

DESIERTO FLORIDO: ESTUDIO EXPERIMENTAL DE LA EMERGENCIA DE  
PLANTAS EFIMERAS EN RESPUESTA A DISTINTOS  
REGIMENES DE PRECIPITACION.

Tesis presentada a la Universidad de Chile  
en cumplimiento parcial de los requisitos  
para optar al grado de  
Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Botánica

FACULTAD DE CIENCIAS

por

PATRICIA ELENA VIDIELLA SALABERRY



Abril de 1992

Director de tesis: Dr. Juan J. Armesto

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION  
TESIS DE MAGISTER

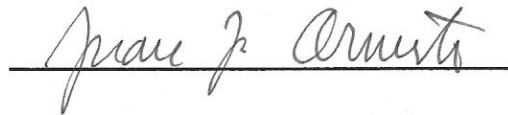
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias  
que la Tesis de Magister presentada por la candidata

PATRICIA ELENA VIDIELLA SALABERRY

ha sido aprobada por la Comisión Informante de la Tesis como  
requisito de Tesis para el Grado de Magister en Ciencias  
Biológicas con mención en Botánica.

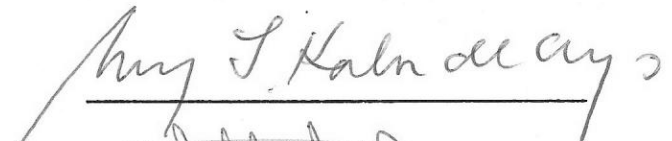
Director de Tesis:

Dr. Juan J. Armesto

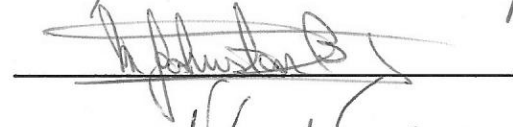


Comisión Informante de Tesis:

Dra. Mary Kalin de Arroyo



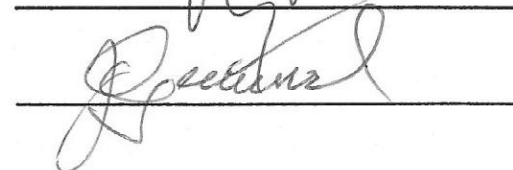
Dra. Myrna Johnston



Dr. Victor García de Cortázar



Dr. Julio R. Gutiérrez



A MIS PADRES

A LARS

## AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mis más sinceros agradecimientos al director de mi tesis Dr. Juan Armesto, por su importante respaldo, colaboración y dedicación en la realización de este trabajo.

A la Dra. Mary Kalin de Arroyo, Dra. Mirna Johnston, Dr. Víctor García de Cortázar y Dr. Julio Gutiérrez por sus valiosos comentarios que contribuyeron a mejorar la versión final de la tesis.

A mi familia, especialmente a Alicia y Jan, por su amor, confianza e incondicional apoyo en la realización de mis estudios.

A The National Geographic Society, La Red Latinoamericana de Botánica y la Universidad de Chile por el financiamiento de este proyecto.

A las Dras. Susan Kalisz y Katherine Gross por su importante aporte en la discusión de los resultados.

A Gina Arancio por la acuciosa identificación del material de herbario.

A Carolyn Hammarskjold por su colaboración en la búsqueda del material bibliográfico.

A Hernán Vásquez por su insuperable ayuda en el diseño experimental y el trabajo de terreno.

Especialmente a Carolina Henríquez por su dedicada, paciente y minuciosa colaboración en el trabajo de laboratorio y terreno.

A Sebastián Armesto por su oportuna ayuda en la preparación de los experimentos.



A la Tinita, Ximena Oñate, Oriana Zamora, Juan Valencia y a mis compañeros y amigos Cecilia Pérez, Cecilia Smith, Christian von Bohlen, León Bravo, Javier Figueroa, Juan Fernando Hernández, Héctor Jiménez, Pedro León y Remis Ramos por su respaldo en las distintas etapas de la realización de esta tesis, y en particular a Carlos Sabag por su colaboración en la construcción de la cámara de crecimiento.

A mi gran amiga Margarita Stutz por acogerme y ayudarme cuando más lo he necesitado.

Y en forma muy especial quiero agradecer a Lars Hedin por su constante apoyo y aliento, y sus valiosos consejos en el diseño y ejecución de este trabajo.

## INDICE

AGRADECIMIENTOS. . . . .	1
INDICE . . . . .	3
LISTA DE TABLAS . . . . .	5
LISTA DE FIGURAS . . . . .	6
RESUMEN . . . . .	8
1. INTRODUCCION . . . . .	11
2. OBJETIVOS ESPECIFICOS . . . . .	19
3. AREA DE ESTUDIO . . . . .	20
3.1. Clima . . . . .	20
3.2. Vegetación . . . . .	24
4. MATERIALES Y METODOS . . . . .	28
4.1. Colecta de muestras de suelo . . . . .	28
4.2. Sistema experimental . . . . .	28
4.3. Experimento A. Detección de los umbrales de respuesta y análisis de la respuesta de los bancos de semillas a distintas cantidades de agua. . . . .	30

4.4.	Experimento B. Efecto del régimen de precipitación. . . . .	33
4.5.	Muestreo en terreno . . . . .	35
5.	RESULTADOS . . . . .	38
5.1.	Experimento A. . . . .	38
5.1.1.	Umbrales de respuesta. . . . .	38
5.1.2.	Respuesta a diferentes cantidades de agua. . . . .	40
5.2.	Experimento B . . . . .	47
5.2.1.	Patrones generales . . . . .	47
5.2.2.	Patrones específicos . . . . .	51
5.3.	Emergencia de plántulas en terreno. . . . .	54
6.	DISCUSION . . . . .	64
6.1.	Umbrales de respuesta . . . . .	64
6.2.	Respuesta de las especies a diferentes cantidades de precipitación . . . . .	68
6.3.	Efecto de una misma cantidad de agua en uno o dos pulsos . . . . .	73
7.	CONCLUSIONES . . . . .	76
	BIBLIOGRAFIA . . . . .	77
	APENDICES . . . . .	81

LISTA DE TABLAS

TABLA 1. Promedio anual ( $\bar{X}$ ) y coeficiente de variación (CV) de la precipitación en localidades del desierto costero del Norte Chico (Almeyda 1950). . . . .	21
TABLA 2. Promedio del número de días nublados, humedad relativa, temperatura media y oscilación térmica anual de tres localidades del desierto costero (Fuenzalida 1965, di Castri & Hajek 1976) . . . . .	23
TABLA 3. Umbrales de precipitación (mm) de las especies que emergieron a partir de muestras de suelo de cuatro localidades del desierto costero del Norte Chico. . .	39
TABLA 4. Número de plántulas que emergieron al cabo de la primera semana (N1) y al final (N2) del experimento con uno y dos riegos, y el porcentaje del total de plántulas emergidas ( $\{N1/N2\} \times 100$ ) en cada uno de los tratamientos al cumplirse 7 días del experimento. . . . .	52
TABLA 5. Promedio ( $\bar{X}$ ) y desviación estandar (DS) del número de plántulas que emergen a partir de 100 cm <sup>3</sup> de suelo en condiciones de terreno y laboratorio. . . . .	61
TABLA 6. Comparación de los números de especies y la composición florística en condiciones de terreno y laboratorio. . . . .	63

## LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Principales estrategias de sobrevivencia de las plantas de desierto. . . . .	12
FIGURA 2. Localidades de estudio en el desierto costero del Norte Chico (área sombreada). . . . .	16
FIGURA 3 A. Aspecto de la localidad de Carrizal Bajo durante A) la época de sequía y B) la estación de crecimiento 1989. . . . .	25
FIGURA 4. Diseño de la colecta de las muestras de suelo en las cuatro localidades. . . . .	29
FIGURA 5. Diseño del experimento A. . . . .	32
FIGURA 6. Diseño del experimento B. . . . .	34
FIGURA 7. Diseño del muestreo en terreno. . . . .	36
FIGURA 8. Densidad de plántulas en respuesta a los distintos tratamientos de precipitación. El eje de las abcisas de la izquierda corresponde a la densidad de plántulas en Los Choros, Carrizal Bajo y Rodillo, y el eje de la derecha a la densidad de plántulas de Lagunillas. . . .	41
FIGURA 9. Número de especies por pote en función de las distintas cantidades de precipitación, en las cuatro localidades estudiadas. . . . .	43
FIGURA 10. Densidad de plántulas de la especie <u>Oenothera</u> sp. en función de las distintas cantidades de precipitación. . . . .	44
FIGURA 11. Densidad de plántulas de la especie <u>Chenopodium album</u> en función de las distintas cantidades de precipitación. . . . .	45
FIGURA 12. Densidad de plántulas de la especie <u>Helenium aromaticum</u> en función de las distintas cantidades de precipitación. . . . .	46
FIGURA 13. Densidad de plántulas en respuesta a dos tratamientos de precipitación. A) Considerándose todas las especies, B) sólo las especies nativas y C) descontándose sólo la especie introducida <u>Schismus arabicus</u> . . . . .	48
FIGURA 14. Número de especies por pote en respuesta a dos	

tratamientos de precipitación. A) Considerándose todas las especies y B) sólo las especies nativas. . . . .	49
FIGURA 15. Densidad acumulativa de plántulas en respuesta a dos tratamientos de precipitación. A) Considerándose todas las especies y B) Sólo las especies nativas. . . .	50
FIGURA 16. Densidad acumulativa de plántulas en respuesta a los dos tratamientos de precipitación de la especie <u>Schismus arabicus</u> . . . . .	53
FIGURA 17. Densidad acumulativa de plántulas en respuesta a los dos tratamientos de precipitación de la especie <u>Camissonia dentata</u> . . . . .	55
FIGURA 18. Densidad acumulativa de plántulas en respuesta a los dos tratamientos de precipitación de las especies de <u>Calandrinia</u> . . . . .	56
FIGURA 19. Densidad acumulativa de plántulas en respuesta a los dos tratamientos de precipitación de la especie <u>Mesembryanthemum cristallinum</u> . . . . .	57
FIGURA 20. Densidad acumulativa de plántulas en respuesta a los dos tratamientos de precipitación de la especie <u>Cryptantha sp.</u> . . . . .	58
FIGURA 21. Densidad acumulativa de plántulas en respuesta a los dos tratamientos de precipitación de la especie <u>Chenopodium album</u> . . . . .	59
FIGURA 22. Densidad acumulativa de plántulas en respuesta a los dos tratamientos de precipitación de la especie <u>Plantago hispidula</u> . . . . .	60
FIGURA 23. Probabilidades de precipitaciones en La Serena y Copiapó, calculadas en base a 58 años de registros (Almeyda 1950). . . . .	69

Desierto florido: estudio experimental de la emergencia de plantas efímeras en respuesta a distintos regímenes de precipitación.

Patricia Elena Vidiella Salaberry

#### RESUMEN

El objetivo de esta tesis fue estudiar mediante dos experimentos de laboratorio la respuesta de las especies de plantas efímeras (anuales y geófitas) del banco de semillas del desierto costero del Norte Chico de Chile a distintos regímenes de precipitación. En esta región, al igual que en otras zonas áridas del mundo, las precipitaciones son altamente variables tanto en frecuencia como magnitud. Como consecuencia de un invierno lluvioso se produce el desarrollo masivo de la vegetación, que da lugar al fenómeno denominado "desierto florido".

Se comparó la respuesta a la lluvia del banco de semillas de cuatro localidades, separadas entre sí por un grado de latitud a lo largo de 500 km del desierto costero del Norte Chico, entre Lagunillas (30° S) y Rodillo (27° S). A potes conteniendo muestras de suelo de cada localidad se le aplicó seis tratamientos de riego, equivalentes a 0, 5, 10, 15, 20 y 30 mm de lluvia (experimento A). La mayoría de las especies en todos los sitios presentaban un umbral de respuesta (cantidad mínima de precipitación necesaria para que emergiera al menos una plántula)

entre 10 y 20 mm. La emergencia masiva de plántulas se produjo en respuesta a precipitaciones iguales o mayores a 15 mm. La cantidad de plántulas que emergieron no aumentó significativamente con riegos iguales o superiores a 20 mm, excepto en Rodillo.

Al aplicar la misma cantidad de agua equivalente a 30 mm de lluvia en un solo riego o en dos riegos iguales (de 15 mm), separados por una semana, al banco de semillas de Lagunillas (experimento B), no hubo diferencias significativas en el número total de plántulas que emergieron con ambos tratamientos. Sin embargo, hubo diferencias en los patrones de emergencia entre especies. Así, Schismus arabicus (especie introducida) mostró mayor emergencia con dos riegos que con un riego. En la mayoría de las especies nativas la emergencia aumentó con el segundo riego de 15 mm, alcanzándose un mayor número total de plántulas que en el tratamiento con un riego. En muestreos en terreno realizados después de la estación lluviosa de 1991 se encontró la misma composición de especies de plántulas que en las muestras de suelo usadas en los experimentos de laboratorio.

La existencia de un umbral de respuesta similar en la mayoría de las especies se relaciona con la frecuencia de las lluvias y con los bajos niveles de evapotranspiración potencial en el desierto costero chileno. Un evento de más de 15 mm se asocia con una alta probabilidad de lluvias subsecuentes, por lo que podría asegurar que se complete el ciclo de vida de las especies anuales del desierto costero dentro de la estación.



Los resultados de ambos experimentos sugieren la presencia de latencia innata, germinando sólo una parte del banco en respuesta a un evento de lluvia. Se postula que la ruptura de la latencia requeriría el lavado de compuestos inhibidores de la germinación presentes en las semillas por acción de la lluvia.

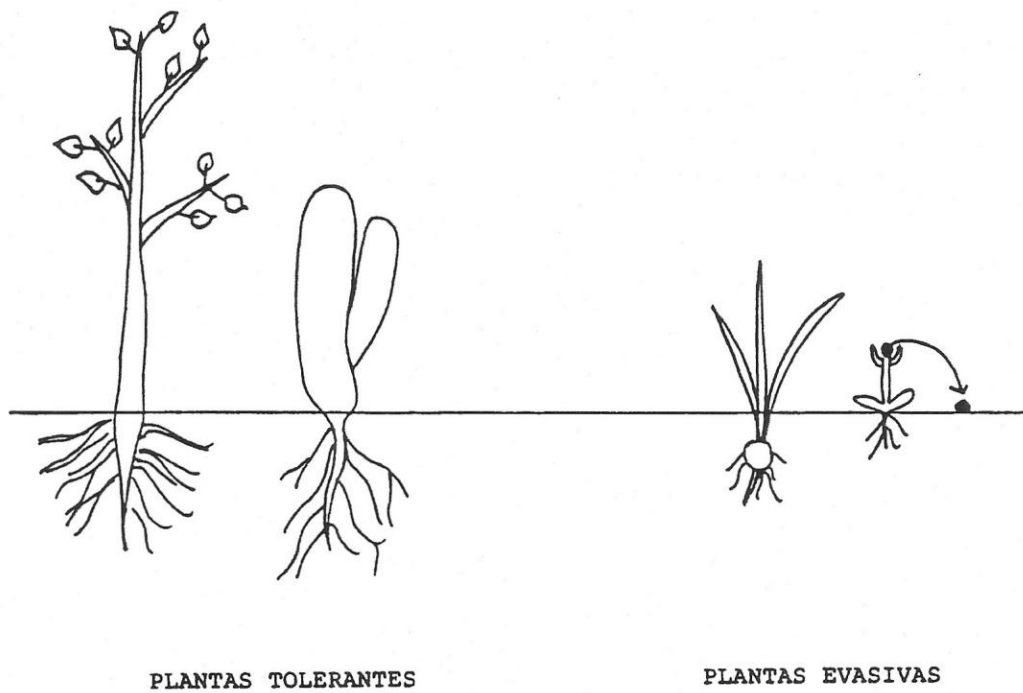
La dinámica de respuesta del banco de semillas a la precipitación, en conjunto con un análisis de probabilidades de lluvias, permiten predecir la frecuencia del fenómeno de germinación masiva en el desierto costero del Norte Chico. Esta frecuencia sería de una vez cada dos años a la latitud de La Serena y una vez cada cinco años a la latitud de Copiapó.

## 1. INTRODUCCION

El principal factor regulador de la actividad de los organismos en las regiones áridas es la frecuencia y cantidad de las precipitaciones (Noy-Meir 1973). En estos ambientes, tanto el período en que ocurren las lluvias, como su duración y magnitud son altamente variables e impredecibles, por lo que la flora y la fauna presentan características y hábitos que les permiten soportar o escapar a los largos períodos de sequía (Heathcote & Twidale 1971). En las plantas de desierto se pueden distinguir dos estrategias principales de sobrevivencia (Fig. 1) : a) la de tolerancia a la sequía, exhibida en general por las especies perennes (por ejemplo, plantas suculentas y arbustos), y b) la de evasión de la sequía, característica de las especies efímeras. Bajo la forma de semillas (en el caso de las anuales) o de bulbos (en el caso de las geófitas), las especies efímeras pueden permanecer latentes en el suelo durante varios años hasta que se presenten las condiciones apropiadas para su desarrollo (Muñoz 1985, Rauh 1985). En algunos desiertos las plantas anuales y geófitas representan un alto porcentaje de las especies y de la biomasa de la comunidad (Went 1955, Beatley 1969, Rauh 1985, Shmida 1985), por lo que la mantención de un banco de propágulos de la vegetación bajo el suelo cobra gran importancia para la sobrevivencia de las especies durante los períodos desfavorables (Kemp 1989).

Como consecuencia de un invierno lluvioso el desierto costero del Norte Chico chileno sufre un cambio notable en su

FIGURA 1. Principales estrategias de sobrevivencia de las plantas de desierto.



fisionomía, debido al crecimiento y floración masiva de gran diversidad de especies, un fenómeno conocido localmente como "desierto florido" (Muñoz 1965, Solbrig 1976, Muñoz 1985, Rauh 1985). Si bien en este fenómeno participan tanto las especies tolerantes como las especies evasoras de las sequías, son estas últimas las responsables de otorgarle mayor magnitud a este evento, puesto que generalmente cubren grandes extensiones de suelo en lugares donde solo es posible distinguir arena seca y rocas durante los períodos de sequía. Además, estas especies evasoras o efímeras representan el componente más importante en la comunidad en términos de diversidad, constituyendo más del 60% de las especies que florecen a lo largo del desierto costero entre los 27°-30° de latitud sur (Armesto, Vidiella & Gutiérrez 1991). En esta región de Chile, muchas comunidades rurales subsisten en base a la alta productividad de las especies efímeras que son fuente de forraje para el ganado caprino. No obstante la importancia ecológica y económica del fenómeno de germinación masiva en el desierto costero chileno, existe escasa información sobre la dinámica del banco de semillas (Kemp 1989) y su relación con los regímenes de precipitación u otros factores que podrían estimular la germinación y el crecimiento de las plantas.

Eventos similares de floración masiva de especies efímeras después de las lluvias son también conocidos en otras regiones áridas del mundo, como en los desiertos de Mojave (Went & Westergaard 1949, Went 1955), Sonora (Shreve 1951, Jaeger 1957)

y Chihuahua (Solbrig & Orians 1977) en Norte América, y los desiertos de Australia (Mott 1972), de Namib en Sudáfrica (Walter 1986), de la región norte del Africa (Le Houérou 1986), de India (Grupta 1979), de Afganistán (Breckle 1986), de Negev en Israel (Gutterman 1982) y de la costa sur de Perú (Rauh 1985).

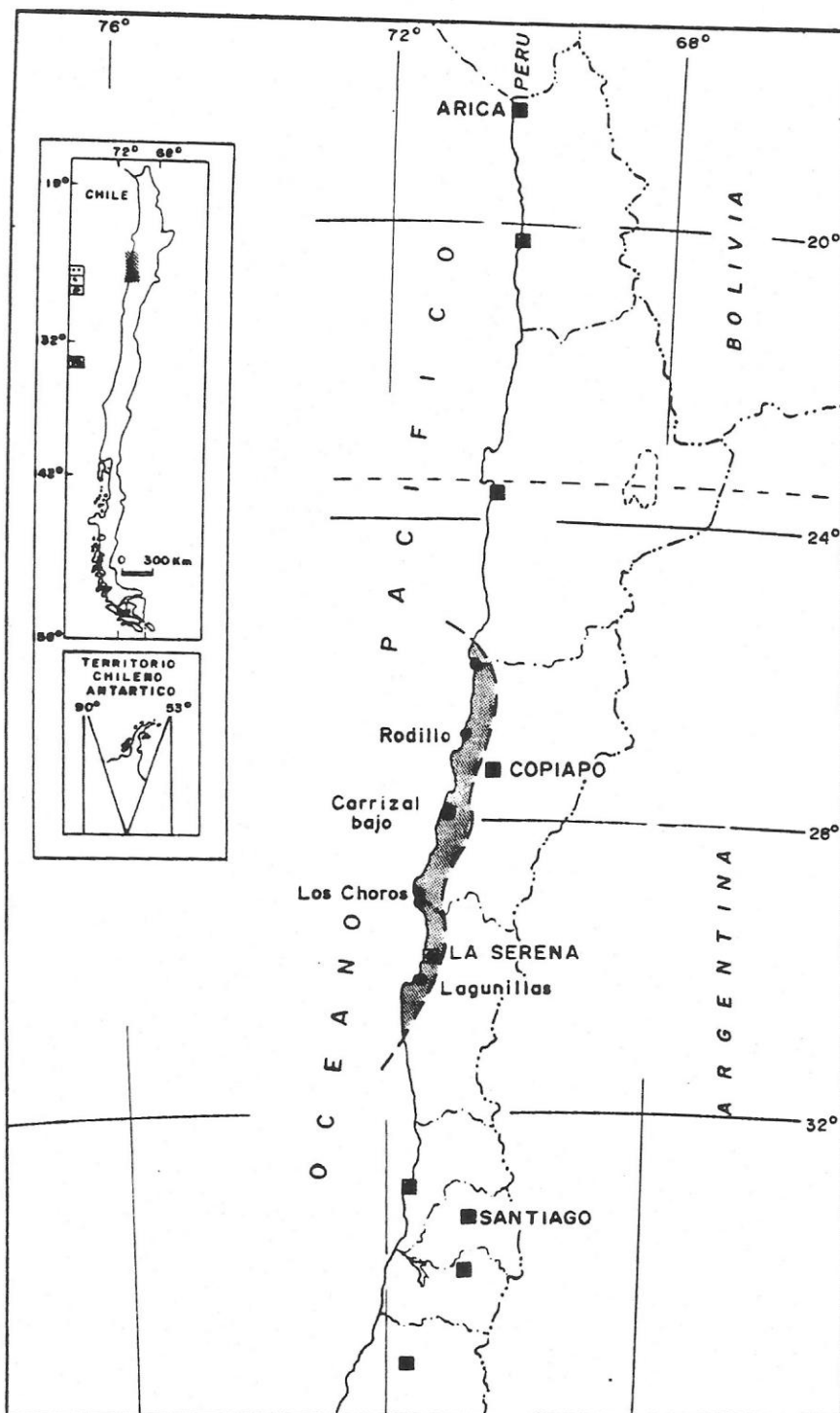
Desde los primeros trabajos de F.W. Went y sus colaboradores en el desierto de Mojave (Went 1948, 1949; Went & Westergaard 1949; Juhren, Went & Phillips 1956), un número importante de los estudios sobre la dinámica del banco de semillas se han realizado en los desiertos de Sonora (Tevis 1958a, 1958b), Mojave (Beatley 1967) y Chihuahua (Kemp 1989) en Norte América. En estos desiertos, se reconocen dos grupos de especies anuales: las que germinan en la estación fría y aquellas que germinan en la estación cálida (Mulroy & Rundel 1977). Las diferentes respuestas germinativas de las especies anuales han sido asociadas a dos factores: 1) la bimodalidad de las lluvias, con máximos en verano e invierno y 2) las grandes fluctuaciones de la temperatura a lo largo del año. Se ha descrito que el proceso de germinación masiva de las plantas anuales se inicia como resultado de un pulso de lluvia de aproximadamente 25 mm (Went 1949, Tevis 1958b, Beatley 1974). Gutiérrez y Whitford (1987) encuentran que las plantas anuales de invierno del desierto de Chihuahua responden con pulsos de 25 mm, mientras que pequeños pulsos de 6.25 mm semanales son efectivos para el desarrollo de algunas de las anuales de verano.

A lo largo de todo el desierto costero del Norte Chico de

Chile (26°-31°S) existe una sola estación lluviosa, restringida a los meses de invierno, y las temperaturas presentan escasa fluctuación a lo largo del año (Fuenzalida 1965, di Castri & Hajek 1976). Por esta razón se podría esperar que, en el caso de la región árida chilena, la respuesta de las especies efímeras esté regulada principalmente por la ocurrencia de lluvias, siendo la temperatura menos importante. Otra característica del desierto costero del Norte Chico es la existencia de un marcado gradiente latitudinal de precipitación: tanto el promedio anual como la predictibilidad de las lluvias disminuyen abruptamente de sur a norte. En consecuencia, las plantas que se encuentran en el extremo sur del gradiente reciben lluvias que son superiores en magnitud y que ocurren con mayor frecuencia en comparación con las plantas que se encuentran en el extremo norte.

En un estudio experimental de la respuesta del banco de semillas a la precipitación, realizado en el extremo sur del gradiente latitudinal (Lagunillas, Fig. 2), se distinguieron dos grupos de especies: un primer grupo que emergieron en respuesta a bajas cantidades de precipitación (<10 mm), constituido principalmente por plantas anuales introducidas (asociadas a actividad agrícola y de pastoreo), y un segundo grupo de plantas que emergieron en respuesta a cantidades de lluvia mayores (>20 mm) constituido mayoritariamente por especies nativas (Vidiella & Armesto 1989). Es decir, las especies anuales autóctonas del desierto responderían a un umbral de precipitación (cantidad mínima de agua requerida para emerger) mayor que las especies

FIGURA 2. Localidades de estudio en el desierto costero del Norte Chico (área sombreada).



exóticas. Estas especies exóticas son, en su mayoría, originarias de ecosistemas mediterráneos del viejo mundo, donde las probabilidades de lluvias son mayores y los montos de las precipitaciones menos variables que en el desierto. En cambio, las especies anuales nativas han evolucionado en un ecosistema desértico donde las lluvias ocurren generalmente como eventos esporádicos separados por largos períodos de sequía. Por lo tanto, existe una alta probabilidad de que una lluvia capaz de producir germinación sea seguida de un período seco en el cual la humedad del suelo sea insuficiente para completar el ciclo de vida de las plantas (Tevis 1958b, Beatley 1967, Fenner 1985). Las especies anuales se encontrarían en alto riesgo de extinción local a menos que posean algún mecanismo de latencia que regule su emergencia, permitiendo solamente la germinación de una fracción de semillas en respuesta a un umbral mínimo de precipitación, manteniendo el resto en el banco como una reserva viable (Cohen 1966, Freas & Kemp 1983). Este tipo de latencia se denomina latencia innata y se refiere a la incapacidad de la semilla de germinar apenas ha sido dispersada, aún cuando se den condiciones favorables para su desarrollo (Fenner 1985). Esta incapacidad puede estar dada por la inmadurez del embrión, por la presencia de cubiertas gruesas que previenen el flujo de agua y oxígeno, por compuestos inhibidores que deben ser lavados o bien por requerimientos específicos de fotoperíodo o temperatura (Fenner 1985).



El objetivo general de esta tesis es analizar mediante dos experimentos de laboratorio, que simulan las condiciones ambientales del desierto costero del Norte Chico, la respuesta del banco de semillas a distintos regímenes de precipitación. Estos experimentos fueron diseñados para responder a dos preguntas: 1) ¿cambia el umbral de respuesta y la dinámica de germinación de las especies a lo largo del gradiente latitudinal? y 2) ¿existen diferencias en la respuesta del banco de semillas a la misma cantidad de lluvia, aplicada como un solo evento o como dos eventos consecutivos? Para ello se realizó una comparación de la dinámica de emergencia (aparición) de las especies presentes en el banco de semillas de cuatro localidades, situadas a lo largo del gradiente latitudinal del desierto costero (Fig. 2), en respuesta a distintos montos de lluvia. Además, se comparó la respuesta del banco de semillas de una de las localidades a la aplicación de una misma cantidad de precipitación como una sola lluvia intensa, o como dos lluvias menores espaciadas temporalmente. Los resultados contribuirán a entender y predecir la ocurrencia del fenómeno de "floración del desierto" a lo largo de la costa del Norte Chico chileno en función de la cantidad y distribución de las lluvias.

## 2. OBJETIVOS ESPECIFICOS

1) Determinar los umbrales de respuesta (cantidad mínima de precipitación necesaria para que emerjan las plántulas) de las especies de plantas que ocurren en cuatro localidades situadas a lo largo del gradiente latitudinal en que se produce "el desierto florido".

2) Estudiar experimentalmente y comparar la dinámica de emergencia de plántulas a partir del banco de semillas de estas cuatro localidades del desierto costero en respuesta a distintas cantidades de precipitación.

3) Estudiar experimentalmente la respuesta del banco de semillas proveniente de una de las localidades a dos regímenes de precipitación artificial que simulan el efecto de una misma cantidad de agua aplicada en un solo pulso de lluvia o dos pulsos menores consecutivos.

4) Comparar los resultados de laboratorio con observaciones de las comunidades de plantas efímeras en el terreno.

### 3. AREA DE ESTUDIO

El desierto costero del Norte Chico chileno se extiende aproximadamente entre los 26°-31° S. En este gradiente latitudinal se seleccionaron cuatro localidades costeras (<1 km de la costa), separadas aproximadamente por un grado de latitud, Lagunillas (30°S), Los Choros (29°S), Carrizal Bajo (28°S) y Rodillo (27°S) (Fig. 2). Todos estos sitios corresponden a terrazas marinas planas o de pendiente suave, con suelos arenoso-arcilloso, derivados de dunas fósiles, con alto drenaje, depositados sobre una capa de tertel (carbonato de calcio).

En cada sitio de estudio se instalaron, como parte de un estudio a largo plazo de la dinámica de la vegetación costera, tres parcelas permanentes de 50x20m, en las que se han realizado muestreos periódicos de la vegetación efímera y perenne desde septiembre de 1989.

#### 3.1. Clima

El desierto costero del Norte Chico corresponde a una zona árida con tendencia mediterránea caracterizada por un período seco (7-10 meses) y una sola estación lluviosa restringida a los meses de invierno (di Castri & Hajek 1976). Un 87% de las precipitaciones caen entre mayo y agosto (Fuenzalida 1965).

A lo largo del gradiente latitudinal que recorre esta región, el promedio anual de lluvia aumenta de 23 mm en el extremo norte a 131 mm en el extremo sur (Almeyda 1950) (Tabla 1). Aunque estos montos de lluvia representan una tendencia, los

Tabla 1. Promedio anual ( $\bar{X}$ ) y coeficiente de variación (CV) de la precipitación en localidades del desierto costero del Norte Chico (Almeyda 1950).

Localidad	Latitud	Altitud (m)	Precipitación		
			$\bar{X}$ (mm)	CV (%)	No. años de registro
Chañaral	26° 21'	13	23	87	18
Caldera	27° 03'	30	24	94	58
Copiapó	27° 21'	370	25	94	74
Vallenar	28° 35'	460	55	73	26
La Serena	29° 54'	40	124	65	140
Coquimbo	29° 56'	5	115	65	64
Lagunillas	30° 06'	10	131	51	23

los valores que anualmente reciben las plantas pueden ser muy diferentes del promedio. Ello se debe a la gran variabilidad interanual en la cantidad de precipitaciones, la cual queda demostrada por los altos valores del coeficiente de variación que aumentan en dirección norte dentro del gradiente (Tabla 1).

Si bien las lluvias son escasas, en este desierto existe un alto grado de humedad atmosférica constante a lo largo del año, la que se incrementa en los meses de invierno y que se manifiesta a través de frecuente nubosidad y alta humedad relativa (Tabla 2). Por ejemplo, en La Serena ( $29^{\circ} 54'$ ) sólo un promedio de 73 días al año son completamente despejados y el promedio de la humedad relativa es similar en los meses fríos y cálidos (82% en mayo y 77% en enero). Durante los meses de invierno se puede apreciar abundantes neblinas (26 días del año) y lloviznas (42 días), constituyendo estas últimas un modo de precipitación no despreciable (Fuenzalida 1965). El promedio de evapotranspiración potencial diaria entre mayo-agosto es de 1.64 mm (Merlet 1986). Un patrón climático muy similar se aprecia en las demás localidades a lo largo del gradiente.

Otra característica que distingue a este desierto de otras regiones áridas del mundo, además de la alta humedad atmosférica y la ausencia de animales ponzoñosos, es la escasa fluctuación estacional y diurna de la temperatura debido al efecto moderador de la corriente oceánica fría de Humboldt que recorre el litoral chileno de sur a norte (Fuenzalida 1965, Trewartha 1981). En la

Tabla 2. Promedio de el número de días nublados, humedad relativa, temperatura media y oscilación térmica anual de tres localidades del desierto costero (Fuenzalida 1965, di Castri & Hajek 1976).

Localidad	Latitud	No.días nublados	Humedad relativa (%)	Temperatura media (°C)	Oscilación térmica anual
Caldera	27°03'	101	80	16.1	6.8
Vallenar	28°35'	184	70	14.9	8.3
La Serena	29°54'	104	80	14.7	6.7

región costera del Norte Chico, las temperaturas medias para las distintas localidades fluctúan alrededor de los 15°C y la oscilación térmica anual (es decir, la diferencia entre los promedios de los meses más fríos y más cálidos) fluctúa alrededor de los 7°C (Tabla 2).

En 1989, año anterior a la colecta de las muestras de suelo, las precipitaciones en el Norte Chico alcanzaron sólo la costa desde el sur hasta la latitud de Carrizal Bajo (85 mm en Lagunillas). Ese año hubo desarrollo abundante de la vegetación ("desierto florido") en todos los sitios de estudio excepto en Rodillo, localidad situada en el extremo norte del gradiente (Fig. 2). El año 1990 fue seco (19.6 mm en Lagunillas) mientras que en 1991, cuando se realizó el muestreo de terreno, la lluvias fueron superiores a 100 mm a lo largo de todo el desierto costero del Norte Chico (233 mm en Lagunillas).

### 3.2. Vegetación

La vegetación en los cuatro sitios de estudio está compuesta por especies arbustivas, geófitas, hemicriptófitas y anuales. Durante los meses de sequía solo es posible visualizar el estrato arbustivo ralo, seco y grisáceo (Fig. 3 A). Después de las lluvias se desarrolla un denso estrato herbáceo y los arbustos se magnifican por la presencia de brotes nuevos (Fig. 3 B). En el gradiente latitudinal estudiado, los arbustos aumentan en importancia relativa hacia el norte y las anuales hacia el sur, mientras que las geófitas alcanzan su mayor diversidad y



FIGURA 3. Aspecto de la localidad de Carrizal Bajo durante A) la época de sequía y B) la estación de crecimiento de 1989.



A



B



abundancia en el centro del gradiente (Armesto, Vidiella & Gutiérrez 1991).

En Lagunillas las especies dominantes son los arbustos Encelia canescens Lam., Cristaria glaucophylla Cav. y Haplopappus cerberooanus (Remy) Reiche, las geófitas Hippeastrum bagnoldii (Herb.) Baker y Leucocoryne coquimbensis F. Phil. y las anuales Plantago hispidula R. et P., Nolana paradoxa Lindl., Oenothera sp., Calandrinia demissa Phil., Mesembryanthemum cristallinum L., Cryptantha glomerata Lehm., Camissonia dentata (Cav.) Reiche Nels. et Macbr. y Helenium aromaticum (Hook.) Bailey.

En Los Choros las especies dominantes son los arbustos Encelia canescens Lam. y Cristaria glaucophylla Cav., las geófitas Hippeastrum bagnoldii (Herb.) Baker, Camassia biflora (R. et P.) Coc. y Zephyra elegans D. Don, la hemicriptófito Calandrinia grandiflora Lindl. y las anuales Chenopodium album L., Nolana paradoxa Lindl., Oenothera sp., Schizopetalon gayanum Barn., Quinchamalium sp., Helenium aromaticum (Hook.) Bailey y Homalocarpus bowlesioides H. et A.

En Carrizal Bajo las especies dominantes son los arbustos Encelia canescens Lam., Frankenia chilensis K. Presl. ex Roem. et Schult y Cristaria glaucophylla Cav., las geófitas Hippeastrum bagnoldii (Herb.) Baker, Camassia biflora (R. et P.) Coc. y Zephyra elegans D. Don y las anuales Chaetanthera glabrata (DC.) Meigen, Chenopodium album L., Oenothera sp., Schizopetalon gayanum Barn., Quinchamalium sp., Helenium aromaticum (Hook.)

Baile y Adesmia tenella H. at A.

En Rodillo las especies dominantes son los arbustos Encelia canescens Lam., Frankenia chilensis K. Presl. ex Roem. et Schult., Frankenia salina (Mol.) Johnst. aff. y Cristaria sp., las geófitas Camassia biflora (R. et P.) Coc. y Euphorbia copiapina Phil. y las anuales Oenothera sp., Calandrinia sp. , Helenium aromaticum (Hook.) Baile y Cryptantha sp.

#### 4. MATERIALES Y METODOS

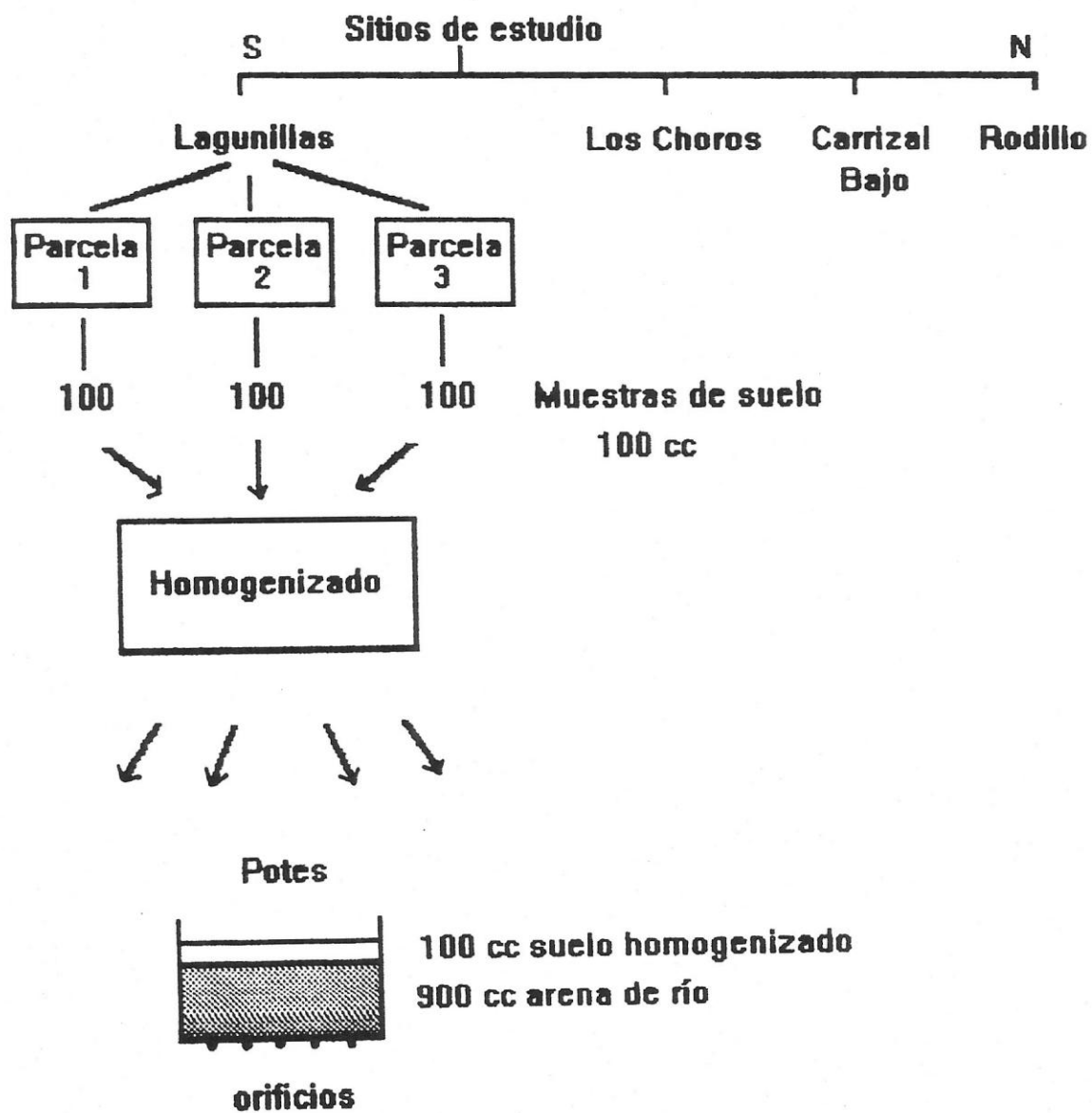
##### 4.1. Colecta de muestras de suelo.

Durante el mes de mayo de 1990, una vez finalizado el ciclo de fructificación y dispersión de todas las especies y antes del inicio de la estación lluviosa, se colectaron 100 muestras de suelo de aproximadamente 100 cm<sup>3</sup> cada una del perímetro de cada una de las tres parcelas permanentes ubicadas en los cuatro sitios de estudio (Fig. 4). Las muestras correspondieron a los primeros 3-5 cm de suelo, donde se concentra la mayor proporción del banco de semillas (Vidiella & Armesto 1989, Kemp 1989). Las muestras de suelo colectadas en cada sitio de estudio se homogenizaron mezclándolas para prevenir interferencias en la respuesta a los tratamientos experimentales debido a una posible distribución desigual de semillas y nutrientes entre las distintas muestras de suelo. Este suelo homogenizado sirvió para los experimentos de riego.

##### 4.2. Sistema experimental

En los experimentos se utilizaron potes plásticos de 7 cm de alto, 216 cm<sup>2</sup> de superficie y 1000 cm<sup>3</sup> de capacidad con orificios en el fondo para permitir el drenaje. Cada pote fue llenado con 900 cm<sup>3</sup> de arena de río seca, sobre la cual se depositó una capa de 100 cm<sup>3</sup> de suelo homogenizado. Este diseño permite disminuir la profundidad de la capa de muestra de suelo utilizada, eliminando respuestas diferenciales de las especies debido a la localización de las semillas en la muestra, a la vez que disminuye

FIGURA 4. Diseño de la colecta de las muestras de suelo en las cuatro localidades.



la velocidad de infiltración de agua y evita la pérdida de suelo y semillas a través de los orificios del fondo. Los potes fueron regados con un vaso plástico al que se le practicaron pequeños orificios en el fondo, para simular características parecidas a la caída de la lluvia. Los riegos se hicieron gradualmente a lo largo de 24 horas, para evitar la sobresaturación del suelo y problemas de aireación hasta completar la cantidad de cada tratamiento.

Todos los ensayos se llevaron a cabo en una cámara de crecimiento con luz, temperatura y humedad controladas, implementada para tales efectos en el Laboratorio de Sistemática y Ecología Vegetal de la Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. El fotoperíodo fue de 12 horas, la temperatura osciló entre 15-20° C y la humedad relativa se mantuvo entre 70-80 %. Estos valores son similares a los observados en los meses de primavera en el desierto costero. Los experimentos se efectuaron entre enero y febrero de 1991. Las variables de respuesta a los tratamientos de riego fueron: a) la densidad de plántulas, b) la riqueza de especies, y c) la abundancia relativa de las especies que emergieron de cada pote conteniendo suelo. Las plántulas no identificadas sólo se consideraron en los análisis de densidad.

Se llevaron a cabo los dos experimentos que se detallan a continuación.

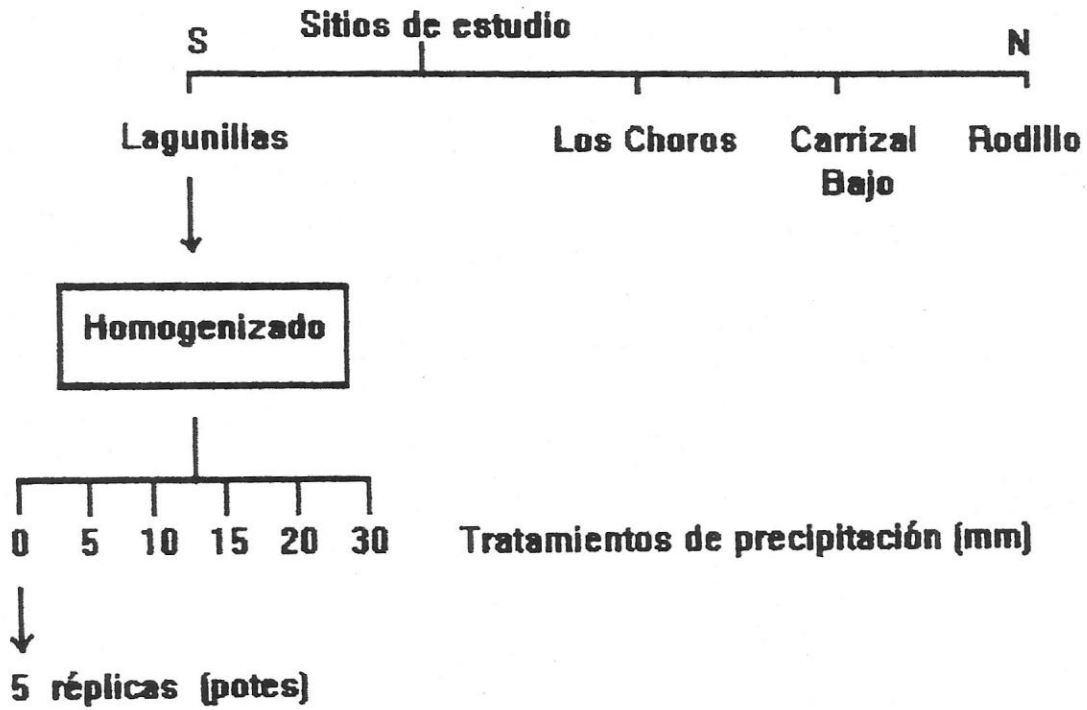
4.3. Experimento A. Detección de los umbrales de respuesta y análisis de la respuesta de los bancos de semillas a distintas

cantidades de agua.

Para cumplir con los dos primeros objetivos específicos de este estudio se dispuso del siguiente diseño experimental (Fig. 5): a muestras de suelo del homogenizado de cada sitio de estudio (cuatro en total) se le aplicaron 0, 5, 10, 15, 20 y 30 mm de precipitación (seis tratamientos de riego). Estas cantidades de riego representan los valores más frecuentes (máximos y mínimos) de agua caída registrados en un solo evento de precipitación en los sitios de estudio, de acuerdo a registros climáticos de más de 40 años en varias localidades costeras del norte de Chile (Almeyda 1950). El diseño experimental corresponde a un ensayo con dos factores, uno correspondiente a los cuatro sitios de estudio y otro a los seis tratamientos de precipitación. Para cada una de las combinaciones de tratamientos (riego-sitio) se dispuso de 5 réplicas (Fig. 5).

Los potes correspondientes a cada combinación de tratamientos (120 en total) fueron distribuidos aleatoriamente dentro de la cámara de crecimiento. La emergencia de plántulas fue registrada diariamente durante 17 días, las plántulas que emergieron fueron identificadas y contabilizadas hasta que no se detectó la emergencia de nuevos individuos. Las frecuencias de los umbrales de respuesta de las especies en los distintos sitios se compararon mediante la prueba de Kruskal-Wallis. Para comparar los efectos de los tratamientos de riego se usó una ANDEVA de dos vías. Para comparar la abundancia de plántulas y los números de especies entre los diferentes sitios se usó la

FIGURA 5. Diseño del Experimento A.



Prueba de Tukey.

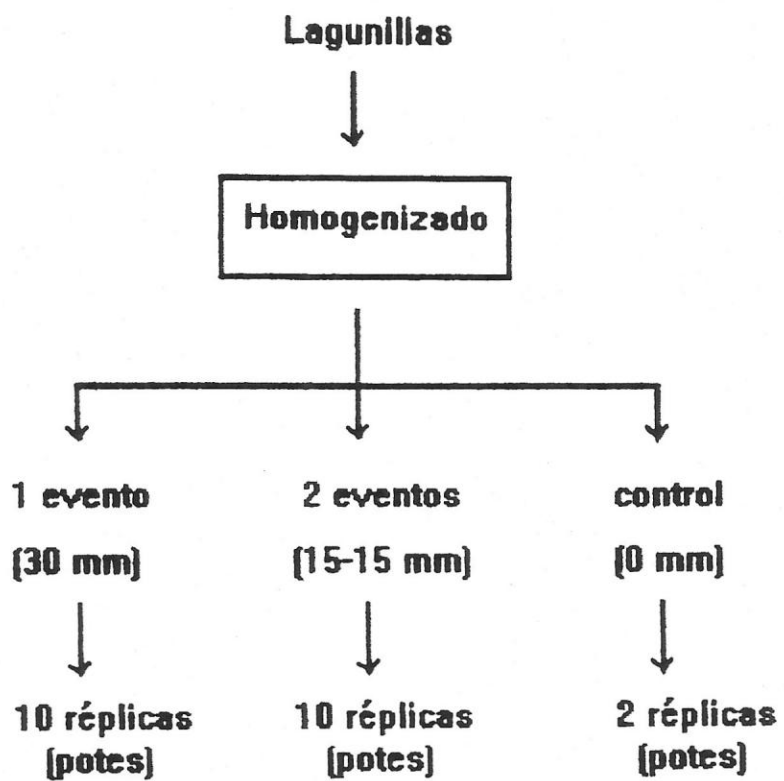
#### 4.4. Experimento B. Efecto del régimen de precipitación.

Con el fin de cumplir con el tercer objetivo específico, es decir comparar la respuesta de las plantas del banco de semillas a dos regímenes de precipitación, se diseñó un experimento (Fig. 6) con muestras de suelo de Lagunillas, localidad donde el número de especies anuales nativas e introducidas es mayor. Para ello se dispuso 20 potes conteniendo muestras de suelo homogenizado, a los cuales se les suministró un total de 30 mm de precipitación de las dos formas siguientes: (i) 10 potes se regaron con 30 mm de agua, simulando un solo evento de lluvia, y (ii) 10 potes recibieron dos riegos de 15 mm cada uno separados por una semana, con el fin de simular dos eventos de lluvia consecutivos. Un evento de lluvia (de 15 o 30 mm) se completaba en un período de 12 horas. Además, se mantuvieron dos potes sin riego como control. El diseño experimental corresponde a un ensayo de un factor con dos modalidades de riego.

Al igual que en el experimento anterior, los potes correspondientes a cada combinación de ambos tratamientos fueron distribuidos aleatoriamente dentro de la cámara de crecimiento. Las plántulas que emergieron fueron identificadas y contabilizadas diariamente hasta que no se detectó la emergencia de nuevos individuos al cabo de 17 días. El efecto de los dos tipos de riego en la emergencia de las plántulas se comparó



FIGURA 6. Diseño del Experimento B.

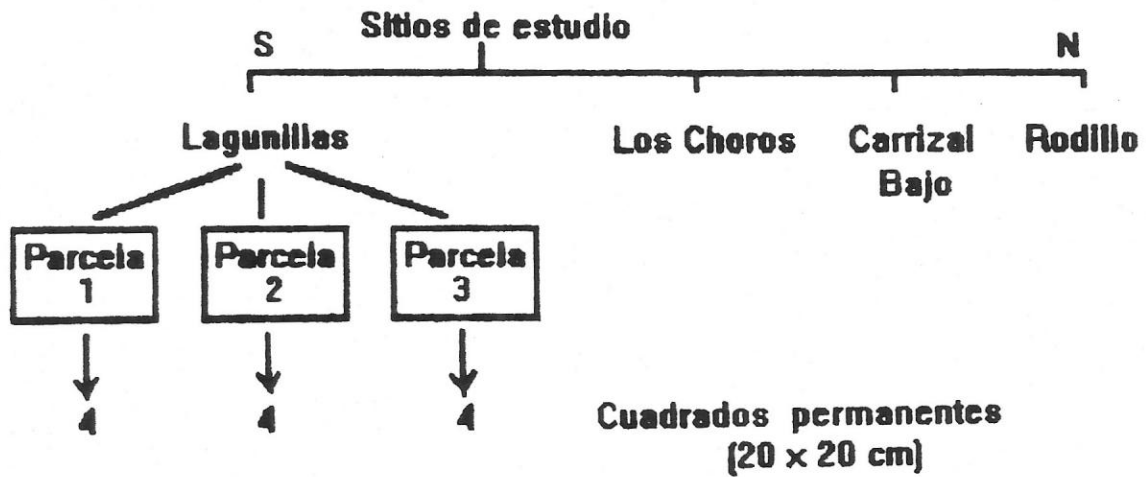


usando una ANDEVA de una vía.

#### 4.5. Muestreo en terreno

En agosto de 1991, al inicio de la estación de crecimiento, se realizó un muestreo de la vegetación en los cuatro sitios de estudio con el fin de comparar el número de plántulas por unidad de volumen, el número de especies y la composición florística en los sitios de estudio con los resultados de laboratorio (Fig. 7). En cada una de las tres parcelas permanentes de cada sitio de estudio se determinó la densidad de plántulas y el número de especies en cuatro cuadrados de 20x20 cm (en total 12 cuadrados por sitio). Conociendo el número de plántulas que emergieron en 400 cm<sup>2</sup>, y que el banco de semillas se concentra principalmente en los primeros 3 cm de suelo (Vidiella & Armesto 1989), se estimó el número de plántulas que emergieron en terreno por unidad de volumen de suelo. Se usó como referencia un volúmen de suelo de a 100 cm<sup>3</sup> con el fin de comparar el número de plántulas que emergieron en condiciones de terreno con el número de plántulas que emergieron en las muestras de suelo regadas con 30 mm en el experimento A. Para cada localidad, se compararon los promedios del número de plántulas emergidos en terreno y en laboratorio usando una Prueba de Student. Con el fin de comparar la composición de especies que emergieron a partir del banco de semillas en condiciones de terreno y laboratorio se calculó el porcentaje de similitud florística para las cuatro localidades estudiadas, en base a todas las especies identificadas. Como

FIGURA 7. Diseño del Muestreo en Terreno.



índice de similitud se usó el Coeficiente de Comunidad (CC) de Whittaker (1975):  $CC = 2c/a+b$ , donde  $c$  = número de especies comunes,  $a$  = número de especies totales en laboratorio y  $b$  = número de especies totales en terreno.

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Experimento A.

#### 5.1.1. Umbrales de respuesta

Entre las plántulas que emergieron a partir de las muestras de suelo de Lagunillas se identificó un total de 16 especies anuales, de las cuales seis son especies introducidas y las restantes son especies nativas (Tabla 3). En las muestras de Los Choros se identificaron siete especies anuales, siendo sólo dos de ellas introducidas. En Carrizal Bajo se identificaron ocho especies anuales, siendo sólo una introducida, mientras que en Rodillo las cuatro especies anuales identificadas son nativas. Estos resultados muestran una disminución del número de especies introducidas y de la riqueza de especies hacia el norte.

No se detectaron diferencias estadísticamente significativas en la frecuencia de los distintos valores del umbral de emergencia tanto de todas las especies anuales como de las especies anuales nativas (Prueba de Kruskal-Wallis,  $p=0.21$  y  $p=0.39$  respectivamente) entre los cuatro sitios. En todos los sitios de estudio, 10 mm de precipitación fue el umbral de respuesta más frecuente entre las distintas especies, con la excepción de Los Choros donde la mayor parte de las especies emergieron a partir de los 20 mm (Tabla 3).

El umbral de respuesta de las especies anuales que son comunes a varias localidades del gradiente latitudinal fue el mismo en algunos casos, mientras que en otros presentó diferencias de 5-15 mm. Por ejemplo, Helenium aromaticum tuvo un

Tabla 3. Umbrales de precipitación (mm) de las especies que emergieron a partir de muestras de suelo de cuatro localidades del desierto costero del Norte Chico. (\*) especie introducida

Especie	Umbrales de precipitación (mm)			
	Lagunillas	Los Choros	Carrizal Bajo	Rodillo
<i>Anuales</i>				
<u>Adesmia tenella</u> H. et A.	10			
<u>Bromus</u> sp.		20	15	
<u>Calandrinia demissa</u> Phil.	10			
<u>Calandrinia</u> sp.1		20		
<u>Calandrinia</u> sp.2			10	
<u>Calandrinia</u> sp.3				20
<u>Camissonia dentata</u> (Cav.) Reiche Nels. et Macbr.	10			
* <u>Chenopodium album</u> L.	10	10	20	
<u>Crassula closiana</u> (Gay) Reiche	10			
<u>Cryptantha</u> sp.1	15			
<u>Cryptantha</u> sp.2			20	
<u>Cryptantha</u> sp.3				10
* <u>Erodium cicutarium</u> (L.) L'Herit. ex Aiton	15			
* <u>Erodium malacoides</u> (L.) L'Herit. ex Aiton	10			
<u>Helenium aromaticum</u> (Hook.) Bailey	10		10	10
<u>Homalocarpus bowlesioides</u> H. at A.		20		
* <u>Mesembryanthemum cristallinum</u> L.	15	30		
<u>Nolana paradoxa</u> Lindl.	10	5		
<u>Oenothera</u> sp.	15	10	10	10
<u>Oxalis micrantha</u> Bert. ex Savi	10			
<u>Oxalis</u> sp.			15	
<u>Plantago hispidula</u> R. et P.	10			
* <u>Schismus arabicus</u> Nees	5			
<u>Schizopetalon gayanum</u> Barn.			30	
* <u>Silene gallica</u> L.	15			
<i>Geófita</i>				
<u>Leucocoryne coquimbensis</u> F. Phil.	30			
<i>Arbustos</i>				
<u>Cristaria glaucophylla</u> Cav.	15	20	15	
<u>Encelia canescens</u> Lam.			10	
<u>Haplopappus cerberoanus</u> (Remy) Reiche	5			
<u>Perityle emoryi</u> Torr.				10
<i>Parásita</i>				
<u>Cuscuta chilensis</u> Ker-Gawl.		15		

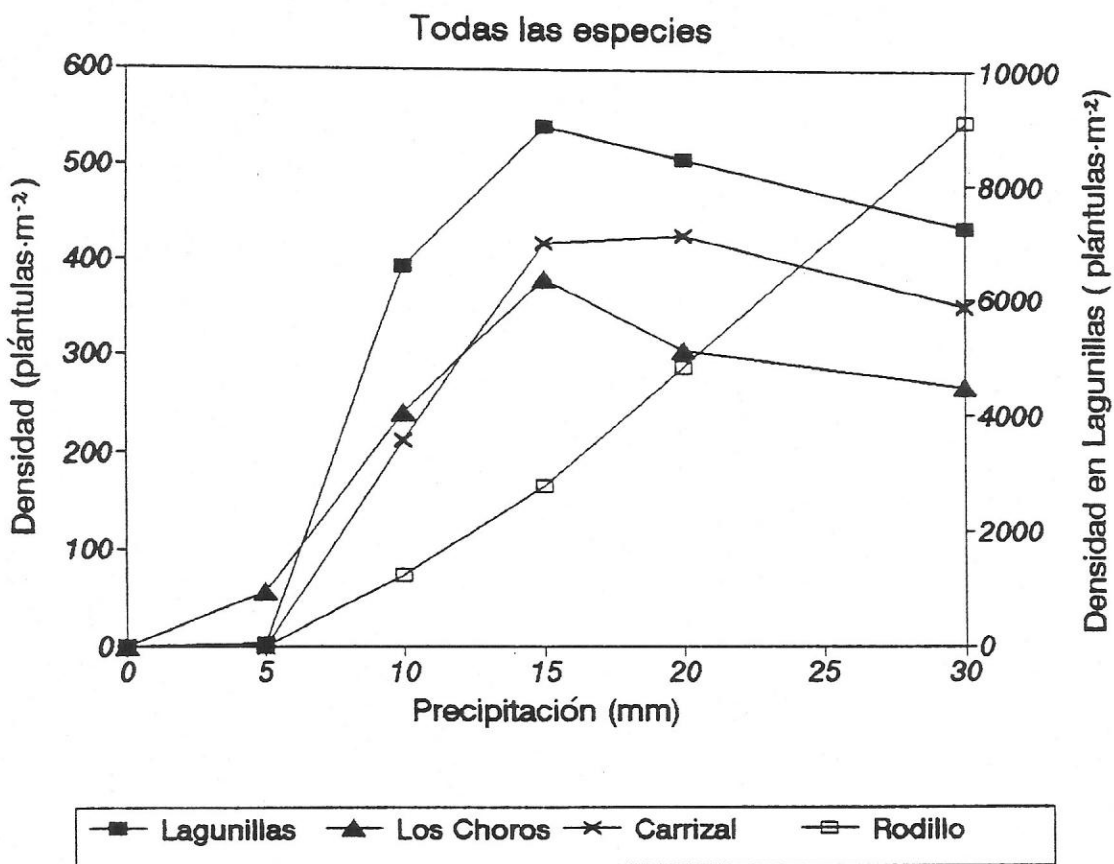
umbral invariable de 10 mm, Chenopodium album presentó un umbral más alto en Carrizal Bajo que en las otras dos localidades situadas más al sur. La especie Nolana paradoxa presentó un umbral menor en Los Choros que en Lagunillas. El umbral de Mesembryanthemum cristallinum fué menor en Lagunillas que en Los Choros y el de Oenothera sp. fué mayor en Lagunillas que en las tres localidades situadas más al norte dentro del gradiente latitudinal (Tabla 3).

Observaciones realizadas en la localidad de Rodillo sugieren que Perityle emoryi, catalogada como especie arbustiva nativa, se comporta como una especie anual. Esta especie no se encuentra en la lista de anuales nativas de Chile de Arroyo et al. (1990).

#### 5.1.2. Respuesta a diferentes cantidades de agua.

La densidad de las plántulas, independientemente de las especies, fue significativamente mayor en Lagunillas que en las otras tres localidades (ANDEVA,  $F= 52.4$ , g.l.= 3.12,  $p<0.01$ ) (Fig. 8), mientras que los valores de densidad de plántulas de Los Choros, Carrizal Bajo y Rodillo no difieren estadísticamente al ser comparados entre sí (Prueba de Tukey,  $p>0.05$ ). El número de plántulas que emergieron aumentó significativamente con la cantidad de precipitación a partir de los 5 mm en Lagunillas y los Choros, y a partir de los 10 mm en Carrizal Bajo y Rodillo, alcanzándose una emergencia masiva de plántulas a partir de los 15 mm en todas las localidades, excepto en Rodillo donde la mayor densidad se encontró a los 30 mm (Fig. 8). Al finalizar el

FIGURA 8. Densidad de plántulas en respuesta a los distintos tratamientos de precipitación. El eje de las abcisas de la izquierda corresponde a la densidad de plántulas en Los Choros, Carrizal Bajo y Rodillo, y el eje de la derecha a la densidad de plántulas de Lagunillas.





experimento los promedios de plántulas emergidas fueron mayores para los tratamientos de 20 y 30 mm que para los tratamientos de 5, 10 y 15 mm (Prueba de Tukey,  $p < 0.05$ ).

El número de especies que emergieron fue significativamente mayor en las muestras de suelo de Lagunillas (prueba de Tukey,  $p < 0.05$ ) que en los demás sitios, aunque el patrón de respuesta de las especies a la precipitación fue similar en las cuatro localidades estudiadas (Fig. 9). En Lagunillas, el número máximo de especies se observó a partir de los 20-30 mm, en Los Choros y Carrizal Bajo a partir de los 10-15 mm y en Rodillo hay un aumento continuo a partir de los 10 mm. Sin embargo, en ninguno de los sitios de estudio hubo diferencias estadísticamente significativas en el número de especies por pote entre los tratamientos con niveles de riego mayores o iguales a 15 mm (Prueba de Tukey,  $p < 0.05$ ).

En el caso de las tres especies anuales, Oenothera sp., Chenopodium album y Helenium aromaticum, que son comunes a tres o más sitios de estudio, hubo diferencias en el número de plántulas entre sitios (ANDEVA; para Oenothera,  $F = 49.3$ ,  $p < 0.001$ , para Chenopodium,  $F = 8.1$ ,  $p < 0.01$ , y para Helenium,  $F = 56.4$ ,  $p < 0.001$ ) pero no en el número de plántulas que emergieron en respuesta a los tratamientos de riego superiores a 15 mm de precipitación (Prueba de Tukey,  $p > 0.05$ ). Oenothera sp. (Fig. 10) y Chenopodium album (Fig. 11) fueron más abundantes en Los Choros, mientras que Helenium aromaticum (Fig. 12) presentó mayor densidad en Carrizal Bajo.

FIGURA 9. Número de especies por pote (216 cm<sup>2</sup>) en función de las distintas cantidades de precipitación, en las cuatro localidades estudiadas.

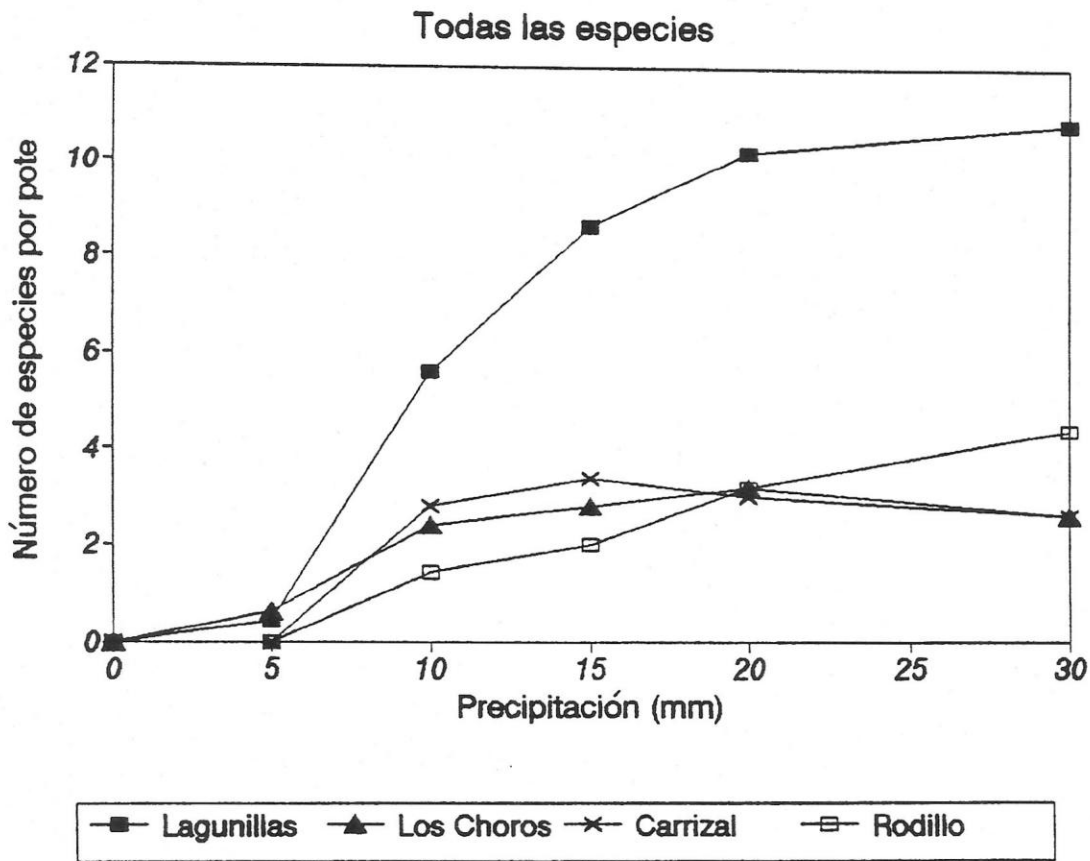


FIGURA 10. Densidad de plántulas de la especie Oenothera sp. en función de las distintas cantidades de precipitación.

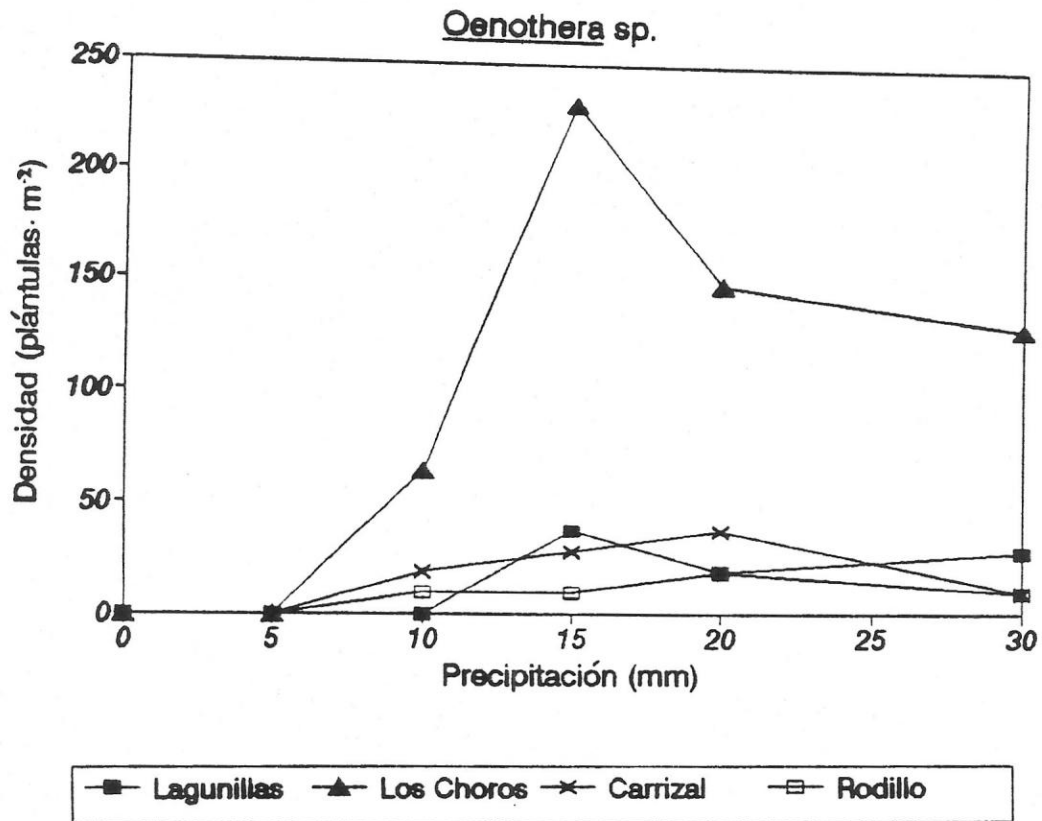


FIGURA 11. Densidad de plántulas de la especie Chenopodium album en función de las distintas cantidades de precipitación.

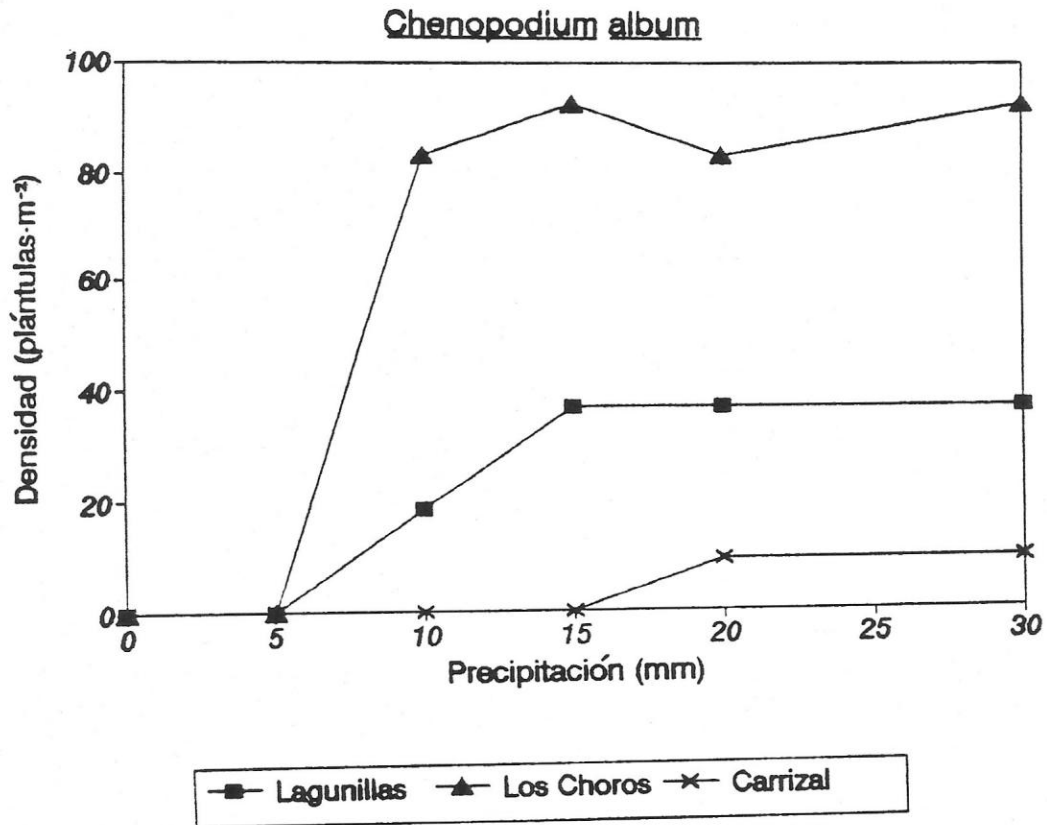
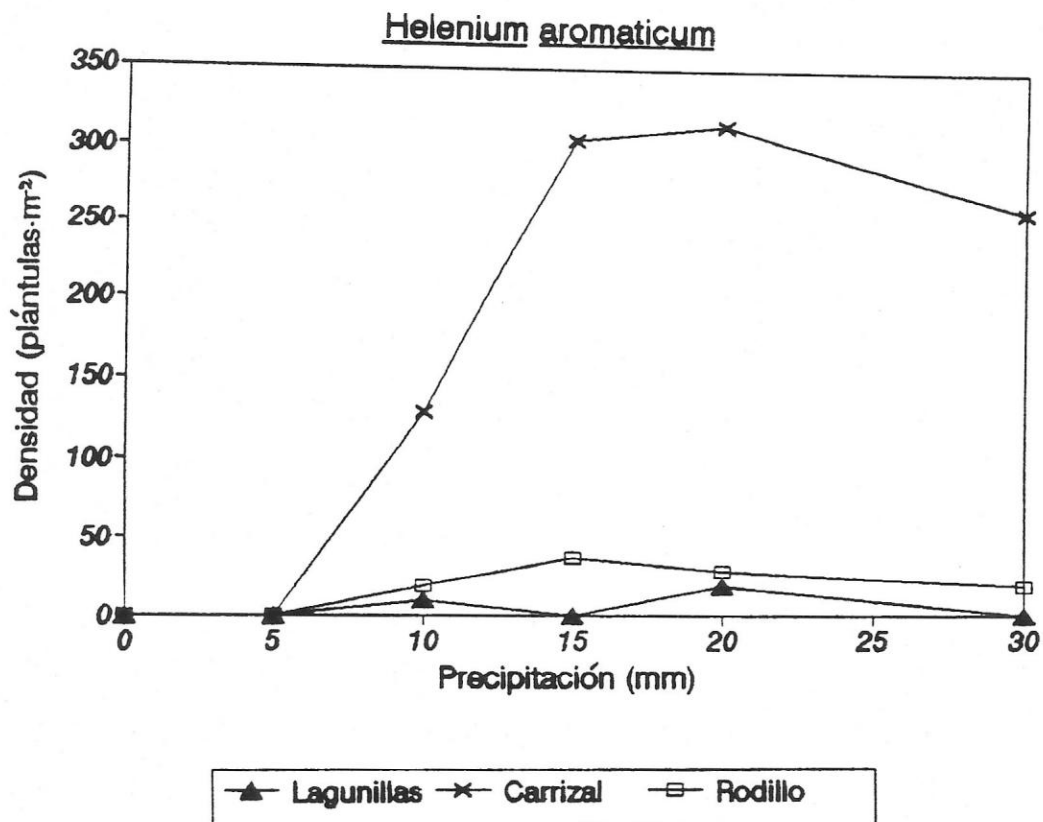


FIGURA 12. Densidad de plántulas de la especie Helenium aromaticum en función de las distintas cantidades de precipitación.



## 5.2. Experimento B : Efecto del régimen de precipitación.

### 5.2.1. Patrones generales

Si se tienen en cuenta todas las especies anuales (tanto nativas como introducidas), la densidad de plántulas fue significativamente mayor con dos eventos que con un solo evento de precipitación (Fig. 13 A). Sin embargo, si se consideran sólo las especies nativas (Fig 13 B) no se aprecian diferencias significativas entre los dos tratamientos (Prueba de Student,  $t=1.2$ , g.l.= 18,  $p= 0.23$ ). La misma tendencia se observa al descontar solamente la emergencia de la especie anual introducida Schismus arabicus (Gramineae) (Fig. 13 C) del total de plántulas, siendo esta especie la responsable de las diferencias señaladas tanto en el número total de plántulas que emergen como en la respuesta diferencial a los dos tratamientos.

Tampoco hubo diferencias significativas (Prueba de Student,  $t= 0.9$ , g.l.= 18,  $p= 0.36$ ) en el número promedio de especies por pote que emergieron en respuesta a los dos tratamientos, el patrón fue el mismo tanto al considerar todas las especies (Fig. 14 A) como al considerar solo las especies nativas (Fig. 14 B).

Si se tienen en cuenta todas las plántulas, independientemente de las especies, la tasa de emergencia medida al cabo de 7 días (período en que la emergencia aumentó en forma lineal) fue mayor en respuesta a dos eventos, que con un solo evento de precipitación, siendo de 975.6 y 533.9 plántulas/m<sup>2</sup>/día, respectivamente (Fig. 15 A). En ambos tratamientos, el mayor porcentaje de plántulas de todas las especies que emergieron se

FIGURA 13. Densidad de plántulas en respuesta a dos tratamientos de precipitación. A) Considerándose todas las especies, B) sólo las especies nativas y C) descontándose sólo la especie introducida *Schismus arabicus*.

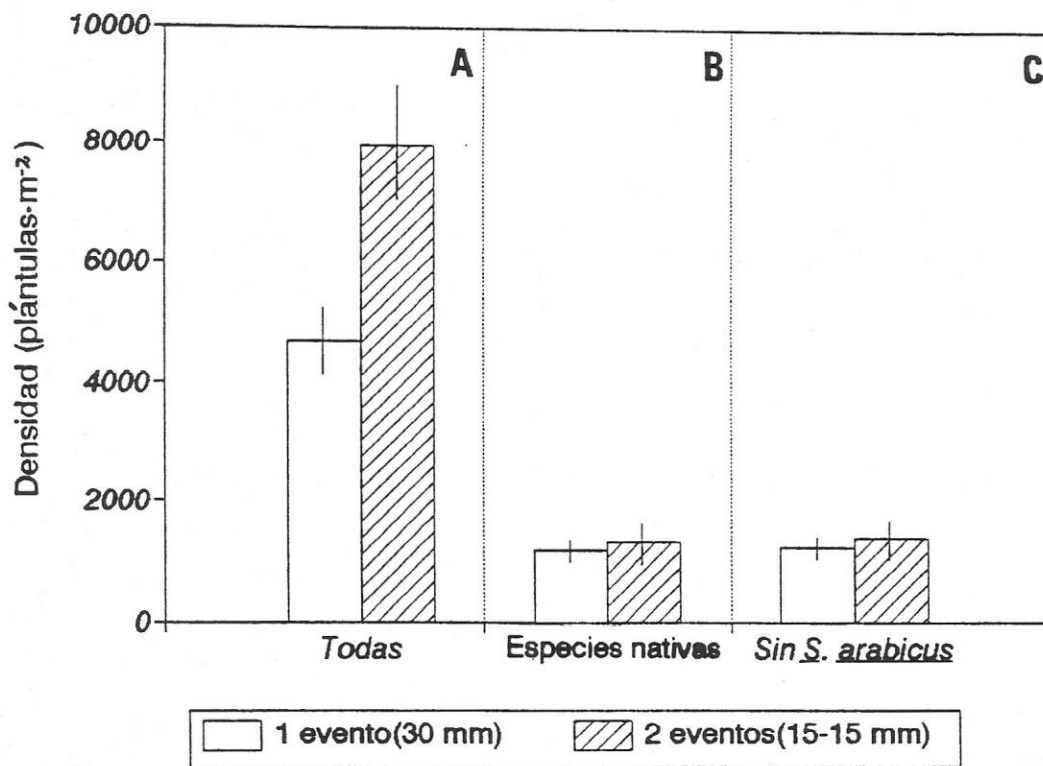


FIGURA 14. Número de especies por pote (216 cm<sup>2</sup>) en respuesta a dos tratamientos de precipitación. A) Considerándose todas las especies y B) Sólo especies nativas.

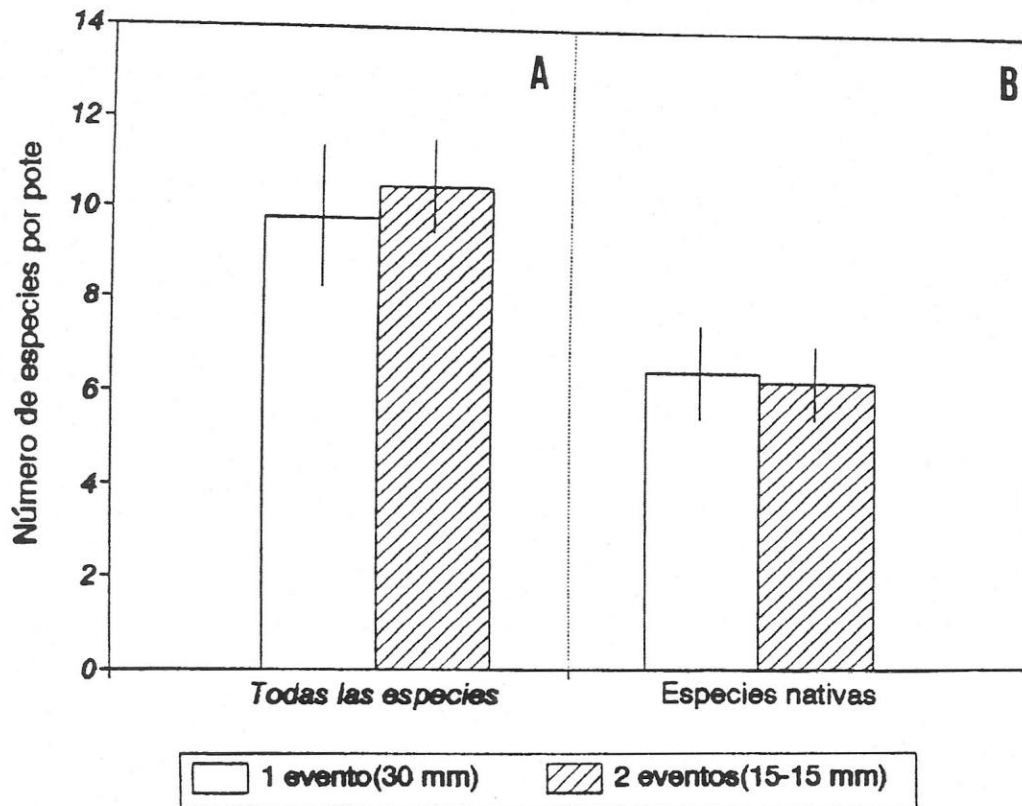
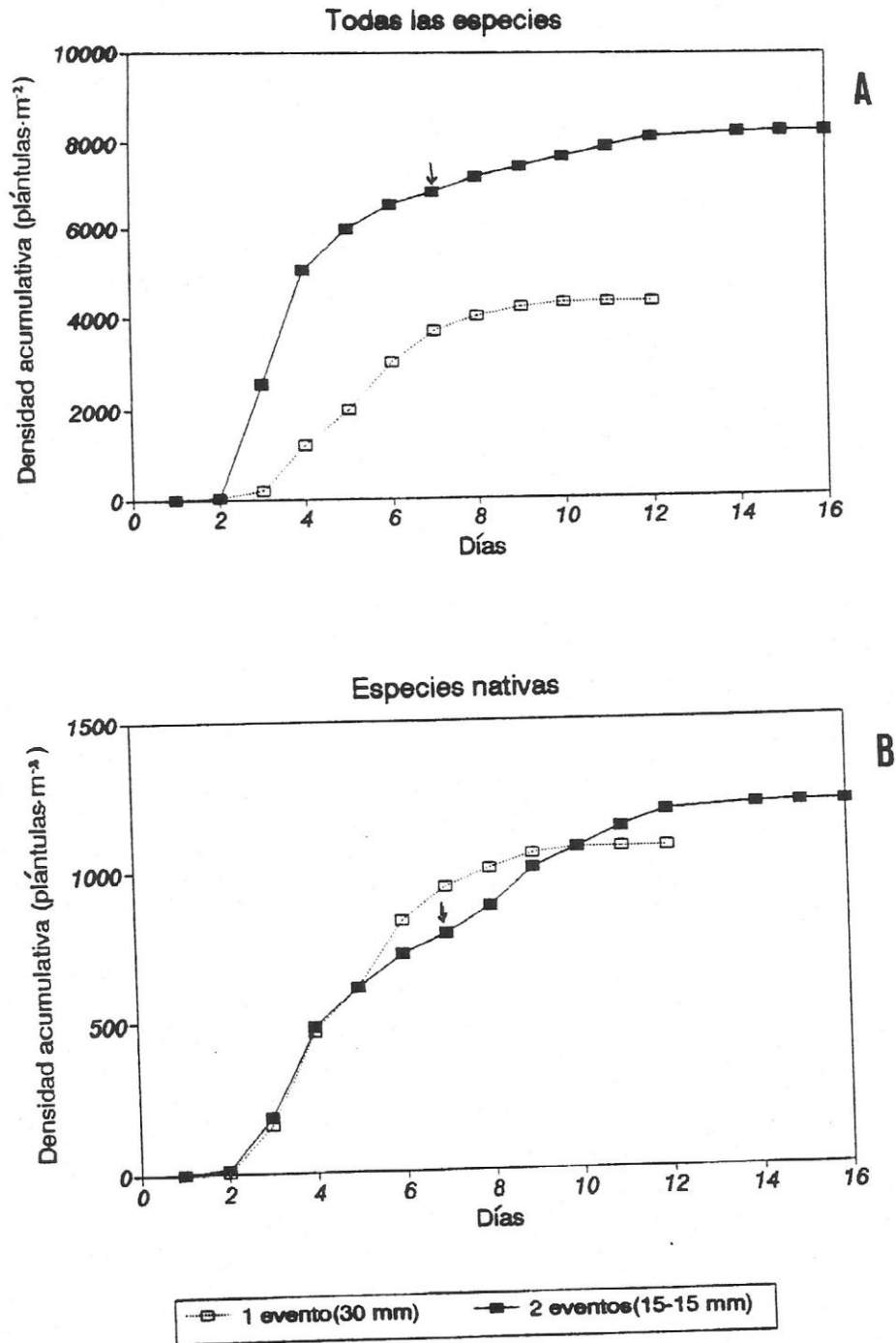




FIGURA 15. Densidad acumulativa de plántulas en respuesta a dos tratamientos de precipitación. A) Considerándose todas las especies y B) Sólo las especies nativas. La flecha indica el día de la aplicación del segundo riego de 15 mm.



registró al final de la primera semana del experimento (Tabla 4 A). En el tratamiento con un evento, el 85.5 % de las plántulas emergieron durante la primera semana, mientras que en el tratamiento con dos eventos el 82.5% de las plántulas emergieron la primera semana como resultado de la aplicación del primer pulso de 15 mm.

Para las especies nativas, la tasa de emergencia durante los primeros siete días fue similar en ambos tratamientos (Fig. 15 B), siendo de 134.3 plántulas/m<sup>2</sup>/día con un riego y de 112.4 plántulas/m<sup>2</sup>/día con dos riegos. La proporción del total plántulas nativas que emergieron en los primeros siete días fue menor en el tratamiento con dos eventos que en el tratamiento con un solo evento de precipitación (Tabla 4 B). Esto indica que durante la segunda semana hubo un aumento de la emergencia de plántulas nativas como resultado de la aplicación del segundo riego de 15 mm (Fig. 15 B).

#### 5.2.2. Patrones específicos

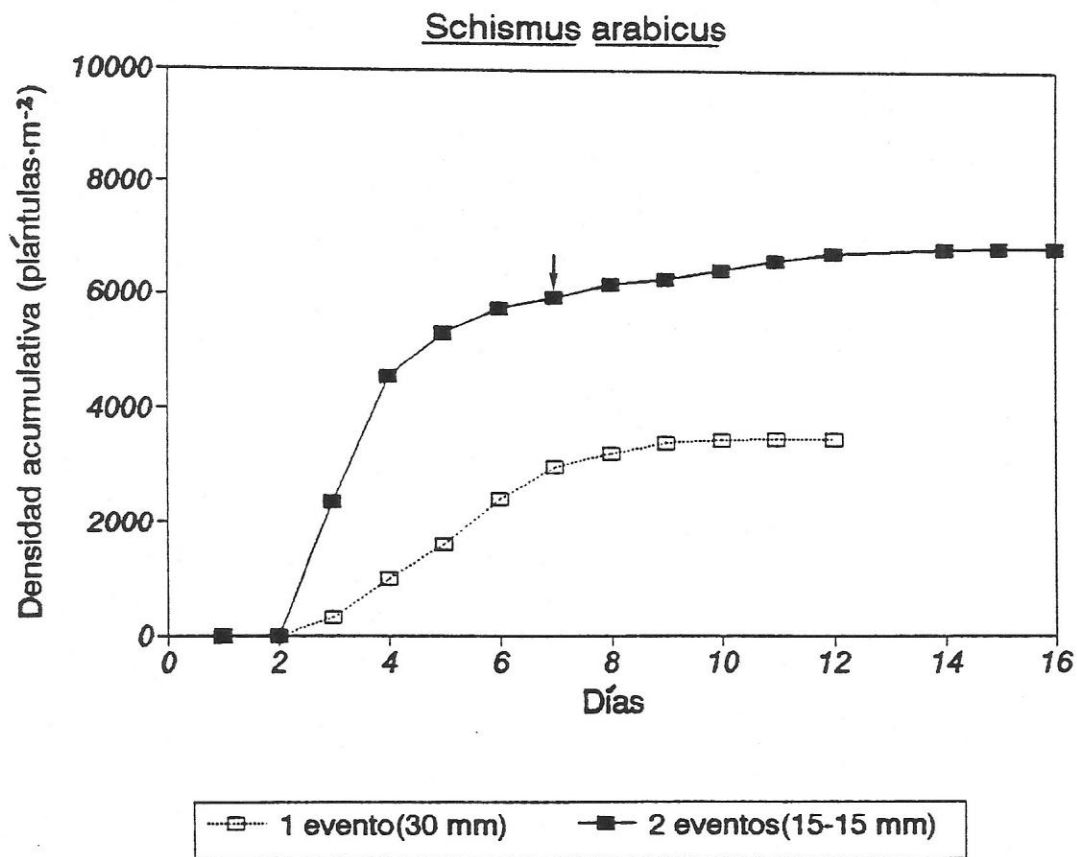
En el caso de la gramínea introducida Schismus arabicus no se apreció un aumento notorio en la emergencia como consecuencia de la aplicación del segundo riego (Fig. 16). El 86.8% de las plántulas presentes al final del experimento con dos riegos emergieron en respuesta al primer pulso de 15 mm (Tabla 4 C)

En algunas especies anuales nativas como Camissonia dentata y Calandrinia spp. se apreció una mayor densidad de plántulas al final del tratamiento con dos riegos que con un solo riego,

Tabla 4. Número de plántulas que emergieron al cabo de la primera semana (N1) y al final (N2) del experimento con uno y dos riegos, y porcentaje del total de plántulas emergidas ( $\{N1/N2\} \times 100$ ) en cada uno de los tratamientos al cumplirse 7 días del experimento.

	1 Riego			2 Riegos		
	N1 (7días)	N2 (17 días)	N1/N2 (%)	N1 (7días)	N2 (17días)	N1/N2 (%)
A. <i>Todas las especies</i>	814	952	85.5	1475	1787	82.5
B. <i>Especies nativas</i>	208	235	88.5	170	261	65.1
C. <i>Especies</i>						
<u>Schismus arabicus</u>	646	749	86.3	1284	1479	86.8
<u>Chenopodium album</u>	6	9	66.7	5	9	55.6
<u>Camissonia dentata</u>	48	56	85.7	52	73	71.2
<u>Calandrinia spp.</u>	43	43	100.0	51	67	76.1
<u>Cryptantha sp.</u>	15	16	93.8	11	22	50.0
<u>Plantago hispidula</u>	8	10	80.0	1	7	14.3
<u>Mesembryanthemum</u>						
<u>crystallinum</u>	4	7	57.1	1	11	8.3

FIGURA 16. Densidad acumulativa de plántulas en respuesta a los dos tratamientos de precipitación de la especie Schismus arabicus. La flecha indica el día de la aplicación del segundo riego de 15 mm.



aumentando el número total de plántulas en 28.8% y 23.9% respectivamente en respuesta al segundo riego (Fig. 17 y 18) . En especies como Mesembryanthemum cristallinum y Cryptantha sp. el segundo riego produjo aumentos importantes de la emergencia de las plántulas (91.3% y 85.7% respectivamente). Para estas especies el número total de plántulas fue mayor con dos eventos que con uno (Fig. 19 y 20). En el caso de la especie Chenopodium album el número de plántulas también aumentó considerablemente con la aplicación del segundo riego (44.4%), sin embargo el número de plántulas fue similar con ambos tratamientos (Fig. 21). Para Plantago hispidula hubo un fuerte incremento en el número de plántulas como consecuencia del segundo riego (85.7%), pero el número total de plántulas que emergieron al final del experimento fue mayor con un evento que con dos eventos de lluvia (Fig. 22).

### 5.3. Emergencia de plántulas en terreno.

El número promedio de plántulas que emergieron a apartir de 100 cm<sup>3</sup> fue mayor en condiciones de laboratorio que en condiciones de terreno en las cuatro localidades estudiadas (Tabla 5). Sin embargo, solo se registraron diferencias significativas entre los promedios de terreno y laboratorio para las localidades de Lagunillas y Rodillo (Prueba de Student; para Lagunillas,  $t=12.6$ , g.l.= 15,  $p<0.001$ , y para Rodillo,  $t= 2.8$ , g.l.= 15,  $p<0.05$ ). En Lagunillas las diferencias fueron significativas considerando en el análisis tanto el total de las especies como

FIGURA 17. Densidad acumulativa de plántulas en respuesta a los dos tratamientos de precipitación de la especie Camissonia dentata. La flecha indica el día de la aplicación del segundo riego de 15 mm.

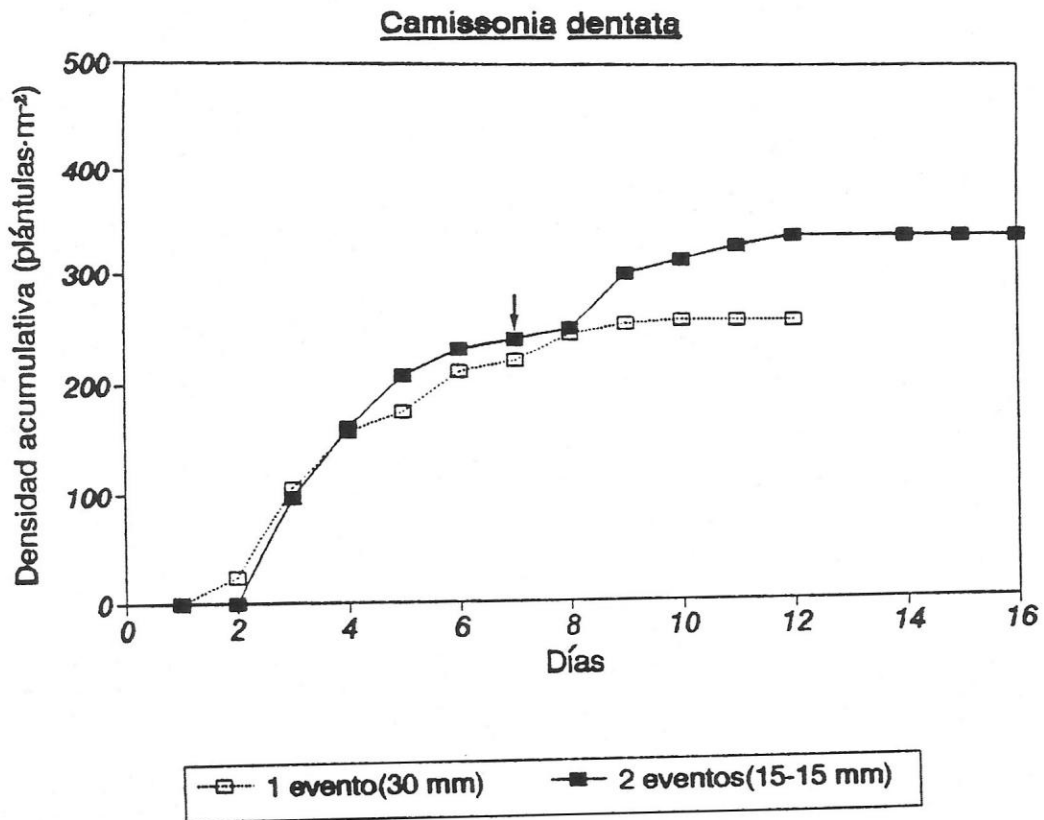


FIGURA 18. Densidad acumulativa de plántulas en respuesta a los dos tratamientos de precipitación de las especies de Calandrinia. La flecha indica el día de la aplicación del segundo riego de 15 mm.

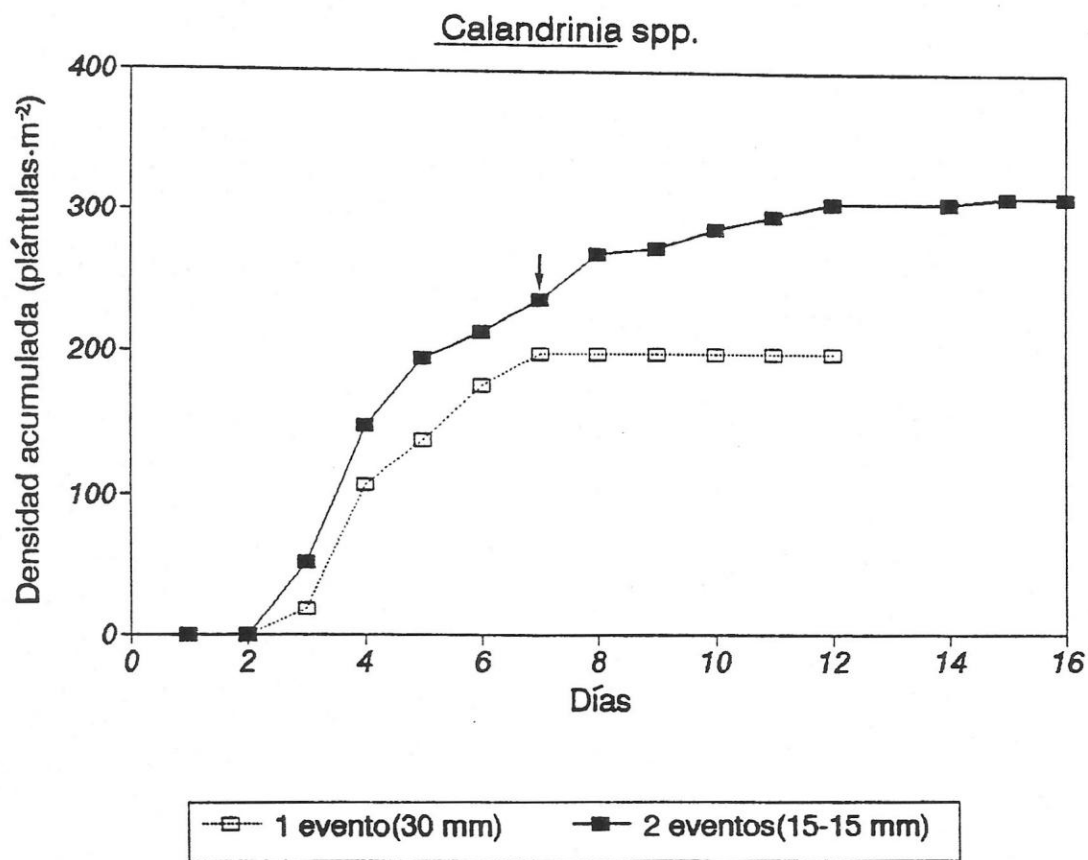


FIGURA 19. Densidad acumulativa de plántulas en respuesta a los dos tratamientos de precipitación de la especie Mesembryanthemum cristallinum. La flecha indica el día de la aplicación del segundo riego de 15 mm.

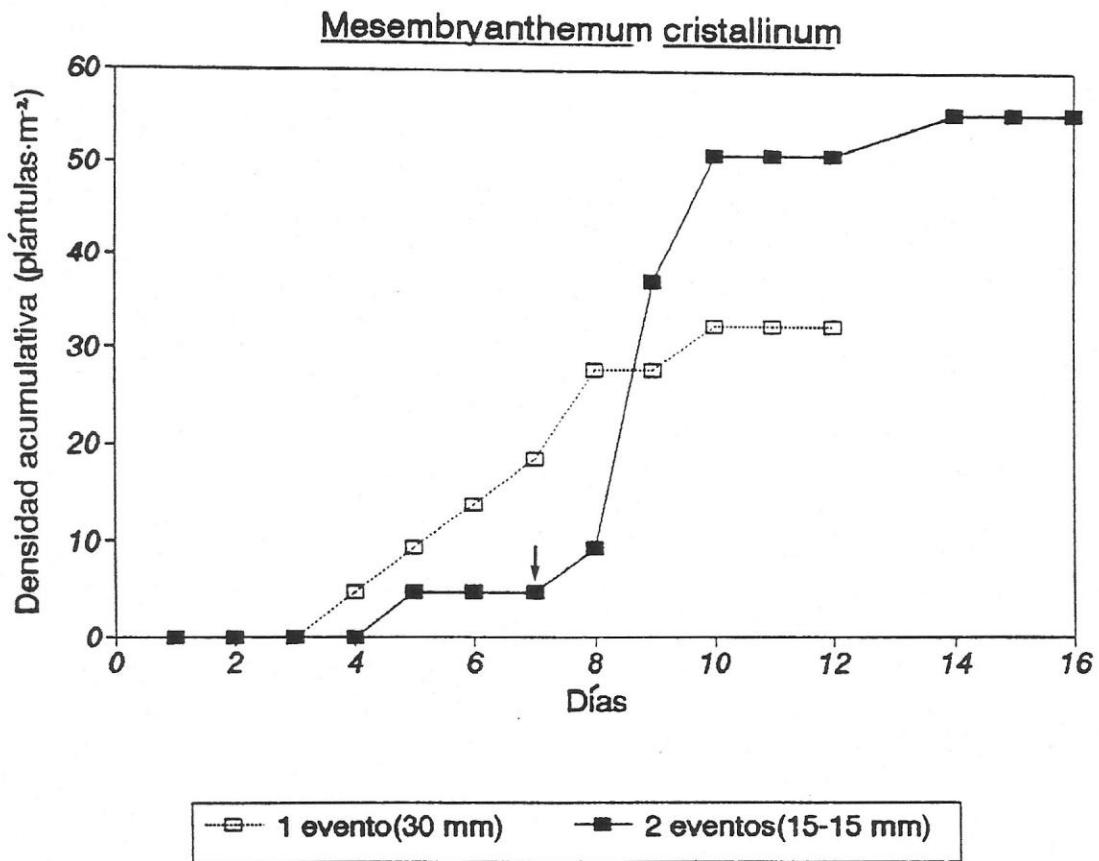




FIGURA 20. Densidad acumulativa de plántulas en respuesta a los dos tratamientos de precipitación de la especie Cryptantha sp. La flecha indica el día de la aplicación del segundo riego de 15 mm.

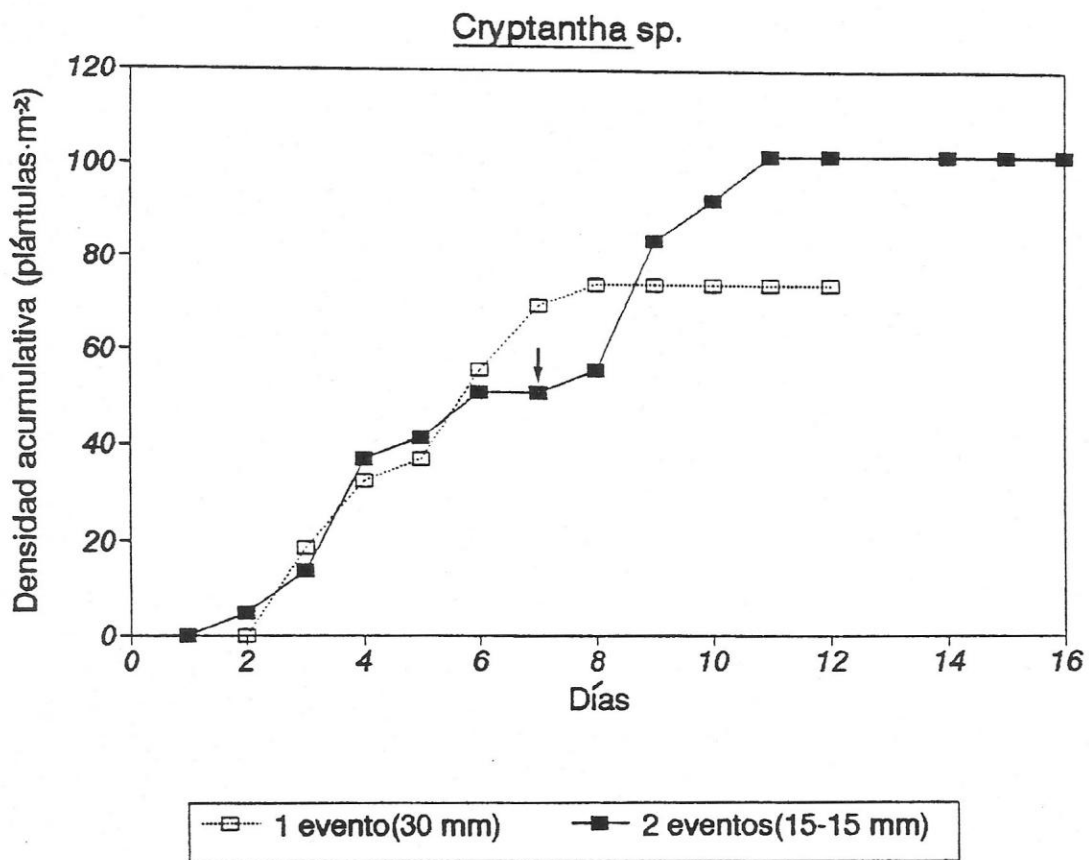


FIGURA 21. Densidad acumulativa de plántulas en respuesta a los dos tratamientos de precipitación de la especie Chenopodium album. La flecha indica el día de la aplicación del segundo riego de 15 mm.

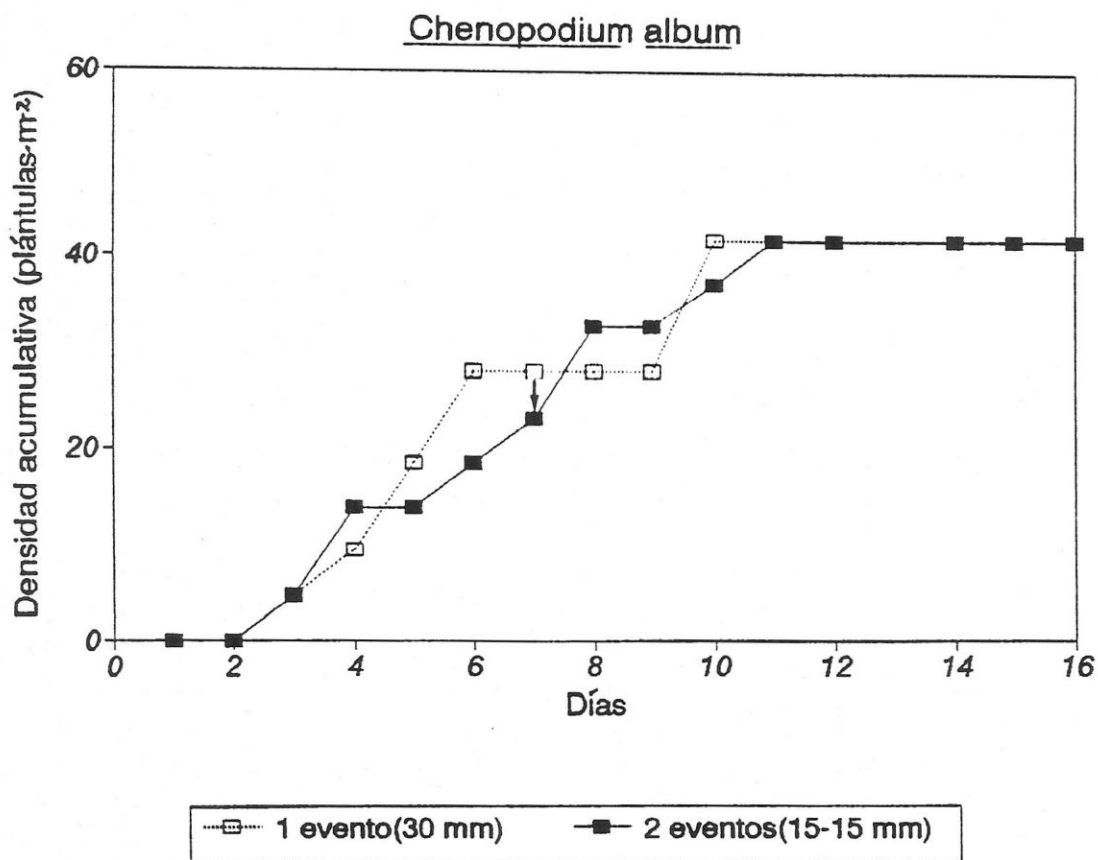


FIGURA 22. Densidad acumulativa de plántulas en respuesta a los dos tratamientos de precipitación de la especie Plantago hispidula. La flecha indica el día de la aplicación del segundo riego de 15 mm.

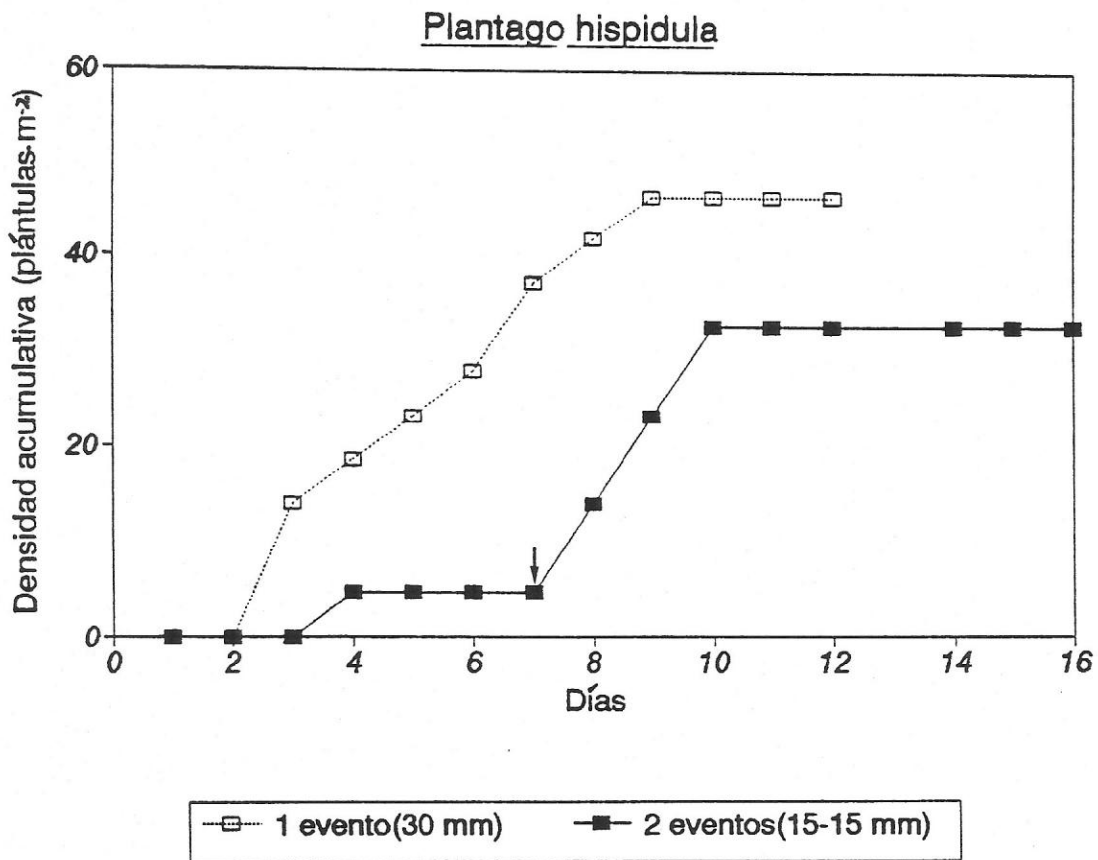


Tabla 5. Promedio ( $\bar{X}$ ) y desviación estandar (DS) del número de plántulas que emergen a partir de 100 cm<sup>3</sup> de suelo en condiciones de terreno y laboratorio

	Terreno (n=12)		Laboratorio (n=5)	
	$\bar{X}$	DS	$\bar{X}$	DS
Lagunillas				
total	10.3	3.3	156.8	41.8
nativas	4.4	3.7	29.2	5.6
Los Choros	4.1	3.4	5.8	2.5
Carrizal Bajo	5.3	8.4	7.6	5.6
Rodillo	5.9	4.2	11.8	3.3

solamente las especies nativas. Se registró alta similitud florística (62.5-82.1%) en la composición de especies de banco de semillas que emergieron en terreno y laboratorio (Tabla 6).

Tabla 6. Comparación de los números de especies y la composición florística en condiciones de laboratorio y terreno.

	Laboratorio	Terreno	% Similitud florística
Lagunillas	19	20	82.1
Los Choros	9	7	62.5
Carrizal Bajo	10	13	60.9
Rodillo	5	9	71.4

## 6. DISCUSION

### 6.1. Umbrales de respuesta

No obstante las diferencias marcadas en los promedios de precipitación anual a lo largo del gradiente latitudinal (Tabla 1), los resultados de este estudio indican que el umbral de emergencia mínimo de las distintas especies es similar en las cuatro localidades situadas a lo largo de 500 km en el desierto costero del Norte Chico. Esta afirmación se ve apoyada, en primer lugar, por el hecho de que el 71% de las especies anuales nativas que emergieron en condiciones de laboratorio presentaron umbrales que fluctuaron entre los 10-15 mm de precipitación; y en segundo lugar, porque el umbral de precipitación de las especies que son comunes a tres o más sitios de estudio fue el mismo o muy similar entre las distintas localidades.

En todos los sitios, con la excepción de Rodillo, 20 mm de precipitación aparece como la cantidad mínima de agua necesaria para obtener el máximo número de plántulas por pote. Esto indicaría que la germinación masiva de las especies que dan lugar a la "floración del desierto" ocurriría siempre que se sobrepase un umbral de 15 mm (o cantidad mínima de lluvia por una tormenta), y que es el mismo para la mayoría de las especies independientemente de su distribución en el desierto costero. En teoría este umbral mínimo estaría asociado a la cantidad de humedad mínima del suelo necesaria para la respuesta masiva de emergencia de las plántulas anuales. En este trabajo no se determinaron los requerimientos hídricos para la sobrevivencia,

crecimiento y reproducción de estas plantas, dependiendo éstas seguramente de que el pulso de lluvia sea mucho mayor a 15 mm, o bien que se produzca la caída de nuevas lluvias.

El umbral 15-20 mm de lluvia determinado en este estudio, y que produce emergencia masiva las especies del desierto costero chileno, es un valor cercano al umbral de 20-25 mm determinado para las anuales de otros desiertos del mundo a través de experimentos de laboratorio y terreno (Went 1949, Tevis 1958b, Beatley 1974, Grupta 1979, Gutiérrez & Whitford 1987).

En los experimentos de esta tesis se buscó simular fielmente las características climáticas del Norte Chico, sin embargo es posible que la tasa de infiltración del agua en los potes sea menor (por su tamaño, adherencia del agua a las paredes del pote y compactación del suelo) que la observada en condiciones naturales en el terreno. Así, el experimento podría subestimar la cantidad de lluvia necesaria para producir la germinación masiva de las plántulas en la naturaleza. Sin embargo, esto es poco probable debido a que el sistema experimental utilizado en el presente estudio fue muy similar al que utilizó Went (1949) para estudiar la respuesta germinativa de las plantas anuales del desierto de Mojave, siendo el umbral detectado por Went en condiciones de laboratorio igual al registrado en condiciones de terreno (Beatley 1974).

Por otra parte, el desierto costero del Norte Chico difiere de otras regiones áridas del mundo porque, aunque las lluvias son escasas, existe un alto porcentaje de humedad en el ambiente bajo



la forma de nubes, lloviznas y neblinas especialmente en los meses de invierno y primavera (Fuenzalida 1965, Trewartha 1981). La cobertura de nubes y lloviznas en conjunto con la baja fluctuación de la temperatura diurna contribuirían a disminuir los niveles de evapotranspiración potencial, en particular durante la época de establecimiento y desarrollo de las plántulas. Estimaciones realizadas por Merlet (1986) indican un promedio de evapotranspiración potencial diaria de 1.64 mm en La Serena durante los meses de invierno. Bajo estas condiciones una lluvia de 15-20 mm podría permitir a una planta completar su ciclo de vida dentro de un mes. Un nivel de evapotranspiración mayor implicaría un mayor umbral o cantidad mínima de humedad, para completar el ciclo de vida de las plantas. Debido a la homogeneidad climática (temperatura, humedad relativa, número de días nublados) que se aprecia en el desierto costero, a que se ha hecho referencia anteriormente en este trabajo, se podrían esperar valores similares de evapotranspiración potencial a lo largo del gradiente latitudinal. Bajo estas condiciones, una lluvia de 15-20 mm podría permitir a una planta completar su ciclo de vida dentro de un mes. Un nivel de evapotranspiración mayor implicaría un mayor umbral o cantidad mínima de humedad, para completar el ciclo de vida de las plantas. Por ejemplo, en el desierto de Mojave en California, donde en condiciones de laboratorio se ha determinado un umbral de 25 mm para la germinación masiva de las especies (Went 1949), el porcentaje de humedad ambiental es más bajo que en el desierto costero del

Norte Chico chileno. Así lo evidencian las observaciones meteorológicas de Twentynine Palms (650 msnm) donde, en 11 años de registros, el promedio anual de precipitación fué de 136 mm, el promedio mensual de humedad relativa fluctuó entre 10-35% y se registró un promedio de 42 días nublados al año (Went 1948). En este desierto la temperatura del aire en invierno puede llegar a  $-18^{\circ}$  C durante la noche, y entre  $10^{\circ}$ - $20^{\circ}$  C durante el día (Beatley 1974), mientras que en verano puede alcanzar  $56^{\circ}$  C durante el día (Went & Westergaard 1949). Esto indicaría que la evapotranspiración potencial en el desierto de Mojave es mucho mayor que en el desierto costero del Norte Chico chileno, por lo que se podría esperar un umbral de respuesta mayor.

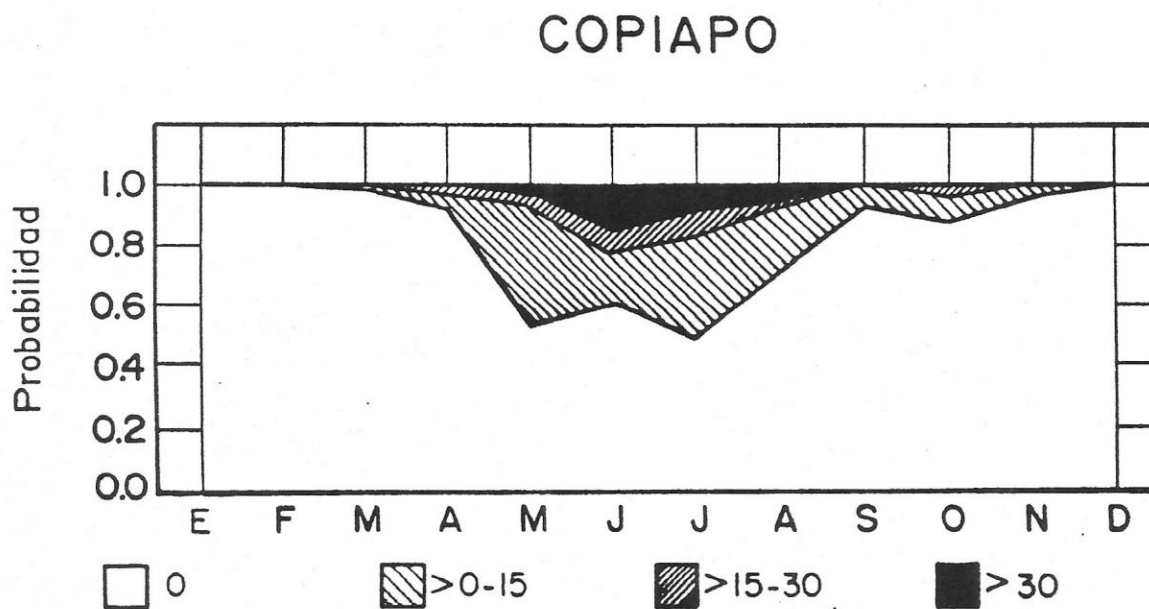
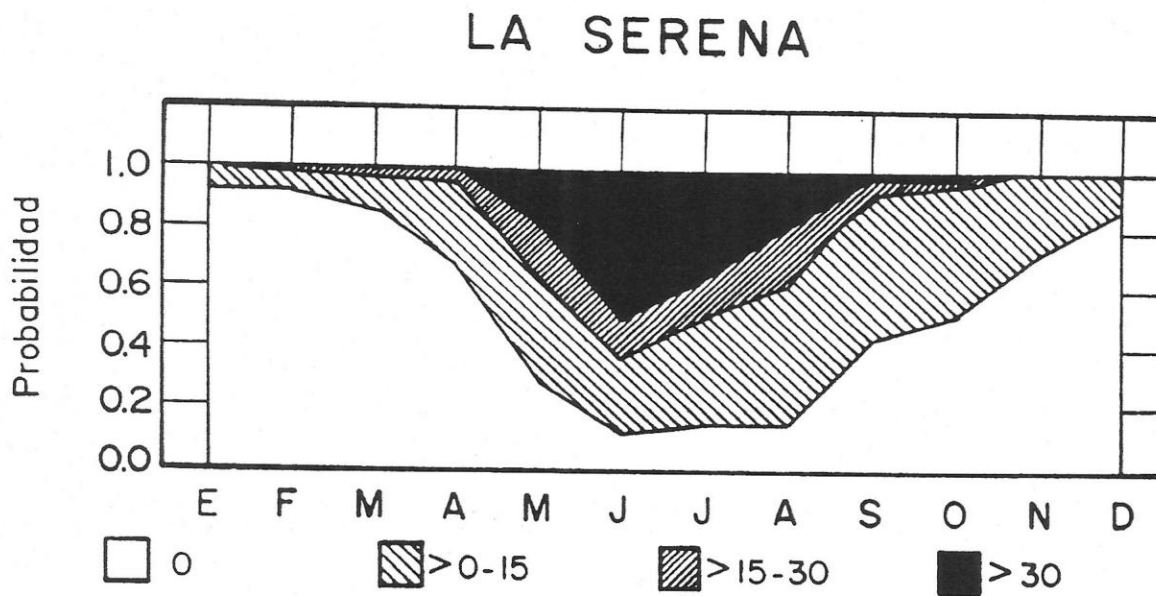
Un estudio de probabilidades de lluvia (Vidiella, datos no publicados), basado en 58 años de registros de precipitaciones en La Serena y Copiapó (Almeyda 1950), contribuye a entender el significado ecológico del umbral de 15-20 mm que se propone en este trabajo. Para estimar las probabilidades de lluvia mensual se definieron cuatro categorías de precipitación: 0, >0-15, >15-30 y >30. Las dos últimas categorías producirían la germinación masiva de acuerdo a los resultados de este trabajo. Para cada mes, la probabilidad de lluvia se calculó dividiendo el número de años en que dicho mes registró una precipitación dentro de un intervalo dado, por el total de años de registro (Walkowiak & Solana 1989). En La Serena se puede apreciar que entre los meses de mayo y agosto hay aproximadamente un 90% de probabilidades de lluvia y entre 40-50% de probabilidades de que una tormenta sea

equivalente o mayor a 15 mm, es decir una vez cada dos años (Fig. 23). En Copiapó, las probabilidades de lluvia decaen abruptamente a menos de un 50% entre los meses de mayo y agosto, y la probabilidad de que caigan lluvias mayores a 15 mm es solo de un 15-20%, es decir dos veces cada diez años (Fig. 23). Sin embargo, en ambas localidades, se puede apreciar que la probabilidad de que una lluvia sea superior a 30 mm es mayor que la probabilidad de que caigan lluvias entre 15-30 mm (Fig. 23). Este análisis sugiere que la respuesta del banco de semillas a una lluvia superior a los 15 mm durante los meses de invierno es una "apuesta segura", ya que existe una alta posibilidad de que una vez que han caído más de 15 mm se produzcan otras lluvias intensas en el mismo mes.

#### 6.2. Respuesta de las especies a diferentes cantidades de precipitación.

A pesar de las diferencias en la densidad de plántulas entre sitios, que reflejarían diferencias en la abundancia de las semillas en el banco de semillas de cada sitio, el patrón de emergencia en relación a la cantidad de lluvia simulada fue el mismo para tres localidades, Lagunillas, Los Choros y Carrizal Bajo (Fig 8). En estas localidades el máximo número de plántulas por pote se registró entre 15-20 mm de precipitación, sin que su número aumente con riegos mayores a 20 mm. El patrón de emergencia en Rodillo fue diferente, ya que el número de plántulas que emergieron aumentó proporcionalmente con la

FIGURA 23. Probabilidades de precipitaciones en La Serena y Copiapó, calculadas en base a 58 años de registros (Almeyda 1950).



intensidad de la lluvia simulada. Es decir, en las tres primeras localidades las plantas no emergieron hasta que se acumuló una cierta cantidad de agua (cercano a 15 mm), mientras que en Rodillo la emergencia de las plántulas aumentó con cantidades crecientes de precipitación. En los dos patrones de emergencia, el efecto estimulador de la cantidad de lluvia sobre la emergencia de las plántulas podría ser el reflejo de la ruptura de un tipo de latencia innata. El mecanismo más probable involucraría el lavado de compuestos inhibidores de la germinación presentes en las semillas (Bradbeer 1988). Muchas semillas poseen compuestos inhibidores en sus cubiertas o embriones los que deben ser removidos para dar paso a la ruptura de la latencia y al inicio del proceso de germinación. La efectividad del lavado depende tanto de la tasa de difusión de los inhibidores desde la semilla, como del volumen y la tasa de flujo del agua que la circunda (Bradbeer 1988). Estudios experimentales de germinación realizados con plantas anuales provenientes del desierto de Mojave en California sugieren la presencia de estos compuestos inhibidores en las semillas, puesto que la germinación depende tanto de la duración y como de la intensidad de las lluvias (Went 1955). Además, en estos experimentos se determinó que el agua debía venir por arriba, ya que no se registraba germinación alguna cuando los potes experimentales eran regados por debajo, sumergiendo el fondo del pote en un recipiente con agua. Para que hubiese germinación era necesario realizar un lavado con un flujo lento de agua que

percolara el suelo, que es lo que ocurre durante una tormenta en el desierto, alejando los compuestos inhibidores de la proximidad de las semillas.

Las diferencias entre el patrón de emergencia de las plántulas en Lagunillas, Los Choros y Carrizal Bajo y el patrón de emergencia en Rodillo podrían deberse a diferencias en la edad de las semillas que conforman el banco. En 1989, año anterior a la colecta de las muestras de suelo, hubo desarrollo abundante de la vegetación en Lagunillas, Los Choros y Carrizal Bajo (Armesto, Vidiella & Gutiérrez 1991). En consecuencia, se podría suponer que los bancos de semillas colectados en 1990 en estas localidades corresponderían en su mayoría a semillas producidas el año anterior, por lo que serían de edad reciente y homogénea. En cambio, las lluvias que ocurrieron en el invierno de 1989 en la costa del Norte Chico no alcanzaron hasta la localidad de Rodillo, por lo que el banco sería al menos de 2 años de antigüedad. Esto implicaría que, al momento de hacer la colecta de las muestras de suelo, el banco de semillas pudo haber estado compuesto por varios subconjuntos de propágulos de diferentes edades, cuyos inhibidores han estado expuestos a lavados previos con lluvias menores al umbral o que pudieran haber adquirido algún tipo de latencia secundaria. En este caso se esperaría una respuesta polimórfica de las semillas a las distintas cantidades de riego.

Otra explicación para la discrepancia en el patrón de emergencia entre las localidades del sur y extremo norte del

gradiente podría estar relacionada a diferencias en la textura y/o concentración de sales en el suelo de las distintas localidades. Para algunas especies, el porcentaje de germinación está relacionado con la textura del sustrato (White 1968, citado en Fenner 1985). Si bien el patrón de emergencia es distinto en Rodillo en relación a los otros sitios, la única localidad que difiere en la textura del suelo es Lagunillas (areno-franco), mientras que en Los Choros, Carrizal Bajo y Rodillo la textura es la misma (arenosa). Los estudios realizados por F. W. Went (1955) en el desierto de Mojave (California), han mostrado que un alto contenido de sales en el suelo puede tener un efecto inhibitor sobre la germinación de algunas especies. Estas sales debían ser lavadas por una lluvia fuerte para que las especies pudieran emerger. Se podría esperar que en todos los sitios hubiese acumulación de sales sobre el suelo por su cercanía al océano Pacífico. Así mismo se podría esperar que al momento de realizar la colecta de las muestras de suelo, la concentración de sales fuese mayor en Rodillo que en los demás sitios debido a que su suelo no recibió lluvias que lavaran las sales durante 1989. Para explorar esta posibilidad se determinó la conductividad eléctrica en soluciones preparadas con muestras de suelo de las cuatro localidades. No se encontraron diferencias significativas entre la conductividad eléctrica de Rodillo (213 uS/cm) y los demás sitios, donde invariablemente el promedio fue siempre menor a 300 uS/cm. Estas mediciones permiten clasificar a los suelos de estas localidades costeras como con baja concentración salina



(Kretzchmar 1984). Por lo tanto, parece razonable descartar la hipótesis de que las diferencias observadas en el patrón de emergencia de las plántulas en las distintas localidades se debió a diferencias en la textura o concentración de sales en el suelo.

#### 6.2. Efecto de una misma cantidad de agua en uno o dos pulsos.

El análisis de la respuesta de las especies nativas a dos riegos espaciados de 15 mm vs. un solo riego de 30 mm refuerza la distinción del umbral de 15 mm, debido a que en general, tanto la densidad de plántulas como el número de especies no difieren estadísticamente al final de cada tratamiento. Sin embargo, en el experimento con dos riegos se apreció en algunas especies anuales nativas un aumento del número de plántulas como producto de la aplicación del segundo riego, alcanzando un total de emergencia mayor que con un riego de 30 mm (Fig. 15 B). En el caso de las especies cuya germinación aumentó con el segundo riego, este resultado es otra evidencia de la presencia de un mecanismo de latencia innata relacionado con el lavado de inhibidores, puesto que existe una fracción de semillas que no germina con el primer riego, pero lo hace cuando se le aplica un segundo riego de 15 mm.

La respuesta de la especie anual Schismus arabicus a los dos tratamientos es opuesta, es decir emerge en mayor proporción con el primer riego de 15 mm que con un riego de 30 mm y no aumenta su germinación con el segundo riego de 15 mm. Esta respuesta podría tener dos explicaciones. Por un lado, un riego de 30 mm



podría saturar la muestra de suelo con agua impidiendo la adecuada aireación para que las semillas germinen. Una segunda explicación se relaciona con el lavado de inhibidores de las especies nativas, los que al infiltrarse en el suelo provocarían la disminución en la germinación de Schismus. Se ha encontrado que una cantidad excesiva de agua en el suelo puede reducir la permeabilidad en la cubierta de semillas de algunas especies al oxígeno, inhibiendo su germinación (Gulliver & Heydecker 1973, citado en Bradbeer 1988). Sin embargo, este posible efecto inhibitorio no se observó en ninguna de las demás especies al ser regadas con 30 mm. Por otra parte, hay evidencias de que cuando las semillas se encuentran en altas densidades se producen interacciones químicas entre ellas que pueden afectar su germinación (Fenner 1985). Se piensa que esto se debería a la presencia de compuestos solubles en agua, los cuales al ser lavados de las semillas pueden inhibir o promover la germinación de otras semillas cercanas (Linhart 1976). En condiciones experimentales se encontró que los efectos estimulantes de la germinación eran más comunes entre especies de vegetación cerrada, mientras que la inhibición era más frecuente entre especies que crecen en áreas abiertas (Linhart 1976). La especie Schismus arabicus tiene su origen en Asia y Egipto, y se le encuentra preferentemente asociada a áreas abiertas en regiones áridas (Tutin 1980). En Chile, su distribución está restringida a la IV Región, entre 29° 44' y 31° 47' S y 5-1100 msnm (consulta al Herbario de la Universidad de Concepción). La introducción en

Chile de esta gramínea probablemente este relacionada a prácticas de agricultura o ganadería. Su limitada distribución dentro del país podría deberse a que la IV Región representa el límite norte del área cultivable a lo largo del país. Más al sur el promedio de precipitación aumenta, siendo probable que la competencia con otras especies herbáceas de la zona mediterránea fuese mayor y deletérea para Schismus. Mediciones de la biomasa de Schismus arabicus realizadas en la localidad de Lagunillas en años con diferentes cantidades de precipitación coinciden con los resultados obtenidos en este estudio (Gutiérrez 1992). En Lagunillas, la precipitación caída durante 1990 fue baja (19.6 mm) y si bien se observó un escaso desarrollo de la vegetación herbácea en general (Armesto, Vidiella & Gutiérrez 1991), la biomasa acumulada por Schismus fue mayor que la registrada en 1991, año en que las lluvias excedieron los 200 mm y hubo gran desarrollo de la vegetación herbácea y arbustiva.

## 7. CONCLUSIONES

En este estudio se presentan evidencias experimentales sobre la existencia de un umbral de respuesta (cantidad mínima de precipitación necesaria para la emergencia de plántulas) de las especies que participan en la floración del desierto, que para las especies anuales nativas es entre 10-20 mm. La emergencia masiva de plántulas se produce con precipitaciones iguales o mayores a 15 mm. Esta respuesta masiva se repitió en todas las localidades comparadas independientemente de la composición florística, con la excepción de Rodillo, lo que indicaría estrategias germinativas similares en respuesta a la alta variabilidad de las precipitaciones. Se presentan evidencias de latencia innata en el banco de semillas, siendo la emergencia probablemente regulada a través del lavado de inhibidores por acción de la lluvia.

En base al umbral de precipitación, a las lluvias simuladas que resultan en una emergencia masiva de plántulas y al análisis de probabilidades de lluvia mensual, basado en 58 años de registros en el desierto costero, se puede predecir que el "desierto florido" ocurriría cada dos años en el área de La Serena y con menor frecuencia, una vez cada cinco años en las localidades ubicadas en el extremo norte del gradiente latitudinal. La menor frecuencia de floración en el extremo norte se reflejaría en un banco de semillas posiblemente más heterogéneo en cuanto a la edad de los propágulos.

## BIBLIOGRAFIA

- Almeyda, E. (1950). Pluviometría de las zonas del desierto y las estepas cálidas de Chile. Editorial Universitaria, S. A., Santiago, Chile. 168 pp.
- Armesto, J. J., Vidiella, P. E. & Gutiérrez, J. R. (1991). Plant communities of the fog-free Chilean coastal desert: plant "strategies" in a fluctuating environment. (Manuscrito).
- Arroyo, M. T. K., Marticorena, C. & Muñoz, M. (1990). A checklist of the native annual flora of continental Chile. *Gayana* 47: 119-135.
- Beatley, J. C. (1967). Survival of winter annuals in the Northern Mojave Desert. *Ecology*, 48: 745-750.
- Beatley, J. C. (1969) Biomass of desert winter annual plant populations in Southern Nevada. *Oikos* 20: 261-273.
- Beatley, J. C. (1974). Phenological events and their environmental triggers in the Mojave desert ecosystems. *Ecology*, 55: 856-863.
- Bradeer, J. W. (1988). Seed dormancy and germination. Chapman and Hall, New York.
- Breckle, S. W. (1986). Temperate deserts and semi-deserts of Afghanistan and Iran. In: West, N. E. (ed.) *Ecosystems of the World 5. Temperate deserts and semi-deserts*. Elsevier, Amsterdam. 271-319.
- Cohen, D. (1966). Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *J. of Theor. Biol.* 12: 119-129.
- di Castri, F. & Hajek, E. (1976). *Bioclimatología de Chile*. Edit. Univ. Católica de Chile. Santiago. 129 pp.
- Fenner, M. (1985). *Seed Ecology*. Chapman and hall. London.
- Freas, K. E. & Kemp, P. R. (1983). Some relationship between environmental reliability and seed dormancy in desert annual plants. *J. Ecol.* 71: 211-217.
- Fuenzalida, H. (1965). *Orografía en Geografía Económica de Chile*. CORFO, Texto refundido. Edit. Univ. 885 pp.
- Grupta, R. K. (1979). Integration. In: *Arid-Land Ecosystems: Structure, Functioning and Management*. Volume 1. Goodall, D. W. & Perry, R. A. (Eds.) Cambridge University Press, Cambridge. pp 661-675.

- Gutiérrez, J. R. (1992). Effects of low water supplementation and nutrient addition on the aboveground biomass production of annual plants in Chilean coastal desert site. *Oecologia* (en prensa).
- Gutiérrez, J. R. & Whitford, W. G. (1987). Responses of Chihuahuan desert herbaceous annuals to rainfall augmentation. *Journal of Arid Environments* 12: 127-139.
- Gutterman, Y. (1982). Survival mechanisms of desert winter annual plants in the Negev highlands of Israel. In: *Scientific Reviews on Arid Zone Research*. Vol. 1. Mann, H. S. (Ed.) Scientific Publishers, Jodhpur, India. pp 249-283.
- Heathcote, R. L. & Twidale, C. R. (1971). *The Arid Lands: An Introduction*. Longman, Croydon, Vic. 72 pp.
- Jaeger, E. C. (1957). *The North American Deserts*. Stanford, Stanford University Press. vii+ 308.
- Juhren, M., Went, F. W. & Phillips, E. (1956). Ecology of desert plants. IV. Combined field and laboratory work on germination of annuals in the Joshua Tree National Monument, California. *Ecology*, 37: 318-330.
- Kemp, P. R. (1989). Seed banks and vegetation processes in deserts. In: Leck, M. A., Parker, V. T. & Simpson, R. L. (eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*, Academic Press, California. pp 257-281.
- Kretschmar, R. (1984). *Kulturrechnisch-Bodenkundliches Praktikum*. Universität Kiel.
- Le Houreou, H. N. (1986). The desert and arid zones of Northern Africa. In: Evenari, M., Noy-Meir, I. & Goodall, D. W. (eds.) *Ecosystems of the World 12B. Hot Deserts and Arid Shrublands*, B. Elsevier, Amsterdam.
- Linhart, Y. B. (1976). Density-dependent seed germination strategies in colonizing versus non-colonizing plant species. *J. of Ecol.* 64: 375-380.
- Merlet, H. A. (1986). *Evapotranspiración potencial y necesidades netas de agua de riego en Chile*. Tesis Ing. Agr. Universidad de Chile. 82pp.
- Mott, J. J. (1972). Germination studies on some annual species from an arid region of Western Australia. *J. Ecol.* 60: 293-304.

- Mulroy, T. W. & Rundel, P. W. (1977). Annual plants: adaptations to desert environments. *Bioscience* 27: 109-114.
- Muñoz, M. (1985). Flores del Norte Chico. Dirección de Bibliotecas, Archivos y Museos. Ilustre Municipalidad de La Serena, La Serena. 95 pp.
- Muñoz, P.C., (1965). El desierto florido. Serie Educativa No. 3. Hist. Nat. Santiago. 31 pp.
- Noy-Meir, I. (1973). Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 195-214.
- Rauh, W. (1985). The Peruvian-Chilean deserts. In: Evenari, M. Noy-Meir, I. & Goodall, D. W. (Eds.) *Ecosystems of the World 12A. Hot Deserts and Arid Shrublands*. Elsevier, Amsterdam. 239-267.
- Shreve, F. (1951). *Vegetation of the Sonoran Desert*. Carnegie Instit. Wash. Publ. 591. xii+ 192.
- Shmida, A. (1985) Biogeography of the desert flora. In: Evenari, M. Noy-Meir, I. & Goodall, D. W. (Eds.) *Ecosystems of the World 12 A. Hot deserts and arid shrublands*. Elsevier, Amsterdam.
- Solbrig, O. T. (1976). The origin and floristic affinities of the South American temperate desert and semidesert regions. In: Goodwall, D. W. (ed.) *Evolution of Desert Biota*. U. Texas Press, Austin, U.S.A.
- Solbrig, T. & Orians, G. H. (1977). The adaptative characteristics of desert plants. *American Scientist*, 65: 412-421.
- Tevis, L. Jr (1958a). Germination and growth of ephemerals induced by sprinkling a sandy desert. *Ecology*, 39: 681-688.
- Tevis, L. Jr (1958b). A population of desert ephemerals germinated by less than one inch of rain. *Ecology*, 39: 688-695.
- Trewartha, G. T. (1981). *The Earth's Problem Climates*. The University of Wisconsin Press, Wisconsin. Chapter 2: Pacific South America: the Dry Climates of Northern Chile and Peru.
- Vidiella, P. E. & Armesto, J. J. (1989). Emergence of ephemeral plant species from the north-central Chilean desert in response to experimental irrigation. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 99-107.

- Walkowiak, A. M. & Solana, E. (1989). Distribución estacional de lluvias en Baja California, Mexico. Análisis de probabilidades. *Atmósfera* 2: 209-218.
- Walter, H. (1986). The Namib Desert. In: Evenari, M., Noy-Meir, I. & Goodall, D. W. (eds.) *Ecosystems of the World 12B. Hot Deserts and Arid Shrublands*, B. Elsevier, Amsterdam. 245-282.
- Went, F. W. (1948). Ecology of desert plants. I. Observations on germination in the Joshua Tree National Monument, California. *Ecology*. 29: 242-253.
- Went, F. W. (1949). Ecology of desert plants. II. The effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology*, 30: 1-13.
- Went, F. W. (1955) The ecology of desert plants. *Sci. American* 192: 68-75.
- Went, F. W. & Wastergaard, M. (1949). Ecology of desert plants. III. Development of plants in the Death Valley National Monument, California. *Ecology*, 30: 26-38.
- Whittaker, R. H. (1975). *Communities and Ecosystems*. Macmillan Publishing Co., Inc. New York.



Apéndice 1. Número de plántulas (N) y porcentaje relativo (%) al total de plántulas de las especies que emergieron en todos los tratamientos en el experimento A. (\*) especie introducida.

Especie	Lagunillas		Los Choros		Carrizal Bajo		Rodillo	
	N	%	N	%	N	%	N	%
<i>Anuales</i>								
<i>Adesmia tenella</i> H. et A.	7	0.21						
<i>Bromus</i> sp.			1	0.74	2	1.32		
<i>Calandrinia demissa</i> Phil.	97	2.87						
<i>Calandrinia</i> sp.1			1	0.74				
<i>Calandrinia</i> sp.2					4	2.63		
<i>Calandrinia</i> sp.3							7	6.03
<i>Camissonia dentata</i> (Cav.) Reiche Nels. et Macbr.	94	2.78						
* <i>Chenopodium album</i> L.	14	0.41	38	28.15	2	1.32		
<i>Crassula closiana</i> (Gay) Reiche	134	3.97						
<i>Cryptantha</i> sp.1	23	0.68						
<i>Cryptantha</i> sp.2					1	0.66		
<i>Cryptantha</i> sp.3							4	3.45
* <i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Herit. ex Aiton	1	0.03						
* <i>Erodium malacoides</i> (L.) L'Herit. ex Aiton	1	0.03						
<i>Helenium aromaticum</i> (Hook.) Bailey	3	0.09			109	71.71	11	9.48
<i>Homalocarpus bowlesioides</i> H. et A.			1	0.74				
* <i>Mesembryanthemum cristallinum</i> L.	25	0.74	1	0.74				
<i>Nolana paradoxa</i> Lindl.	12	0.36	28	20.74				
<i>Oenothera</i> sp.	9	0.27	62	45.93	10	6.57	5	4.31
<i>Oxalis micrantha</i> Bert. ex Savi	12	0.36						
<i>Oxalis</i> sp.					1	0.66		
<i>Plantago hispidula</i> R. et P.	14	0.41						
* <i>Schismus arabicus</i> Nees	2894	85.65						
<i>Schizopetalon gayanum</i> Barn.					1	0.66		
* <i>Silene gallica</i> L.	13	0.38						
<i>Geófitas</i>								
<i>Leucocoryne coquimbensis</i> F. Phil.	1	0.03						
<i>Arbustos</i>								
<i>Cristaria glaucophylla</i> Cav.	4	0.12	2	1.48	4	2.63		
<i>Encelia canescens</i> Lam.					9	5.92		
<i>Haplopappus cerberoanus</i> (Remy) Reiche	7	0.21						
<i>Perityle emoryi</i> Torr.							49	42.24
<i>Parásita</i>								
<i>Cuscuta chilensis</i> Ker-Gawl.			1	0.74				
<i>No identificadas</i>	14	0.41			9	5.92	40	34.48
<i>Total</i>	3379	100.00	135	100.00	152	100.00	116	100.00



Apéndice 2. Número de plántulas (N) y porcentaje relativo (%) al total de plántulas de las especies que emigraron en el muestreo de terreno. (\*) especie introducida.

Especie	Lagunillas		Los Choros		Carrizal Bajo		Rodillo	
	N	%	N	%	N	%	N	%
<i>Anuales</i>								
<i>Adesmia tenella</i> H. et A.	28	1.84			10	1.34		
<i>Calandrinia coquimbensis</i> Barn.	3	0.20						
<i>Calandrinia demissa</i> Phil.	72	4.73						
<i>Calandrinia</i> sp.2					14	1.88		
<i>Calandrinia</i> sp.3							3	0.27
<i>Calandrinia</i> sp.4.							17	1.52
<i>Camissonia dentata</i> (Cav.) Reiche Nels. et Macbr.	35	2.30						
<i>Chaetanthera</i> sp.					19	2.55		
* <i>Chenopodium album</i> L.	1	0.07	57	9.79	1	0.13		
<i>Crassula closiana</i> (Gay) Reiche	2	0.13						
<i>Cryptantha glomerata</i> Lehm.	33	2.17						
<i>Cryptantha</i> sp.3							521	46.73
* <i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Herit. ex Aiton	2	0.13						
* <i>Erodium malacoides</i> (L.) L'Herit. ex Aiton	11	0.72						
<i>Helenium aromaticum</i> (Hook.) Bailey			3	0.52	516	69.35	12	1.08
<i>Homalocarpus bowlesoides</i> H. et A.			200	34.36				
<i>Leucheria</i> sp.					2	0.27		
* <i>Medicago polymorpha</i> L.	2	0.13						
* <i>Mesembryanthemum cristallinum</i> L.	109	7.16						
<i>Nicotiana corymbosa</i> Remy aff.	7	0.46						
<i>Nolana paradoxa</i> Lindl.	11	0.72	61	10.48	3	0.40		
<i>Oenothera</i> sp.	25	1.64	232	39.87	79	10.63	19	1.70
<i>Oxalis micrantha</i> Bert. ex Savi	29	1.91						
<i>Philippiumra celosioides</i> (Phil.) O.K.							271	24.30
<i>Plantago hispidula</i> R. et P.	347	22.80						
<i>Quinchamalium excrescens</i> Phil.aff.					2	0.27		
* <i>Schismus arabicus</i> Nees	770	50.59						
<i>Schizopetalon gayanum</i> Barn.					2	0.27		
<i>Geófitas</i>								
<i>Leucoooryne coquimbensis</i> F. Phil.	2	0.13						
<i>Zephyra elegans</i> D. Don					1	0.13		
<i>Camassia biflora</i> (R. et P.) Coc.							1	0.09
<i>Arbustos</i>								
<i>Cristaria glaucophylla</i> Cav.	1	0.07	24	4.12	88	11.84		
<i>Cristaria</i> sp.							5	0.45
<i>Encelia canescens</i> Lam.			2	0.34	6	0.81		
<i>Haplopappus cerberoanus</i> (Remy) Reiche	5	0.33						
<i>Perityle emoryi</i> Torr.							263	23.59
<i>No identificadas</i>	27	1.77	3	0.52	1	0.13	3	0.27
<b>Total</b>	<b>1522</b>	<b>100.00</b>	<b>582</b>	<b>100.00</b>	<b>744</b>	<b>100.00</b>	<b>1115</b>	<b>100.00</b>