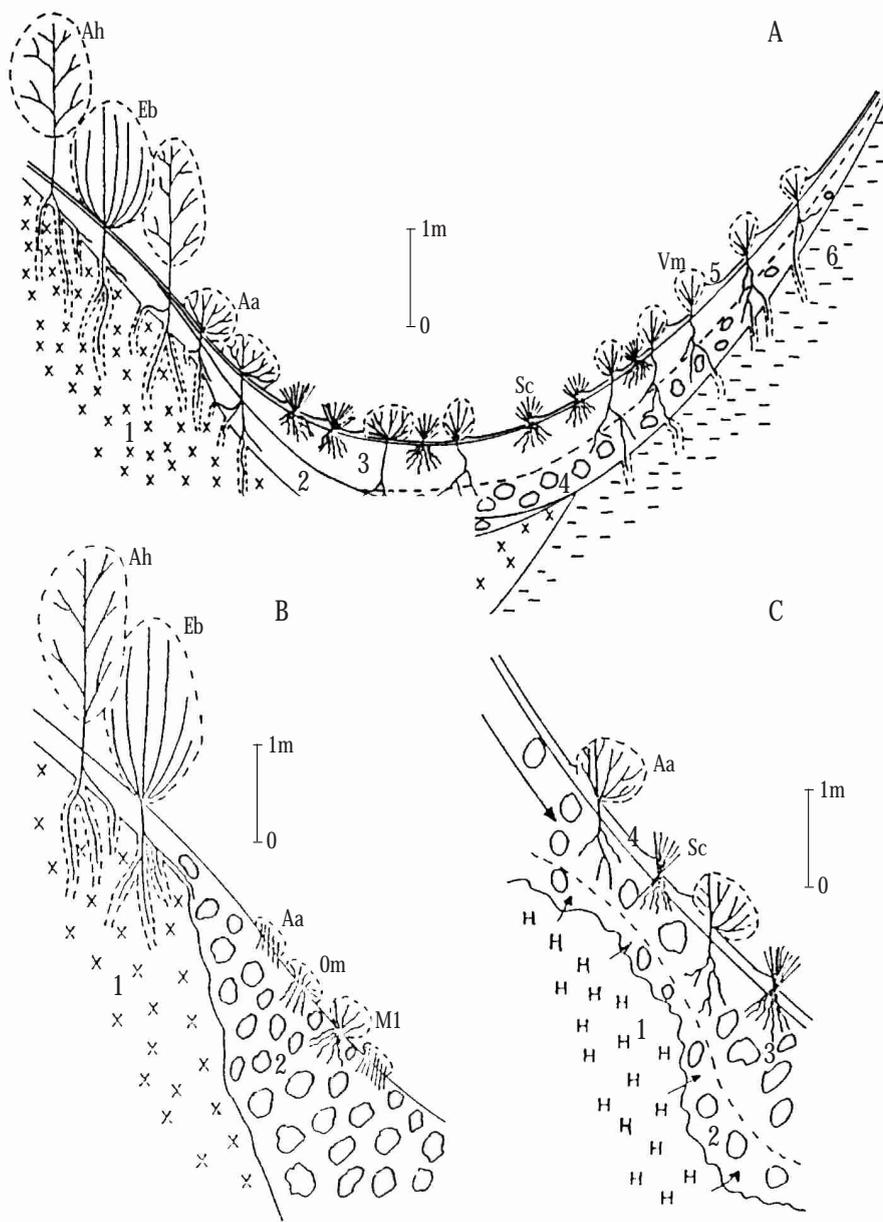


Fig. 5. Distintas situaciones edáficas como determinantes de la vegetación (tomado de Squeo et al. 1993). **a:** Perfil de un valle a 3.300 m. Los arbustos crecen en la ladera con exposición ecuatorial con suelos delgados (a la izquierda), subarbustos y hierbas perennes se encuentran en otras zonas. **b:** Perfil de una ladera a los 3.400 m. Los arbustos crecen en la parte alta sobre suelo delgado (20-30 cm de profundidad) y en las laderas de exposición ecuatorial; las hierbas perennes se encuentran en las laderas con sedimento profundo. **c:** Perfil de ladera a los 3.500 m. Cuando las rocas con anomalías hidrotermales son cubiertas con sedimentos de otro origen pueden crecer subarbustos y hierbas perennes.

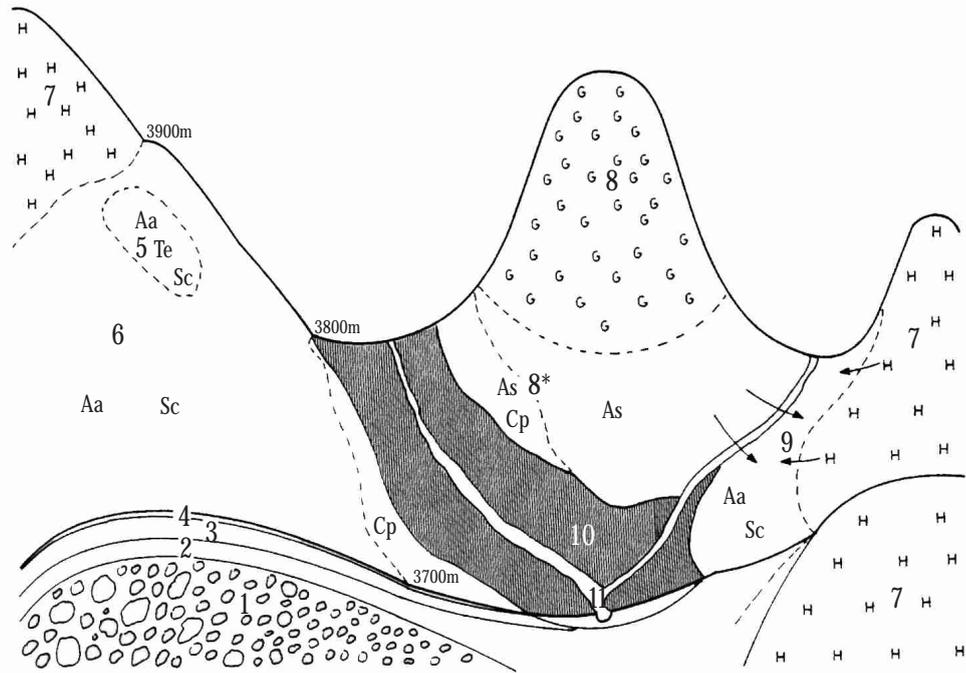


Fig. 6. Perfil entre los 3.700 y 3.900 m. El material volcánico original (en la izquierda) tiene un pH más básico que el suelo granítico (centro). 1: material morrénico; 2: material volcánico oscuro; 3: suelo fósil con material volcánico; 4: capa eólica; 5: loma expuesta sin acumulación de nieve; 6: ladera con material de origen volcánico; 7: roca con anomalía hidrotermal; 8: material granítico (intrusión); 9: mezcla de material granítico y sedimentos de origen hidrotermal; 10: vega altoandina; 11 curso de agua. Aa *Adesmia aegiceras*, As *Adesmia subterranea*, Cp *Calceolaria pinifolia*, Sc *Stipa chrysophylla*, Te *Opuntia leoncito* (tomado de Squeo et al. 1993).

Un patrón común a los Andes desérticos de Chile es la presencia de especies de plantas con distribución muy restringida, posiblemente asociada al desarrollo de nuevas especies (especiación reciente). Estas especies neo-endémicas presentan poblaciones muy localizadas, aparentemente asociadas a requerimientos edáficos muy específicos. Entre las especies con distribución restringida en el área destacan *Chaetanthera flabellifolia*, *Cristaria inconspicua*, *Malesherbia lanceolata*, *Senecio arleguianus*, *Viola chrysantha*, *Cistanthe humilis*, todas ellas endémicas a los Andes del norte de la IV Región (entre el Embalse de La Laguna y el Río Malo-Estero Los Tambos) (Squeo et al. 1994, 2001).

Interacción entre componentes bióticos

Este grupo de interacciones, conocidas como interacciones bióticas, incluyen, entre otros, los fenómenos de competencia y facilitación entre especies por un recurso, la polinización, la dispersión de frutos y las cadenas tróficas.

Los insectos antófilos. En los Andes, un patrón característico es la reducción en la abundancia de insectos antófilos (i.e., que visitan flores) hacia mayores altitudes (Arroyo et al. 1983, Squeo 1991). En la Cordillera de Doña Ana, en un muestreo de verano (1988), del total de insectos antófilos capturados, el 60% lo fue en el tramo 3.200-3.500 m; el 27% provino del tramo 3.500-4.000 m y el 13% en el tramo 4.000-4.250 m. En tanto, más del 50% de las capturas realizadas en cada uno de los niveles altitudinales correspondió a himenópteros.

Respecto a la composición taxonómica, el 62,5% de los individuos correspondió a himenópteros, el 20,6% a lepidópteros, el 15,1% a dípteros y el 1,8% a coleópteros. Los dípteros pertenecen al grupo de insectos antófilos más especioso con un 44,1% (26 sp), los himenópteros representan el 35,5% (21 sp) de las especies antófilas, mientras que los lepidópteros sólo constituyen un 20,3% (12 sp) del total. Un análisis detallado de la entomofauna del área de estudio se encuentra en Cepeda (1996).

Mecanismos bióticos de polinización. Este estudio se realizó utilizando la metodología descrita por Arroyo et al. (1992) y Squeo (1991). A través de un gran esfuerzo de muestreo realizado en el verano de 1988, estudiamos la interacción planta-polinizador en la Cordillera de Doña Ana (6.500 observaciones de 10 minutos repartidas en aproximadamente 50 especies de plantas). De las 31 especies en las que se tiene registro de polinizadores, un 87% recibe visitas de dípteros (especies de plantas miofílicas), un 74% de himenópteros (plantas melitofílicas) y un 68% de lepidópteros (plantas psicofílicas) (Fig. 7). La suma de estos tres valores da más de 100% debido a que una misma especie de planta puede recibir visitas de polinizadores perteneciente a más de un orden.

Cuando se considera a los órdenes de insectos polinizadores más relevantes para cada especie de planta, más de la mitad de las especies (58,1%) es visitada por dípteros (e.g., *Azorella criptantha*, *Gymnophyton spinosissimum* -Umbelliferae-, *Criptantha diffusa*, *C. involucrata* -Boraginaceae-); sobre un tercio de las especies

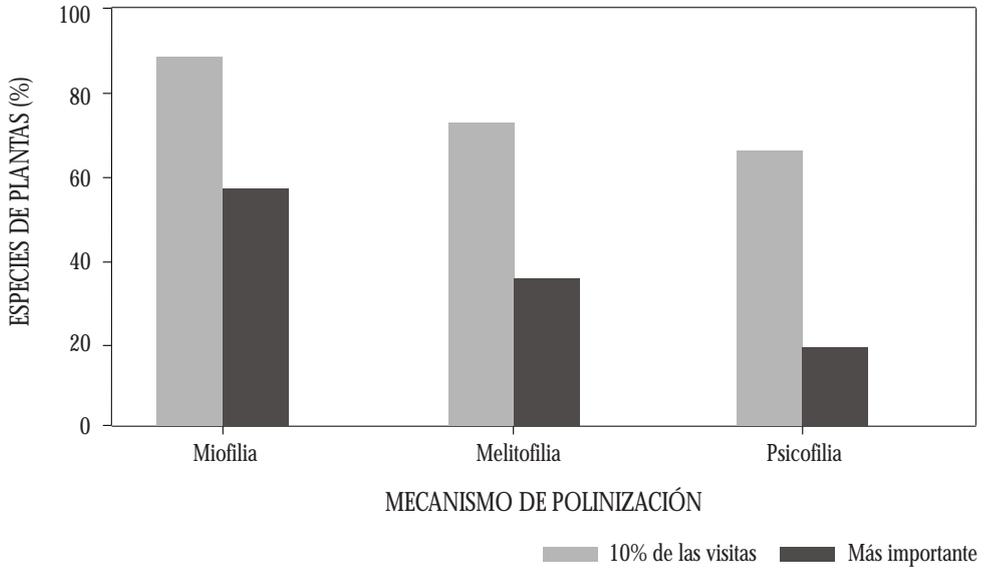


Fig. 7. Mecanismos bióticos de polinización en la flora de la Cordillera de Doña Ana. Se indican dos criterios: (1) se considera a un orden de insecto visitante si realiza a lo menos el 10% de las visitas a una especie de planta, o (2) sólo al orden de insecto más importante para la especie de planta.

(35,5%) son visitadas por himenópteros (e.g., *Adesmia aegiceras*, *A. echinus*, *A. hystrix*, *A. subterranea*, *Lupinus microcarpus* -Papilionaceae-, *Alstroemeria andina* -Amaryllidaceae-) y menos de un quinto de las especies (19,4%) tiene como principal grupo de polinizador a los lepidópteros (e.g., *Montiopsis copiapina*, *Cistanthe picta* -Portulacaceae-, *Chaetanthera acerosa*, *C. flabellifolia* -Compositae-).

En el gradiente altitudinal el número de especies de plantas visitadas por dípteros tiende a aumentar con la altitud, mientras que las visitadas por himenópteros y lepidópteros tienden a disminuir con la altitud (Squeo, datos no publicados).

La gran importancia de melitofilia en la flora de la Cordillera de Doña Ana coincide con lo reportado para los Andes de Chile Central (Arroyo et al. 1983, 1987). Si se considera la cobertura de las especies de *Adesmia*, la importancia de melitofilia aumentaría aún más en comparación a otras localidades de los Andes chilenos.

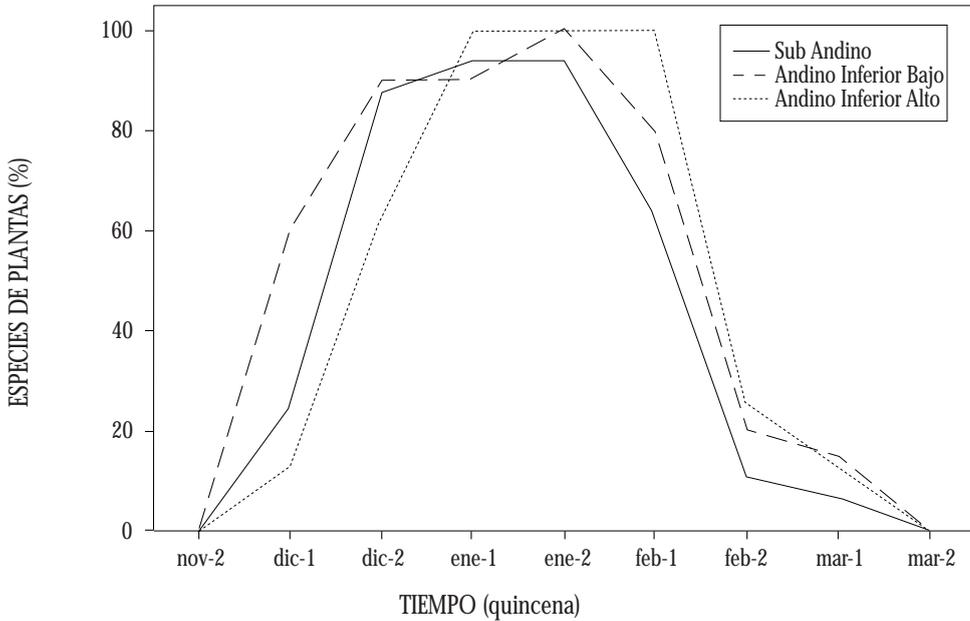


Fig. 8. Períodos de floración a nivel comunitario en la Cordillera de Doña Ana. Para cada piso de vegetación se presenta el porcentaje de especies en flor.

Períodos de floración. A partir de las observaciones de los períodos de floración se calculó el porcentaje de flores de cada individuo para una fecha dada durante la temporada 1987-1988. El período de floración de la comunidad estuvo concentrado en los meses cálidos del verano durante la temporada 1987-1988 (Fig. 8). El máximo de floración para la mayoría de las especies y en los tres niveles altitudinales ocurrió a mediados de enero de 1988. La duración promedio por especie del período de floración fue algo más de un mes, aunque en algunos casos se extendió por más de dos meses (e.g., *Chaetanthera acerosa*, *Pachylaena atriplicifolia* -Compositae-, *Adesmia echinus* -Papilionaceae-).

Estos resultados son similares a los reportados por Squeo (1991) para la flora de la alta montaña de la Patagonia (50°S), pero contrastan con la situación descrita para los Andes de Chile Central, donde la estación de floración ocurre entre fines de primavera hasta principios de otoño (Arroyo et al. 1981). La menor duración del período de floración y su concentración en los meses de verano podría estar relacionada, en parte, con el origen biogeográfico de la flora y la importancia de

melitofilia. Tal como ya se señaló en las secciones precedentes, en la Cordillera de Doña Ana tres cuartos de las especies son endémicas a los Andes desérticos con lluvias invernales. Por otro lado, los requerimientos térmicos de himenópteros son mayores a las de los otros grupos de polinizadores (Heinrich 1975, Arroyo et al. 1982).

DISPERSIÓN DE SEMILLAS Y BANCO DE SEMILLAS

Aunque algunas plantas dependen en gran medida de reproducción vegetativa, en la cual nuevos ramets se originan por fragmentación física de una planta, la mayor parte de los espermatófitos se reproducen principalmente por medio de las semillas, que a su vez, son dispersadas fuera de la planta madre. Una vez formadas, las semillas son esparcidas por una amplia gama de agentes dispersantes (e.g., Frankie et al. 1974, Armesto & Rozzi 1989, Willson et al. 1990, Wilson 1993), las que pueden germinar inmediatamente o permanecer almacenadas en el "banco de semillas del suelo".

En la Cordillera de Doña Ana, excepto por unas pocas especies de plantas con la capacidad de atraer dispersantes bióticos (zoocoría), la mayoría de las especies de plantas utilizan agentes abióticos de dispersión como el viento (anemocoría). El arbusto *Ephedra breana* (pingo-pingo) es una de las excepciones, ya que su pseudo fruto carnoso con un arilo de color rojo, es consumido por aves y, después de pasar por el tracto digestivo, es depositado en otros lugares. Para las vegas altoandinas de los Andes desérticos de Chile, la dispersión por animales, tanto por un transporte interno (endozoocoría) como aquélla asociada al pelaje o plumaje (exozoocoría), explicaría la alta similitud en la composición florística a lo largo de la Cordillera de los Andes (Villagrán et al. 1983)

Una vez que las semillas han sido dispersadas, éstas entran a formar parte del banco de semillas en el suelo (Squeo et al. en este libro). Según Parker et al. (1989), las especies que presentan bancos de semillas naturales en el suelo tendrían una mayor capacidad de resistir el impacto de perturbaciones de origen antrópico, en comparación con aquéllas sin banco. De acuerdo a esta opinión, la identificación y cuantificación de los bancos de semillas serían fundamentales para el desarrollo de estrategias de conservación y manejo sustentable de la vegetación altoandina. La emergencia desde el banco de semillas está íntimamente ligada a la ocurrencia de estaciones de

crecimiento favorables. En las zonas áridas de Chile, los inviernos lluviosos asociados a eventos como El Niño-Oscilación del Sur (ENOS), son capaces de desencadenar la germinación masiva de semillas (Gutiérrez et al. 2000, Gutiérrez & Meserve 2003, Squeo et al. en este libro).

INTERACCIONES TRÓFICAS

El estudio de las interacciones que tienen lugar entre los productores y los consumidores presentes en cualquier tipo de ecosistema constituye un importante elemento para entender el funcionamiento de éste. Desde el punto vista trófico, los procesos importantes están formados por la producción primaria, la herbivoría, la predación y la descomposición.

Productividad primaria

De entre la flora de la alta cordillera de la IV Región, el género *Adesmia* es un taxón altamente diverso y el más dominante en términos de cobertura. Representa, por lo tanto, una importante oportunidad para estudiar las respuestas de las plantas a las restricciones ambientales impuestas por la baja disponibilidad de agua en el suelo. Por ejemplo, Rada et al. (1999) caracterizan las relaciones hídricas y de carbono de cuatro especies de *Adesmia* con diferentes formas de vida y que habitan en diferentes niveles altitudinales a lo largo del gradiente de la Cordillera de Doña Ana.

Rada et al. (1999) realizaron cursos diarios de intercambio de gases fotosintéticos y de relaciones hídricas en *Adesmia hystrix* (3.300 m), *A. aegiceras* (3.300 y 3.750 m), *A. echinus* (4.200 m) y *A. subterranea* (3.750 y 4.200 m) durante mediados del período de crecimiento. Para cada especie se determinaron los parámetros de curvas presión-volumen, potencial osmótico a completo turgor y en el punto de pérdida de turgor y el contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor (Tabla 1). Como respuesta a la baja disponibilidad de agua en el suelo, todas las especies de *Adesmia* estudiadas mostraron un importante control estomático durante gran parte del día. *Adesmia aegiceras*, en ambas altitudes, exhibió las mayores tasas de asimilación neta de CO₂ (7-8 μmol m⁻²s⁻¹) en comparación a las otras tres especies (4-6 μmol m⁻²s⁻¹). Sólo el arbusto *A. hystrix* mostró pérdida de turgor durante los cursos diarios. El contenido relativo de humedad (CRA) en el punto de

Tabla 1. Potencial hídrico foliar diurno y parámetros de las curvas presión-volumen para cuatro especies de *Adesmia* a lo largo del gradiente altitudinal en la Cordillera de Doña Ana. Ψ_L = potencial hídrico foliar promedio, Ψ_L^{min} = potencial hídrico foliar mínimo, Ψ_{π}^{100} = potencial osmótico a máximo turgor, Ψ_{π}^0 = potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor, RWC^0 = contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor (datos tomados de Rada et al. 1999).

Especies	Altitud m	Ψ_L MPa	Ψ_L^{min} MPa	Ψ_{π}^{100} MPa	Ψ_{π}^0 MPa	RWC^0 %
<i>A. hystrix</i>	3.300	-3,46 ± 1,3	-4,00	-1,89	-3,20	75
<i>A. aegiceras</i>	3.300	-2,45 ± 1,7	-3,20	-1,96	-3,26	69
<i>A. aegiceras</i>	3.750	-2,72 ± 1,7	-3,07	-2,25	-3,30	74
<i>A. subterranea</i>	3.750	-2,35 ± 1,4	-2,87	-1,87	-2,70	75
<i>A. subterranea</i>	4.200	-2,08 ± 1,1	-2,20	-1,92	-2,70	72
<i>A. echinus</i>	4.200	-2,38 ± 2,0	-2,63	-	-	-

pérdida de turgor para todas las especies se encontró entre 69 y 75%. Las tasas máximas de asimilación encontradas en este estudio son bajas si se les compara a las estimadas para otras altas montañas de latitudes medias y son similares a las de la alta montaña tropical.

En términos de productividad anual, estos ambientes muestran una baja producción de biomasa en comparación con datos de otros estudios. Esto se debería, por un lado, a las bajas tasas de asimilación neta de CO₂ y, por otro, a que la fotosíntesis ocurre durante un período de crecimiento restringido a los meses más cálidos del año. La gran mayoría de las especies leñosas son deciduas de invierno, presentando hojas sólo durante los meses cálidos. Una situación equivalente se presenta para las hierbas, las cuales concentran su crecimiento en las épocas del año con temperaturas más elevadas. En la Cordillera de Doña Ana, el retiro de la cubierta de nieve invernal no coincide con el inicio del crecimiento vegetativo. Adicionalmente, en los años de baja precipitación, la cubierta de nieve tiene muy poca duración y desaparece en pleno invierno. En contraste, la flora andina de Chile Central inicia su crecimiento vegetativo casi inmediatamente al retiro de las nieves invernales en primavera.

Productores y consumidores primarios

Recientemente se ha estado discutiendo en el ámbito ecológico que, para ecosistemas terrestres, los productores primarios regulan los niveles tróficos superiores (consumidores primarios y secundarios) y que el efecto inverso, de los consumidores sobre los productores primarios, tendría un menor impacto en comparación a los efectos abióticos (Hunter & Price 1992, Meserve et al. 2001, 2003). Para los Andes desérticos, la regulación de abajo hacia arriba en la cadena trófica implica que en años de alta productividad primaria (años lluviosos), los consumidores tenderían a aumentar junto con el aumento del recurso alimentario; y en los frecuentes años secos que determinan baja productividad, los consumidores se verían negativamente afectados.

Cuando un grupo de especies comparte un recurso que es limitante, es posible que se presenten interacciones competitivas entre dichas especies (o de facilitación en otros casos). En estos términos, los gremios son grupos funcionales dentro del ecosistema, que quedan integrados por todas las especies que explotan la misma clase de recurso ambiental de una manera similar (Root 1967).

A continuación se analizan gremios de consumidores que comparten una misma clase de recurso alimentario y que están presentes en la Cordillera de Doña Ana.

***Adesmia* spp. y otras especies leñosas** (Figs. 9 a 12): Este grupo de productores primarios, dominantes en los pisos sub-andino y andino, es un recurso para el gremio de consumidores primarios de frutos y semillas (roedores, aves e insectos) (Fig. 9), de savia (insectos) (Fig.10), y de follaje y madera (insectos y mamíferos) (Fig. 11). Adicionalmente, las hojarasca bajo estos arbustos también es una fuente importante de recursos para un grupo importante de consumidores especializados (discutido en el capítulo 2.3 de este libro).

Para muchas especies de la Cordillera de Doña Ana, el consumo natural de semillas por insectos puede ser uno de los factores que afectan en forma importante el banco de semillas del suelo (Squeo, datos no publicados).

Las especies de *Adesmia* y otras leguminosas que habitan en la Cordillera de Doña Ana tienen la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico en sus nódulos radiculares, gracias a una asociación simbiótica con bacterias del género *Rhizobium* (Fig. 12).

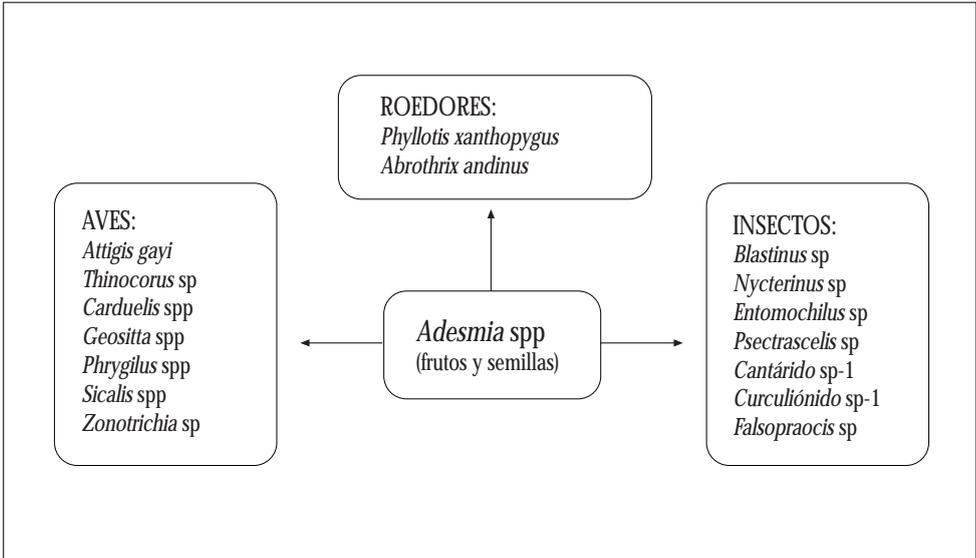


Fig. 9. Gremio de consumidores de frutos y semillas de *Adesmia* spp. y otras especies en la Cordillera de Doña Ana.

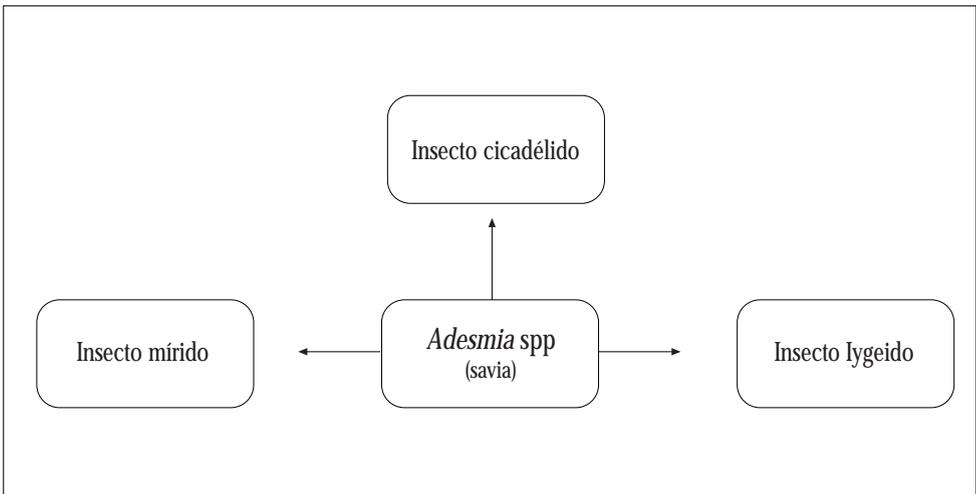


Fig. 10. Gremio de consumidores de savia de *Adesmia* spp. y otras especies leñosas en la Cordillera de Doña Ana.

Esta capacidad de fijación biológica de nitrógeno atmosférico y su transformación en una forma utilizable por el resto de las plantas determinaría un importante papel de las leguminosas en el funcionamiento del ecosistema andino regional.

Gramíneas (Fig. 13): Las gramíneas son una fuente importante de granos y follaje para aves, mamíferos e insectos. Dada la importancia de *Stipa* spp. en el ecosistema andino, este recurso es complementario al proporcionado por *Adesmia* spp. Sin embargo, en comparación con *Adesmia* spp., las gramíneas tienen en sus tejidos un menor contenido de nitrógeno. El guanaco (*Lama guanicoe*) es uno de los principales consumidores silvestres de gramíneas, tanto en laderas (*Stipa* spp.) como en vegas (e.g., *Deschampsia caespitosa*, *Deyeuxia velutina*).

Polinización (Fig. 14): Anteriormente se analizaron algunas de las características de la interacción entre las plantas y sus polinizadores. En esta interacción, las plantas obtienen el servicio de polinización, mientras que los agentes bióticos obtienen alimento (néctar y/o polen). Si la interacción entre las plantas y sus polinizadores se mantiene por un período largo de tiempo tal que puedan operar consistentemente las fuerzas selectivas, el resultado esperado sería co-evolución, la que puede ocurrir en dos direcciones: especialización o generalización. Tradicionalmente se ha postulado que se lograría reducir la competencia entre los organismos interactuantes a través de una especialización de la interacción (e.g., relaciones específicas entre una especie de planta y una especie de polinizador). Por otro lado, si polinizadores generalistas proporcionan un mejor servicio de polinización, es posible esperar facilitación (lo opuesto a competencia). Debido a la inestabilidad de las interacciones en el tiempo, en la zona andina se dan las condiciones para que ocurra co-evolución difusa tendiente hacia la facilitación (Squeo 1991).

En la Cordillera de Doña Ana, los atractantes que poseen las especies vegetales (polen y néctar) son un recurso fundamental en la mantención de grupos importantes de insectos. Adicionalmente, las especies de plantas obtienen el beneficio de la polinización cruzada. El principal mecanismo de polinización entre los 3.200 y 4.250 m es la melitofilia (Tabla 2). Esto está dado por la importancia de *Adesmia* y otras papilionáceas y las abejas que las polinizan.

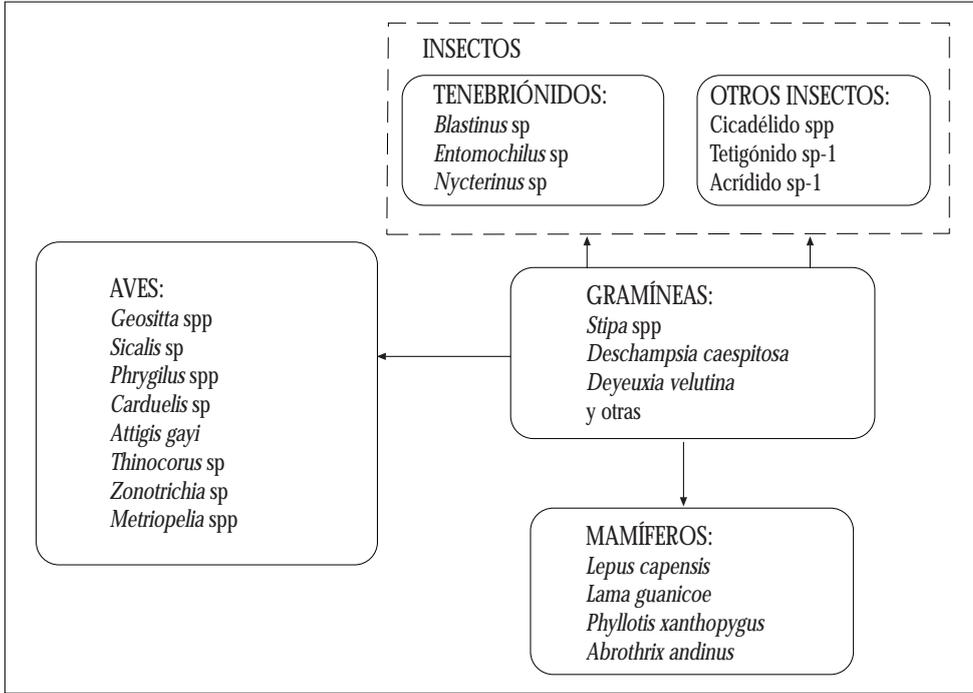


Fig. 13. Gremio de organismos consumidores de gramíneas.

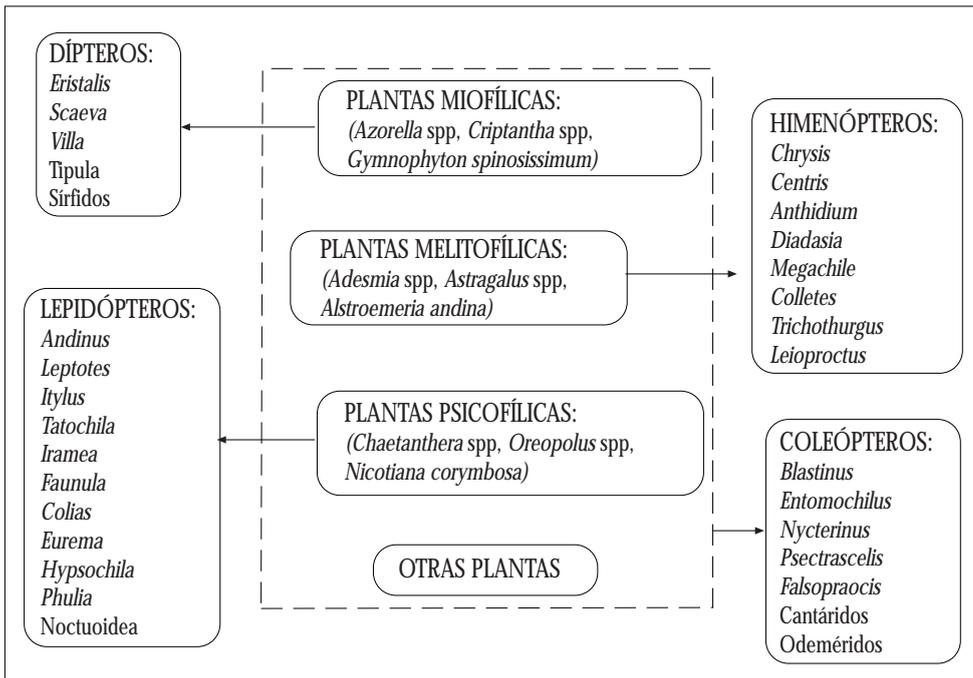


Fig. 14. Gremios de polinización de la Cordillera de Doña Ana.

Tabla 2. Lista de especies de plantas y presencia de los distintos órdenes de insectos antófilos en la flora de la Cordillera Doña Ana. HYM= Himenóptero, DIP= Díptero, LEP= Lepidóptero. En la última línea se muestra el número de especies en las que el visitante más importante es HYM, DIP o LEP, en paréntesis se indica el número total de especies de plantas que reciben visitas de cada orden.

FAMILIA	ESPECIE	HYM	DIP	LEP
Amaryllidaceae	<i>Alstroemeria andina</i>	++		
Boraginaceae	<i>Criptantha diffusa</i>	+	++	
	<i>Criptantha involucrata</i>	+	++	+
Calyceraceae	<i>Nastanthus caespitosus</i>		++	
Compositae	<i>Chaetanthera acerosa</i>	+	++	+
	<i>Chaetanthera flabellifolia</i>	+	+	++
	<i>Mutisia sinuata</i>	+	+	++
	<i>Pachylaena atripicifolia</i>			++
Cruciferae	<i>Menonvillea cuneata</i>	++	++	+
	<i>Schizopetalon rupestre</i>		++	+
Hydrophyllaceae	<i>Phacelia secunda</i>	++	+	+
Liliaceae	<i>Zoellnerallium andinum</i>	+	++	
Loasaceae	<i>Mentzelia pinnatifida</i>		+	++
Malesherbiaceae	<i>Malesherbia lanceolata</i>	+	++	+
Malvaceae	<i>Cristaria andicola</i>	++	++	+
Onagraceae	<i>Gayophytum micranthum</i>	++	++	
Papilionaceae	<i>Adesmia aegiceras</i>	++	+	+
	<i>Adesmia echinus</i>	++	+	+
	<i>Adesmia hystrix</i>	++	+	+
	<i>Astragalus cruckshanksii</i>	++	+	+
	<i>Lupinus microcarpus</i>	++		+
Poleminiaceae	<i>Gilia crassifolia</i>		++	
Portulacaceae	<i>Montiopsis copiapina</i>		++	+
	<i>Cistanthe picta</i>		++	
Rubiaceae	<i>Oreopolus macranthus</i>	+	+	++
Solanaceae	<i>Nicotiana corymbosa</i>			++
Umbelliferae	<i>Azorella criptantha</i>		++	
	<i>Gymnophyton spinosissimum</i>	+	++	
Verbenaceae	<i>Glandularia origenes</i>	+	++	+
Vivianaceae	<i>Viviania marifolia</i>	+	++	+

HYM ++ = 11 (23); DIP ++ = 18 (27); LEP ++ = 6 (21)

Consumidores primarios y secundarios

Los consumidores primarios y secundarios corresponden a todos los organismos que obtienen sus alimentos de otros organismos. Los consumidores secundarios se encuentran en el tope de la pirámide trófica y son importantes en la regulación de muchos de los procesos ecosistémicos. Para estos consumidores secundarios, los recursos alimentarios están constituidos por los herbívoros, omnívoros y otros carnívoros.

Insectos y otros artrópodos: Los artrópodos constituyen un grupo de consumidores primarios y secundarios que son un recurso importante para las especies de aves insectívoras (Fig. 15).

La liebre (*Lepus capensis*): La liebre es una especie introducida desde Europa a través de Argentina, la que potencialmente puede ser consumida en sus estados juveniles por aves predatoras o mamíferos carnívoros (Fig. 16). Sin embargo, en la Cordillera de Doña Ana, la presión de caza sobre las poblaciones de *L. capensis* es muy baja. El tamaño poblacional de esta especie tiene fuertes variaciones interanuales, aparentemente dependientes de la productividad primaria más que de la existencia de una presión efectiva de los carnívoros.

El guanaco (*Lama guanicoe*): El guanaco es el herbívoro más grande de la Cordillera de Doña Ana. Usualmente se encuentra en pequeños grupos pastando alrededor de las vegas y en las laderas de los cerros (Fig. 17). Aún cuando no se ha encontrado evidencia de muerte por *Felis concolor*, este carnívoro potencialmente podría predear sobre el guanaco. Por otro lado, en la Cordillera de Doña Ana se ha encontrado, en el pasado reciente, evidencia de caza ilegal de guanaco en las áreas más alejadas de los caminos principales, mientras que en las zonas protegidas dentro de la Compañía Minera El Indio, las poblaciones de guanacos parecen ir en aumento. La dinámica poblacional y la dieta del guanaco en esta región de los Andes ha sido estudiada por Cortés et al. (datos por publicar).

Las aves, reptiles y roedores: Los principales predadores sobre aves, reptiles y roedores corresponden a aves rapaces y carroñera (Fig. 18). En forma muy secundaria se encuentran *Pseudalopex culpaeus* y *Felis jacobita*. Todos ellos forman el gremio de predadores vertebrados. La abundancia de *P. culpaeus* (zorro culpeo) en el área de la Cordillera de Doña Ana no parece estar primariamente relacionada con la

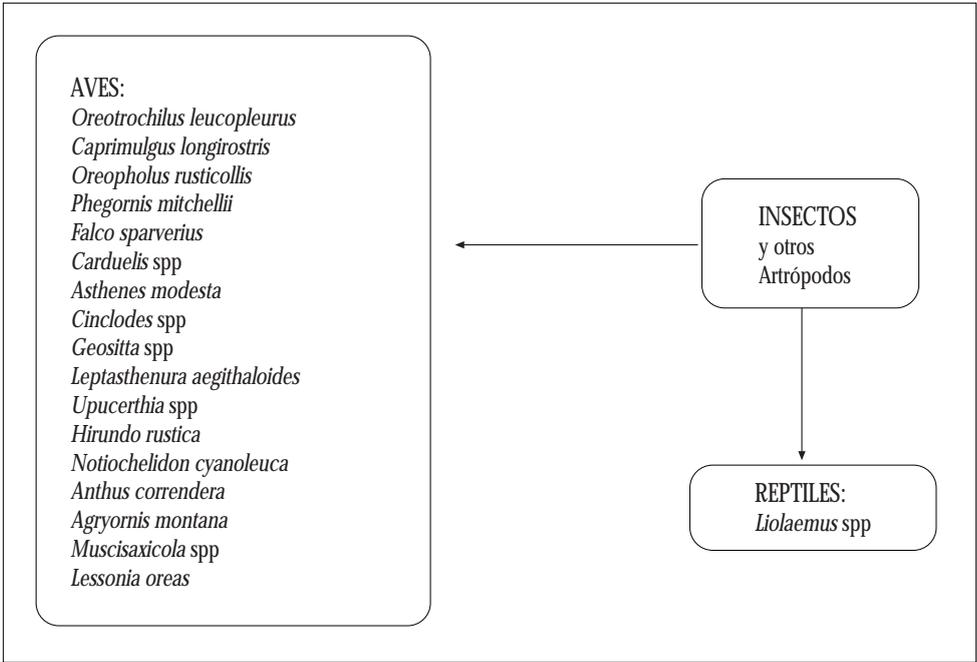


Fig. 15. Gremios de organismos consumidores de insectos y otros artrópodos.

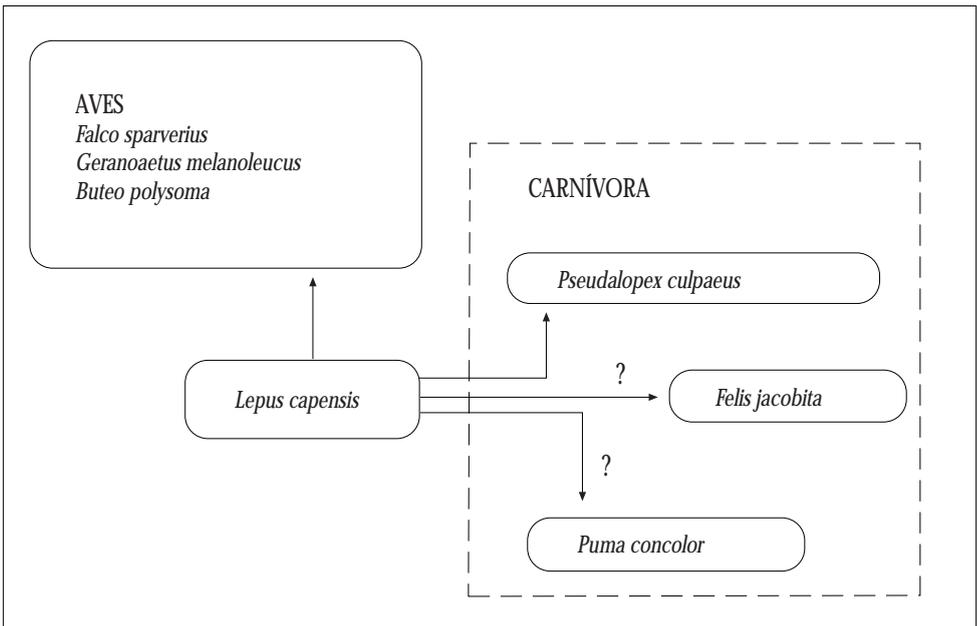


Fig. 16. Gremios de organismos que potencialmente consumen *Lepus capensis*.

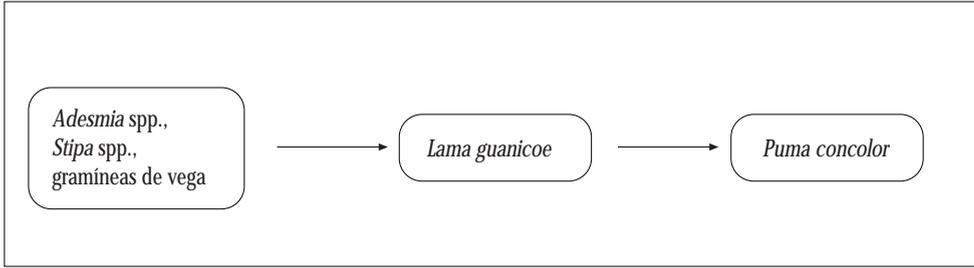


Fig. 17. Interacciones tróficas de *Lama guanicoe* en la Cordillera de Doña Ana.

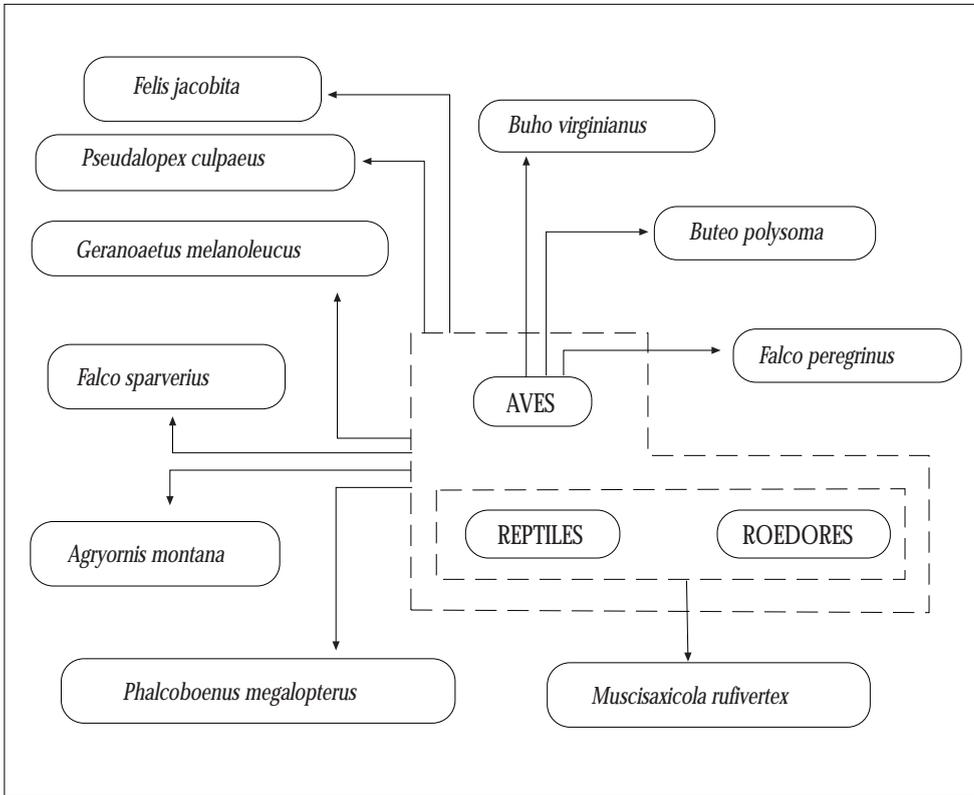


Fig. 18. Gremio de predadores vertebrados de la Cordillera de Doña Ana.

abundancia de sus potenciales presas, ni parece ser muy afectada por las variaciones interanuales en la productividad primaria. Probablemente la abundancia de esta especie esté asociada a la existencia de campamentos mineros en el área, desde donde obtendría una parte de su recurso alimentario.

Un modelo integrado de interacciones tróficas

Los productores primarios, representados entre otros por *Adesmia* spp. y gramíneas, mantienen diversos arreglos de organismos consumidores (Fig. 19). En términos de diversidad biológica, los consumidores más importantes corresponden a insectos y aves.

En la Cordillera de Doña Ana, los insectos parecen tener un rol importante en la mantención de las cadenas tróficas. Aún no se tiene una cuantificación en función de biomasa; sin embargo, se puede estimar que una parte considerable de la productividad primaria es consumida por insectos, tal como lo sugiere el grosor de las flechas de flujo de energía mostradas en la Fig. 19. Junto con ser potencialmente los principales consumidores primarios, los insectos constituyen un recurso alimentario para diversos arreglos de consumidores secundarios.

Entre los vertebrados, el guanaco destaca como el mayor herbívoro nativo, sobre todo en las áreas más protegidas del piso andino inferior (e.g., Estero Tambo-Vacas Heladas); sin embargo, sólo recientemente se están efectuando seguimientos de las variaciones numéricas de esta especie.

Entre los herbívoros introducidos, destaca la liebre. La falta de un predador natural puede explicar su gran abundancia durante ciertos años, sobre todo en las vegas del piso sub-andino. La presencia de ganado caprino trashumante, particularmente en años de baja disponibilidad de alimentos en la costa y en la montaña, es un elemento que se debe incorporar al análisis de la dinámica del ecosistema.

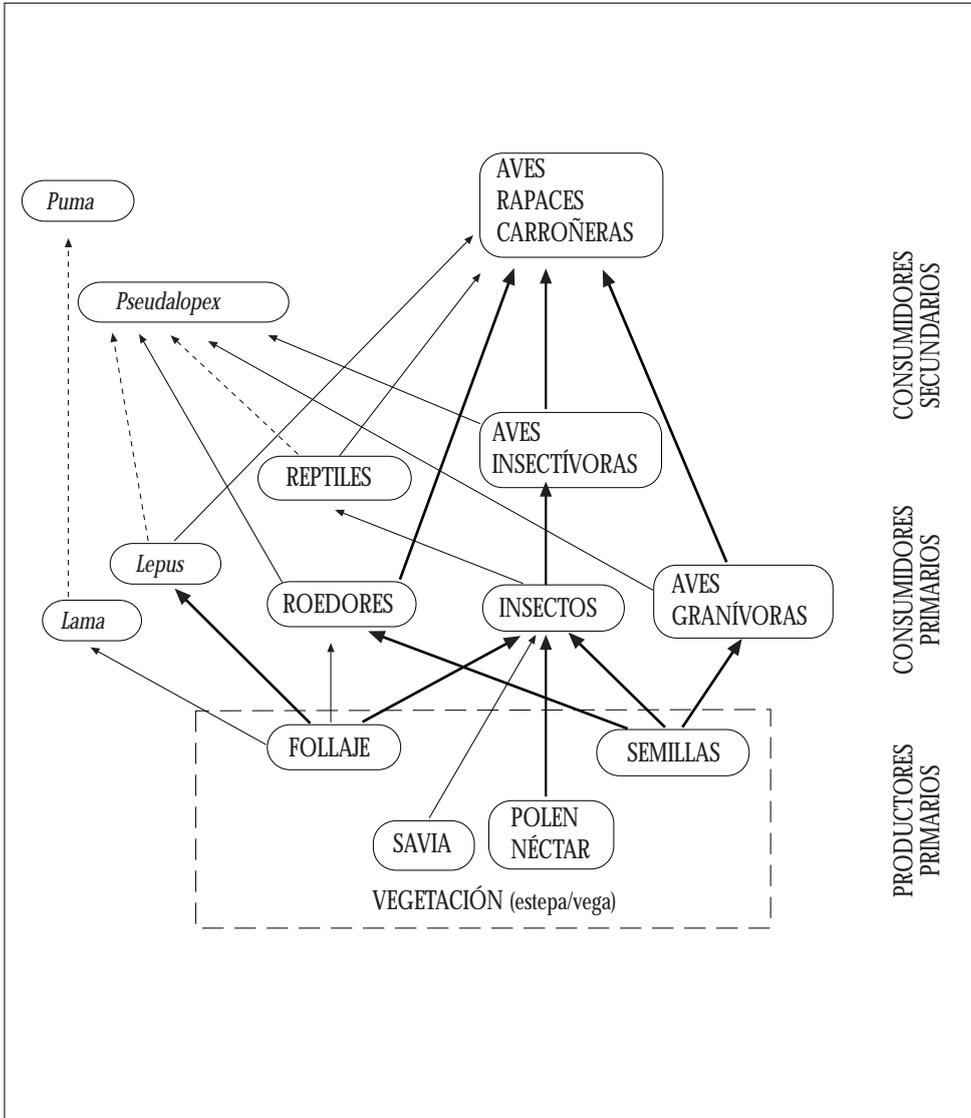


Fig. 19. Cuadro general de las interacciones tróficas de la Cordillera de Doña Ana. Para detalles ver figuras precedentes y explicación en el texto.

CONCLUSIONES

Las interacciones entre los componentes de un ecosistema son propiedades propias de la dinámica ecológica. El entendimiento de las interacciones entre los distintos componentes, tanto abióticos como bióticos, nos podría permitir predecir potenciales cambios a nivel del ecosistema.

La propuesta que los ecosistemas terrestres serían regulados principalmente desde abajo (productores primarios) hacia arriba (consumidores) permite postular que son las variables abióticas (e.g., clima, suelo, estacionalidad y predictibilidad de precipitaciones) las que controlan el sistema (Hunter & Price 1992, Meserve et al. 2001, 2003). Por ejemplo, Arroyo & Squeo (1990) postulan que las condiciones abióticas rigurosas favorecen la longevidad y con ello los requerimientos de fecundación cruzada, independientemente de la disponibilidad de polinizadores.

En la Cordillera de Doña Ana, la gran variabilidad interanual en las precipitaciones, así como aportes variables de aguas sub-superficiales y subterráneas en los sectores de vega, tendrían un papel importante en regular la productividad primaria. Otros factores, como la heterogeneidad espacial (e.g., suelos, relieve), también controlan la diversidad y la productividad. El control inverso, la regulación de la diversidad y la productividad primaria por los consumidores primarios, y estos por los consumidores secundarios (o predadores tope) tendría una menor importancia relativa. Sin embargo, aún se requieren de mayores estudios que evaluar la validez de la hipótesis de Hunter & Price (1992) en nuestro sistema.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación ha sido posible gracias a un programa de investigación de largo plazo financiado por la Compañía Minera El Indio. Parte de la investigación ha sido financiada por la Dirección de Investigación de la Universidad de La Serena (JPC) y Proyecto Fondecyt 195-0461 (MTKA). Este trabajo es una contribución a las actividades apoyadas por el Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA) y por la Iniciativa Científica Milenio (CMEB).

REFERENCIAS

ARMESTO J & R ROZZI (1989) Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chiloé: evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest. *Journal of Biogeography* 16: 219-226.

ARROYO MTK, J ARMESTO & C VILLAGRÁN (1981) Plant phenological patterns in the high Andean Cordillera of Central Chile. *Journal of Ecology* 61: 205-233.

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 los Andes templados de Sudamérica. *Revista Chilena Historia Natural* 56: 159-180.

ARROYO MTK, FA SQUEO & D LANFRANCO (1987) Polinización biótica en los Andes de Chile: avances hacia una síntesis. *Anales IV Congreso Latinoamericano de Botánica, Bogotá* 2: 55-76.

ARROYO MTK & FA SQUEO (1990) Relationship between plant breeding systems and pollination. En Kawano S (ed) *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*: 205-224. Academic Press. London. England.

BILLINGS WD (1979) High mountain ecosystems: evolution, structure, operation and maintenance. En: Webber PJ (ed) *High Altitude Geoecology*: 97-125. Westview Press, Boulder. Colorado. USA.

CAVIERES L, MTK ARROYO, A PEÑALOZA, M MOLINA & C TORRES (2002) Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *Journal of Vegetation Science* 13: 547-554.

CEPEDA JG (ed) (1996) *Insectos de la alta montaña del Valle del Elqui*. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena. Chile.

CORTÉS A, JC TORRES, 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.

FFOLIOTT PF, LF DEBANO, DG NEAERY & MB BAKER (2003) Riparian Areas of the Southwestern United States: Hydrology, Ecology, and Management. Lewis Publishers. Florida. USA.

FRANKIE GW, HG BAKER & PA OPLER (1974) Comparative phenological studies of trees in a tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 281-913.

GUTIÉRREZ JR, G ARANCIO & FM JAKSIC (2000) Variation in vegetation and seed bank in a Chilean semi-arid community affected by ENSO-1997 *Journal of Vegetation Science* 11: 641-648.

GUTIÉRREZ, JR & P. MESERVE (2003) El Niño effects on soil seed bank dynamics in north-central Chile. *Oecologia* 134: 511-517

HEINRICH B (1975) Energetics of pollination. *Annual Review of Ecology and Systematic* 6: 139-170.

HUNTER MD & PW PRICE (1992) Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73:724-732.

LARCHER W (1982) Typology of freezing phenomena among vascular plants and evolutionary trends in frost acclimation. En: Li PH & A Sakai (eds) *Plant cold hardiness and freezing stress*: 417-426. Academic Press. New York. USA.

MESERVE PL, WB MILSTEAD & JR GUTIÉRREZ (2001) Results of a food addition experiment in a north-central Chile small mammal assemblage: evidence for the role of "bottom-up" factor. *Oikos* 94: 548-556.

MESERVE PL, DA KELT, WB MILSTEAD & JR GUTIÉRREZ (2003) The "ups" and "downs" of a semiarid system in north-central Chile: 13 years of shifting "top-down" and "bottom-up" control. *BioScience* 53: 633-646.

PARKER VT, RL SIMPSON & MA LECK (1989) Pattern and process in the dynamics of

seed banks. En: Leck MA, VT Parker & RL Simpson (eds) Ecology of Soils Seed Banks: 367-384. Academic Press. San Diego. USA.

RADA F, G GOLDSTEIN, A. AZÓCAR & F MEINZER (1985) Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. *Journal Experimental Botany* 36: 989-1000.

RADA F, FA SQUEO, A AZÓCAR & HM CABRERA (1999) Water and carbon relations in the genus *Adesmia* DC. (Papilionaceae) at different altitudes in the high north-central Chilean Andes. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 201-211.

ROOT RB (1967) The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.

SQUEO FA (1991) Estructuración de comunidades vegetales andinas en relación con la polinización, en la Cordillera de Los Baguales, Patagonia, Chile. Tesis de Doctorado. Universidad de Chile. Santiago. Chile.

SQUEO FA, F RADA, A AZÓCAR & G GOLDSTEIN (1991) Freezing tolerance and avoidance in high tropical andean plants: Is it equally represented in species with different plant height? *Oecologia* 86: 378-382.

SQUEO FA, H VEIT, G ARANCIO, JR GUTIÉRREZ, MTK ARROYO & NC 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.

SQUEO FA, F RADA, C GARCÍA, M PONCE, A ROJAS & A AZÓCAR (1996) Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. *Oecologia* 105: 552-555.

SQUEO FA, JR GUTIÉRREZ & G ARANCIO (2001) Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena. Chile.

VILLAGRÁN C, MTK ARROYO & C MARTICORENA (1983) Efectos de la desertización en la distribución de la flora andina de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 56: 137-157.

WILLSON MF, DA GRAFF & CJ WHELAN (1990) Color preferences of frugivorous birds in relation to the colors of fleshy fruits. *Condor* 92: 454-555.

WILLSON MF (1993) Dispersal mode, seed shadows and colonization patterns. *Vegetation* (107/108): 261-280.