

Biodiversidad de artrópodos y vertebrados terrestres del Norte Grande de Chile

Biodiversity of arthropods and terrestrial vertebrates of the Chile's Norte Grande

JAIME R. RAU¹, CARLOS ZULETA², ALBERTO GANTZ¹, FRANCISCO SAIZ³,
ARTURO CORTES², LESLIE YATES⁴, ANGEL E. SPOTORNO⁵ y ENRIQUE COUVE⁶

¹Laboratorio de Ecología, Dpto. de Ciencias Básicas, Universidad de Los Lagos, Casilla 933, Osorno, Chile

²Dpto. de Biología, Universidad de La Serena, La Serena, Chile

³Dpto. de Ecología, Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile

⁴Dpto. de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile

⁵Laboratorio de Citogenética Evolutiva, Instituto de Ciencias Biomédicas, Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Santiago, Chile

⁶Unión de Ornitólogos de Chile, Valdivia, Chile

RESUMEN

Para evaluar la diversidad de artrópodos y vertebrados terrestres de ambientes áridos de la II Región, se prospectaron 23 localidades desde inicios del invierno de 1996-finales del otoño de 1998, situadas entre los 21-25° LS del norte grande de Chile y formando parte de un gradiente altitudinal que varió entre el nivel del mar y los 4 100 m. Estas localidades representaron las zonas bioclimáticas de desierto litoral, desierto interior, tropical marginal y tropical de altura. En ellas se cuantificó la diversidad taxonómica o filética, de plantas vasculares y sus artrópodos, así como las diversidades alfa, beta y gamma de reptiles, aves terrestres y micromamíferos. Se encontraron 97 especies de plantas vasculares y 464 morfoespecies de artrópodos asociados. La diversidad de artrópodos y la presencia de agallas (cecidias) se asoció a características funcionales de las plantas, tales como el contenido de agua y nitrógeno. La incidencia de fitofagia aumentó con la altitud. Entre los vertebrados se registraron nueve especies de reptiles, 80 especies de aves terrestres y 15 especies de micromamíferos. La mayoría de los reptiles se presentaron en localidades altas y bajas, a menudo únicas. Los reptiles presentaron bajas diversidades alfa y gamma, pero altas diversidades beta. La abundancia, riqueza y diversidad de aves no se correlacionaron con la altura en las nueve localidades analizadas. Sin embargo, algunas localidades bajas presentaron altas diversidades alfa en relación a la diversidad gamma. Esta última fue elevada, en relación con el valor máximo encontrado en la naturaleza. Las diversidades β fueron intermedias a altas, ya que muchas especies fueron exclusivas de una única localidad y presentaron baja similitud entre sí. Algunas localidades presentaron alta riqueza de aves rapaces. Los micromamíferos tuvieron diversidades alfa reducidas en zonas bajas y altas, diversidades gamma intermedias y las diversidades beta más elevadas encontradas en este trabajo. La ocurrencia de un evento ENOS, en el invierno de 1997, permitió estudiar la rápida respuesta de una especie de ave granívora *Phrygilus fruticeti*. En contraste, los micromamíferos presentaron una respuesta desfasada, la cual fue significativa para el roedor sigmodontino *Abrothrix andinus*.

Palabras clave: diversidad α , diversidad β , diversidad γ , desiertos, ENOS.

ABSTRACT

To assess the terrestrial arthropod and vertebrates diversity of arid II Region of Chile from early Winter 1996 to late Fall 1998, the animal biodiversity of 23 sites located within 21 and 25° S of Chile's Big North, and ranging in elevation from sea level to above 4 000 m, was surveyed. Sites covered coastal desert, continental desert, pre-Andean tropical and Andean tropical di Castri's bioclimatic zones. At these sites the taxonomic or phyletic diversity for vascular plants and its associated arthropods, as well as alpha, beta and gamma diversities for reptiles, terrestrial birds and small mammals were calculated. Over all sites, we found 97 plant species and 464 morphospecies of associated arthropods. Arthropod diversity and the presence of galls were related to functional plant characteristics such as water and nitrogen content. Phytophagous gall-making insects increased with altitude. Among vertebrates, we found nine reptile, 80 bird and 15 small mammal species. Most reptile species were present either at low or high elevation. These were often unique sites. Reptiles showed low alpha and gamma, and high beta diversities. Bird species richness, diversity, and abundance were not associated with an elevational gradient made up of nine sites. However, for birds, compared to gamma diversity, some low-elevation sites had high alpha diversities. Bird gamma diversity was higher than maximum values reported elsewhere. Bird beta diversities were intermediate or high, owing to several species found only at one site, which was supported by low similarities among sites. Some sites had high raptor species richness. The small mammals had low alpha and intermediate gamma diversities

values, but had the highest beta diversity found in this study. Small mammals alpha diversities were similar at low and high-altitude sites. The occurrence of an ENSO event starting during the Winter of 1997, allowed us to assess a quick response of the granivore species bird, *Phrygilus fruticeti*. In contrast, small mammals responded with a time delay, which was significant for the sigmodontine rodent *Abrothrix andinus*.

Key words: alpha, beta and gamma diversities, Chile, deserts, ENSO.

INTRODUCCION

La diversidad biológica, o biodiversidad, comprende cuatro niveles de organización: genético, poblacional-específico, comunitario-ecosistémico y paisajístico, e incluye tanto componentes composicionales, estructurales como funcionales (Noss 1990). Las propiedades principales de la biodiversidad de organismos presentes en un área geográfica determinada son la variedad genética y la unicidad filogenética, siendo esta última más importante en Chile que la primera (Simonetti et al. 1992). Probablemente, debido a que la biodiversidad involucra tanto los niveles de organización suborgánismos, multiindividuales como multiespecíficos, y que deba describírsela tanto estructural como funcionalmente (i.e., conjuntamente con su inventario y monitoreo debe considerarse, además, la conservación de los procesos ecosistémicos, Thompson 1996), es que el concepto biodiversidad ha sido considerado tanto ciencia como mito a la vez (véase análisis crítico en Ghilarov 1996). En la práctica, existen a lo menos siete campos de acción y varios parámetros (solos o en conjunto) para caracterizarla, que han generado numerosas definiciones e interpretaciones de qué es la biodiversidad (ver DeLong 1996).

Considerando los tipos climáticos existentes, las asociaciones vegetacionales presentes y la división administrativa del país, en Chile continental pueden reconocerse cuatro grandes regiones: extremo norte, centro, sur y extremo sur (o austral). El norte de Chile se extiende desde Arica a Copiapó y corresponde principalmente a desiertos cálidos, incluyendo oasis y la puna (Jaksic & Jiménez 1986). Esta última se encuentra sobre los 3 500 m (Vuilleumier

1997). Latitudinalmente, el norte grande del país se encuentra entre los paralelos 18-27° LS (Fuentes & Muñoz 1993). De esta manera, el norte grande de Chile comprende a las regiones administrativas I (ca. 58 700 km²), II (ca. 126 444 km² y parte de la III (ca. 7 5574 km²). Aunque la vegetación (Kalin-Arroyo et al. 1988, Villagrán et al. 1982), los herpetozoos (Veloso et al. 1982), aves (Philippi 1941, Philippi et al. 1944, Sielfeld et al. 1996, Vuilleumier 1994, véase Estados 1995, para una lista de las aves de la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal), mamíferos en general (Mann 1945, 1950), micromamíferos (Marquet 1994) y la fauna de la I Región (Spotorno & Veloso 1990), han sido relativamente bien estudiadas, poco es lo que se conoce de la fauna de la II Región, que es más del doble de extensa que la I Región y más de una y media veces más grande que la III Región. Aunque las aves han recibido atención (e.g., Behn et al. 1957, Peña 1968, Brown 1971, Schlatter et al. 1983, Lazo 1995; véase una lista, principalmente de aves acuáticas, en Araya & Millie 1976), la intensidad de exploración (i.e., evaluada por la frecuencia de muestreos y colectas) para la II Región fue calificada como escasa, por los especialistas reunidos en el taller que evaluó el estado de arte de la diversidad biológica de Chile (Simonetti et al. 1995). Antecedentes generales, recopilados por diversos especialistas, sobre la biodiversidad de plantas vasculares, artrópodos, reptiles, aves y mamíferos, se han documentado en Simonetti et al. (1995). Aspectos sobre diversidad de reptiles, aves y micromamíferos han sido también publicados por Jaksic (1996).

En este trabajo, aparte de la diversidad supraespecífica (Watt 1968), taxonómica o

filética (plantas vasculares y sus artrópodos terrestres asociados), se consideran las tres últimas escalas jerárquicas y todos los componentes de la biodiversidad de la biota de vertebrados (reptiles, aves terrestres y micromamíferos) de la II Región de Antofagasta, Chile. El enfoque a seguir cuantifica la biodiversidad a nivel poblacional en términos de la abundancia y densidad relativa de individuos. La comunitaria en términos de la diversidad alfa (α), puntual o intralocalidad, y de la diversidad beta (β), interlocalidad o tasa de recambio ("turnover") en la composición específica. La biodiversidad paisajística a través de la diversidad gamma (γ), que es el producto de ambas diversidades anteriores (Whittaker 1972, 1975; Schlutter & Ricklefs 1993; Rosenzweig 1995). Para superar el problema de las escalas absolutas, en este estudio se relativizaron para vertebrados las medidas de diversidad (i.e. las diversidades α en función de las diversidades γ , y estas últimas en función de los valores máximos empíricamente obtenidos para otros biomas de la biosfera). A continuación se presenta una síntesis de los aspectos de biodiversidad del proyecto sectorial "Biodiversidad, clima y evolución adaptativa en vertebrados e insectos fitófagos de los biomas áridos del norte de Chile".

MATERIALES Y METODOS

Áreas de estudio

Desde comienzos del invierno de 1996-finales del verano de 1998 se muestrearon dos grandes transectas altitudinales en el norte de Chile (II Región de Antofagasta, ver Fig. 1). El primero (transecto sur), conformado por 13 localidades abarcó desde el límite sur en la costa de la II Región en Paposo, subiendo al NE hasta los 4 100 m. El segundo (transecto norte), conformado por 10 localidades (ver Fig. 1), comprendió desde el límite norte en la desembocadura del río Loa, siguiendo el SO hasta los 3 900 m.

Ambos transectos cruzaron las cuatro zonas bioclimáticas o ecológicas establecidas por di Castri (1968) para dicha Región del país (ver características del desierto litoral, desierto interior, zona tropical marginal y zona tropical de altura, en Spotorno et al., 1988, este volumen).

Artrópodos asociados a plantas vasculares terrestres

El material se obtuvo de tres recolecciones intensivas, efectuadas entre mediados del invierno de 1996 e inicios del invierno de 1997 (ver localidades en Fig. 1). Los artrópodos se obtuvieron por apaleo sistemático del follaje, recogiendo los individuos de cada especie en paraguas entomológicos (Southwood 1978). El muestreo se hizo en proporción a la abundancia de las especies vegetativamente activas, especialmente de arbustos y árboles. Las cecidias o agallas se obtuvieron por la colecta de los órganos vegetales correspondientes, en proporcionalidad con la frecuencia de las plantas hospederas.

La caracterización nutricional de los vegetales se hizo mediante la evaluación del contenido de nitrógeno total por el método de Kjeldhal, el contenido de agua por el método gravimétrico y el de las cenizas por calcinación en mufla. En cada recolección se consideraron las especies vegetativamente activas de manera de poder diferenciar, en la mayoría de los casos, entre hojas y tallos.

La cuantificación de la abundancia de especies vegetales y artrópodos se basó en seis clases de abundancia relativa, que en orden creciente de importancia fueron las siguientes: muy escasa (1-6%), escasa (6-20%); regular (20-40%), común (40-60%), abundante (60-80%), muy abundante (80-100%). Los valores centrales de los diferentes rangos de abundancia se usaron para obtener la diversidad supra-específica (Watt 1968), taxonómica o filética, con el índice de Shannon-Wiener, H' , expresado en bits/individuo. La similitud biocenótica (para mayor detalle ver Sáiz 1980) se calculó empleando los

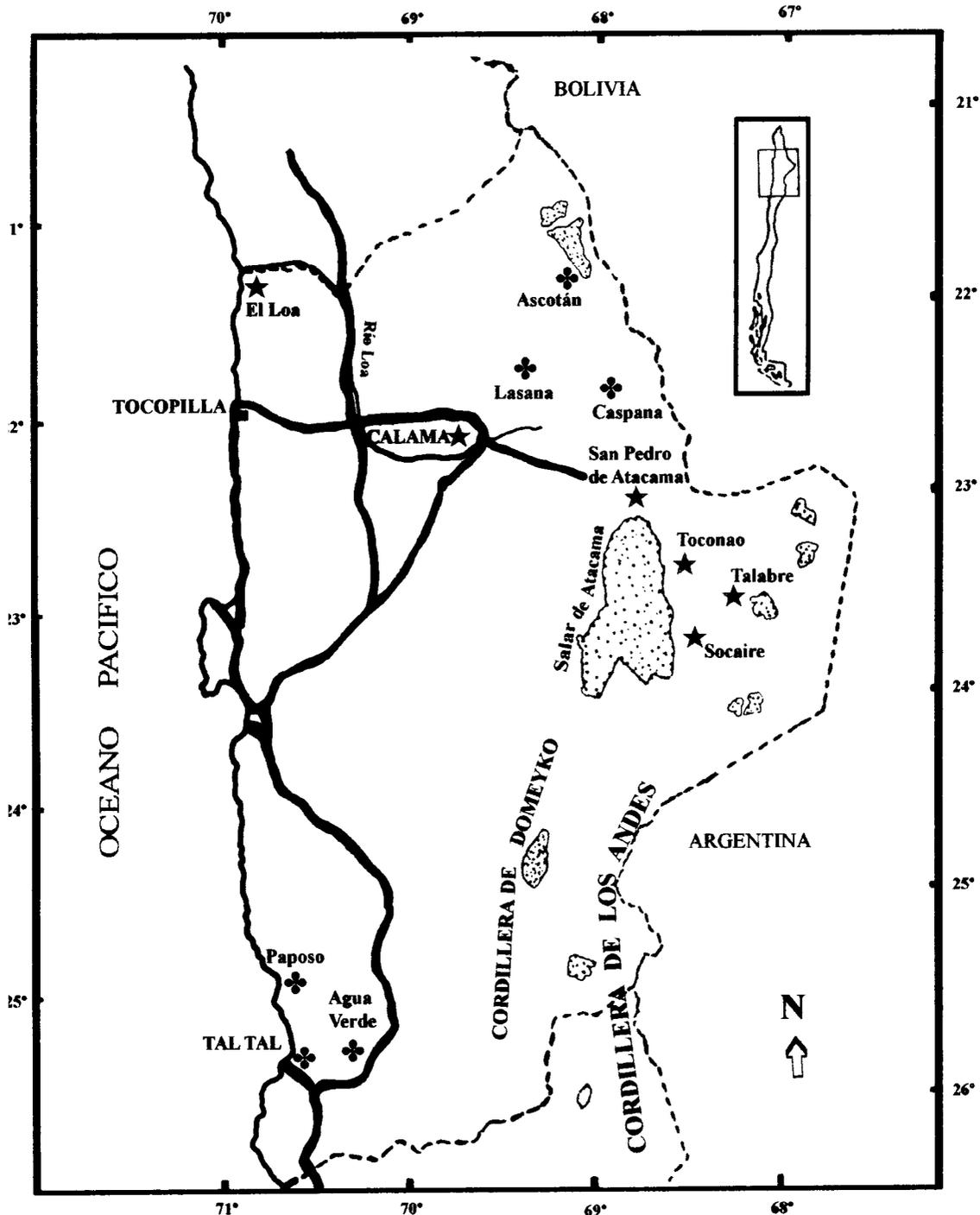


Fig. 1: Sitios de muestreo de artrópodos (trébol) y de vertebrados (estrellas) terrestres del norte de Chile (Antofagasta).

Sampling sites of arthropods (clover) and terrestrial vertebrates (stars) of the northern Chile (Antofagasta).

índices de Winer, Jaccard y congruencia de Terborgh (1971). De los datos anteriores se obtuvieron los valores globales de

riqueza de especies (S) y de heterogeneidad vegetales para las diferentes zonas ecológicas de di Castri (1968).

Reptiles

En cuatro localidades del transecto norte (ver Fig. 1) se capturaron oportunísticamente ejemplares de diferentes especies de reptiles, ya sea manualmente o bien con lazos con un nudo corredizo (guachis), dispuestos al extremo de cañas de pescar. Algunas veces se emplearon palas y picotas para capturar ejemplares saxícolas bajo oquedades en las rocas o en cuevas. A los animales capturados se les pesó en terreno y se registró su temperatura corporal. La nomenclatura de reptiles se basa en Núñez & Jaksic (1992).

Aves terrestres

Se contabilizaron las aves terrestres observadas desde inicios del invierno de 1996-finales del verano de 1998, en nueve localidades del norte grande de Chile (Fig.1). Dado el carácter lineal (e.g., hábitats "riparios"), el ancho variable (ca. 10-80 m) y la relativamente alta cobertura vegetal de algunas localidades muestreadas, se utilizó el método del transecto de ancho indefinido (Bibby et al. 1992). Todas las aves observadas u oídas durante el tiempo de registro de una hora fueron contabilizadas dentro de itinerarios fijos de 1 500 m. Los recorridos se efectuaron a las 08:30 h, a.m., período general de máxima actividad de las aves de zonas desérticas. La nomenclatura utilizada sigue la lista patrón de las aves chilenas de Araya et al. (1995).

Micromamíferos

También durante el invierno temprano de 1996 y el verano tardío de 1998, se capturaron diversas especies de micromamíferos en cuatro excursiones a cinco localidades del norte grande de Chile (ver Fig. 1), las cuales conformaron un gradiente altitudinal que varió entre los 10 m (desembocadura del río Loa) y los 3 360 m (Talabre Viejo).

Para estimar la abundancia, densidad relativa, riqueza de especies y diversidades ecológicas de roedores y marsupiales, se

utilizaron líneas de trampas Sherman pequeñas, medianas y grandes, cebadas con avena machacada. Los animales capturados fueron pesados en terreno y luego llevados vivos a diferentes laboratorios para realizar estudios genéticos y ecofisiológicos (véase Spotorno et al., 1988, este volumen).

La densidad relativa, o éxito de trapeo, se calculó con el índice de Calhoun (1959), IDR; este resulta del cociente que se obtiene al dividir el número de individuos capturados (i.e., la abundancia) por el esfuerzo de trapeo (i.e., el producto del número de noches de trapeo por el número de trampas activadas cada noche), y se expresa como número de capturas por 100 trampas-noche (ver fórmula en Bellocq 1987). Sin embargo, en este trabajo el IDR se utiliza sólo para efectos comparativos y no para cuantificar estimaciones de abundancia relativa. La riqueza de especies (S) corresponde, simplemente, al número de especies registradas. La nomenclatura de roedores sigue a Musser y Carleton (1993); véanse, además, Spotorno et al. (1994), Stepan (1995, 1998). La nomenclatura de marsupiales sigue a Palma (1995).

Análisis estadísticos

Para los reptiles capturados, las aves terrestres observadas y los micromamíferos capturados, las diversidades ecológicas absolutas se midieron con el índice de Shannon-Wiener, H' , utilizando el programa computacional DIVERS de Krebs (1989). Tratándose de biodiversidad, el índice de Shannon-Wiener se considera el más ad hoc, ya que al ser un índice de Tipo I (sensu Peet 1974), es más sensitivo a los cambios en la abundancia de las especies raras, que a los cambios en la abundancia de las especies dominantes. También se empleó el índice de diversidad ecológica absoluta ($N(1)$), que es el antilogaritmo de H' y está directamente relacionado con S (expresa el número de especies equidominantes que corresponden a la diversidad calculada con H' , (Hill 1973).

Para efectos comparativos, las diversidades ecológicas α absolutas se estandarizaron en función de las diversidades γ . Esta diversidades relativas ($H'\alpha/H'\gamma$) variaron, entonces, entre cero (mínima diversidad) y uno (máxima diversidad). Sabido que, en teoría, H' puede variar entre cero y valores muy altos (cf. Krebs 1979), pero que en la práctica se torna asintótico a valores de cinco bits/individuo, medidos para las "comunidades" más diversas de la biosfera (Margalef 1969), las diversidades absolutas γ se estandarizaron en función de esta constante. Así, la diversidad relativa γ ($H'/5$) varió, también, entre cero (mínima diversidad) y uno (máxima diversidad).

La diversidad ecológica absoluta β (DB), es decir, el grado de diferenciación en la composición específica de los ensamblajes taxonómicos comunitarios entre las localidades estudiadas (véanse, también, Whittaker 1972, 1975; Schlutter & Ricklefs 1993, Rosenzweig 1995), se calculó adaptando la fórmula propuesta por Whittaker (1972): $DB = (S_c/\bar{S}) - 1$; en donde, S_c es la riqueza de especies de una muestra compuesta (i.e., aquella que combina un número de muestras α pareadas determinadas) y \bar{S} es el promedio de la riqueza de especies en las muestras α pareadas comparadas. De esta manera, $DB = 1$ o 2 , para dos muestras completamente idénticas o diferentes, respectivamente (cf. Whittaker 1972). Puesto que localidades únicas no pueden exhibir diferenciación β , en la fórmula anterior al coeficiente S_c/\bar{S} se le restó la unidad (Whittaker 1972). Así, la DB relativa fluctuó entre cero (i.e., las dos muestras fueron absolutamente idénticas en su composición específica) y uno (i.e., las dos muestras fueron absolutamente diferentes en su composición específica).

Para comparar la similitud ecológica entre las diferentes localidades que conformaron los gradientes altitudinales muestreados, se utilizó el índice de Horn (1966), calculado con el programa computacional desarrollado por Brower et al. (1990). Se utilizó como límite arbitrario para estable-

cer la unión de los conglomerados (cluster) el valor de 50%, el cual es bastante conservador (Jaksic & Medel 1990). Este índice es relativamente poco afectado por el tamaño de la muestra, aunque no es estadísticamente tan robusto como otros (cf. Krebs 1989). Sin embargo, al estar también como H' basado en la teoría de la información, su uso aquí resulta más apropiado. Las combinaciones (C) pareadas ($r = 2$) posibles, esperadas de obtener para las localidades comparadas (k) en una matriz de doble entrada, se verificaron con la fórmula general para combinaciones: ${}_k C_r = k!/r!(k-r)!$ (e.g., Ayres 1969).

Con el propósito de analizar la relación entre la altura per se, vs. el grado de similitud ecológica y/o la diferenciación β entre las localidades muestreadas, se calcularon los respectivos diferenciales altitudinales, DA (equivalentes a las amplitudes ecológicas de Terborgh 1971), restando simplemente la altura mayor de la altura menor para cada una de las combinaciones pareadas consideradas. Si la altura per se explica la similitud ecológica y/o la diferenciación β , entonces se esperaría que DA reducidos se traduzcan en altas similitudes y baja diferenciación, mientras que DA amplios darían cuenta de bajas similitudes y una alta diferenciación entre localidades.

Para determinar el número de especies únicas (sensu Krebs 1989), o exclusivas, de cada una de las localidades consideradas en este trabajo, se usó para las aves terrestres el programa computacional RICHNESS de Krebs (1989).

Finalmente, otros análisis estadísticos incluyeron el empleo de la prueba H de Kruskal-Wallis, para detectar diferencias en los valores de las medianas cuando se comparan más de dos categorías de datos no distribuidos normalmente (e.g. para pesquisar diferencias en la abundancia de especies entre excursiones). La prueba de Chi-cuadrado aplicada a una prueba de contingencia de doble entrada, para detectar independencia en la frecuencia de abundancia por excursión de las especies de aves o roe-

dores que presentaron respuestas ante el fenómeno ENOS (El Niño/Oscilación del Sur), respecto del total restante. La correlación de rangos no paramétrica (coeficiente r_s de Spearman; cuando el tamaño de la muestra fue $>$ seis, ya que en este caso para un nivel de significación $\alpha = 0,05$ recién $r_s = 0,886$; o sea, $<$ uno; cf. Zar 1984) para calcular el grado de asociación entre dos variables (e.g., el diferencial altitudinal vs. la similitud ecológica). La prueba *t* de Student para detectar diferencias entre las medias aritméticas de dos distribuciones paramétricas independientes, (e.g., similitudes ecológicas entre aves vs. mamíferos).

RESULTADOS Y DISCUSION

Artrópodos asociados a plantas vasculares terrestres

En total se colectaron y determinaron 97 especies vegetales distribuidas en 28 familias. Algunas ordenadas en forma decreciente de importancia fueron: Asteraceae, Chenopodiaceae, Solanaceae, Nolanaceae, Portulacaceae y Fabaceae. De ellas, Asteraceae y Chenopodiaceae, destacaron además, por estar presentes en las cuatro zonas ecológicas estudiadas.

Comparativamente, el desierto interior presentó una clara pobreza vegetal,

destacando el desierto litoral y tropical marginal como las zonas más ricas en vegetación (Tabla 1). Desierto interior y tropical de altura, fueron las zonas con mayores limitantes sobre la diversidad, por la aridez cálida y fría, respectivamente. Por otra parte, considerando los índices de similitud de Winer (0,6) y de congruencia de Terborgh 1971 (0,8) se constató un fuerte aislamiento de la vegetación del desierto litoral y una cuasi inclusión de la vegetación del desierto interior en la de la zona tropical marginal (Sáiz et al., resultados no publicados).

Características nutricionales de los vegetales

La vegetación de las distintas zonas ecológicas estudiadas difirió en las características nutricionales de sus estructuras foliares y de sus tallos. En promedio, el contenido de agua, cenizas y nitrógeno de las especies vegetales configuró un gradiente de concentración decreciente desde el desierto litoral hasta la zona tropical de altura, coincidente con el gradiente altitudinal (Fig. 2).

Las especies de las zonas desierto litoral y tropical marginal, en las que existió una mayor disponibilidad de agua en el medio, presentaron los valores promedio más altos para el contenido de nitrógeno y cenizas de sus tejidos foliares y leñosos (Fig. 2). En el desierto litoral, por ejemplo, la concentra-

TABLA 1
Familias, riqueza de especies (S) y diversidad específica (H') de especies vegetales según zonas ecológicas

Families, species richness (S) and specific diversity (H') of plant species according to ecological zones

Taxa	Zonas Ecológicas			
	Desierto litoral	Desierto interior	Tropical marginal	Tropical de altura
Familias	19	5	15	10
S	42	5	42	23
H'	4,55	1,63	4,53	4,09

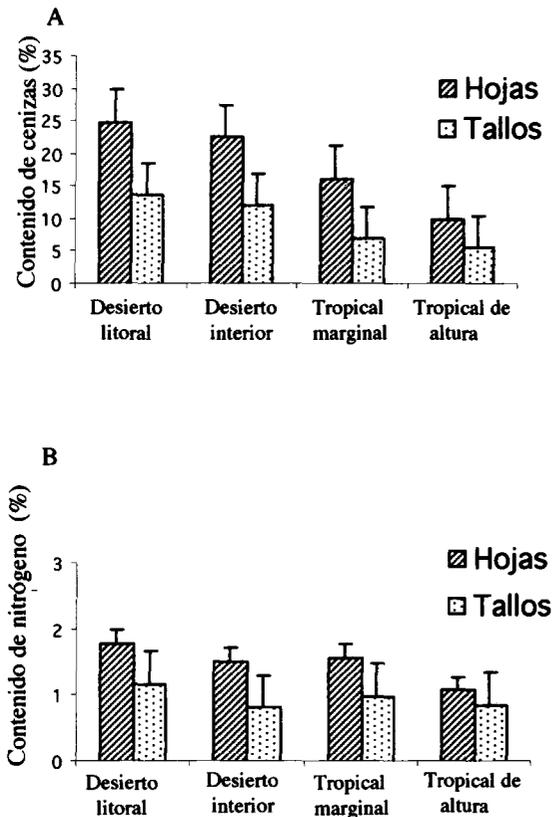


Fig. 2: Valores promedio de contenidos de cenizas (A) y nitrógeno en hojas y tallos de las especies vegetales por zonas ecológicas del norte de Chile (Antofagasta).

Average values of ash (A) and nitrogen (B) contents of plant species according to ecological zones of northern Chile (Antofagasta).

ción promedio de nitrógeno de las hojas llegó al 4,4% (*Lycium minutifolium*), mientras que el contenido foliar de cenizas pudo llegar al 40% en algunas especies (*Nolana villosa*, *Tetragonia ovara*). Lo mismo se apreció en cuanto al contenido hídrico de las hojas, que en algunas especies (*Nolana peruviana*, *Nicotiana solanifolia*) alcanzó valores cercanos al 90% (Saíz et al., resultados no publicados).

A pesar de la gran heterogeneidad de condiciones ambientales que incluyó la zona tropical marginal, los valores promedio de agua (56,8%), nitrógeno (1,57) y cenizas (16,2%) contenidos en las hojas, fueron superiores al de las plantas que se distribuyeron en la zona tropical de altura, la que se caracterizó por tener condiciones

climáticas más extremas (Saíz et al., resultados no publicados).

Los sectores de condiciones climáticas más extremas de las zonas tropical de altura y tropical marginal (como el desierto de Atacama), presentaron una vegetación cuyos tejidos se caracterizaron por un menor valor nutricional promedio de agua, nitrógeno y cenizas para todo el gradiente altitudinal (Fig. 2, Saíz et al., resultados no publicados).

Esta tendencia decreciente en altura se observó también cuando se compararon los desieró parámetros nutricionales de las hojas de familias de plantas presentes en más de una zona ecológica (e.g., Asteraceae y Solanaceae). La concentración de agua foliar en las especies de Asteraceae varió de 80,3% en el desierto litoral a 60,5% en tropical marginal y a 41,0% en tropical de altura. En Solanaceae varió de 84,4% en el desierto litoral a 33,7% en tropical de altura. Este mismo patrón se repitió para la concentración foliar de nitrógeno (Saíz et al. resultados no publicados).

En general, los tallos de la casi totalidad de las especies estudiadas presentaron una mayor cantidad de cenizas y una menor cantidad de nitrógeno que los tejidos foliares, independientemente de la zona ecológica en que se encontraron (Fig. 2). El contenido de cenizas de estas estructuras presentó igual patrón de variación altitudinal que los nutrientes foliares. Así, los tallos de las especies del desierto litoral presentaron valores promedio de 13,6%, mientras que los de las zonas tropical marginal y tropical de altura sólo un promedio de 6,9% y 5,6%, respectivamente.

El contenido de nitrógeno de los tallos (Fig. 2), por otro lado, no siguió el mismo patrón de distribución de este elemento en las hojas, siendo comparativamente más homogéneo, con leve variación entre zonas ecológicas. Los valores de las especies del desierto litoral (1,16%) y tropical marginal (0,99%) fueron ligeramente superiores a los de tropical de altura (0,86%) y desierto interior (0,81%), aunque dichas diferencias no fueron significativas.

Artrópodos asociados al follaje

El mayor valor nutritivo que presentaron las especies vegetales de las zonas climáticamente más benignas, unido a su mayor diversidad de especies, explicarían la gran diversidad de artrópodos y la gran cantidad de individuos asociados al follaje. El 87,7% del total de especies de artrópodos colectados provinieron de dichas zonas ecológicas. En total, se colectaron 12 893 individuos, distribuidos en 464 morfoespecies y 19 grupos zoológicos, consideraron como grupo aparte a los antiguos Homoptera. En estos totales no se consideraron los insectos obtenidos de las cecidias.

De los artrópodos colectados, como era esperable, predominaron los elementos fitófagos sobre depredadores y parasitoides (Fig. 3). Dentro de los primeros, el mayor aporte de especies correspondió a Homoptera (17,03%), Hemiptera (7,11%) y larvas de Lepidoptera (7,11%). Mientras que en parasitoides destacó Hymenoptera (20,47%) y dentro de los depredadores Araneae (10,13%). Al considerar el aporte en individuos aumentó la importancia relativa de Homoptera (38,25%), Hemiptera (13,59%) y Thysanoptera (15,73%), grupo que superó a larvas de Lepidoptera. Es notoria la mínima representación de Orthoptera dentro de los fitófagos, grupo concentrado en el desierto litoral.

Homoptera e Hymenoptera destacaron por su riqueza de especies para la totalidad de las zonas ecológicas, salvo en tropical marginal en que se agregó Diptera (Fig. 3). Los grupos secundarios cambiaron según las diferentes zonas. En efecto, en desierto litoral tuvieron buena representación específica Araneae, larvas de Lepidoptera, Diptera y Coleoptera, grupo este último de alta concentración en esta zona ecológica. En el desierto interior predominaron Thysanoptera y Hemiptera; este último grupo fue también secundariamente importante en tropical marginal. Finalmente, en tropical de altura fue Thysanoptera quien cumplió este rol secundario.

En todas las zonas ecológicas Homoptera acrecentó su participación porcentual en cuanto a cantidad de individuos respecto a la de especies. A la vez, disminuyó la de Hymenoptera, situación que fue mucho más drástica en las dos zonas de mayor altitud. Como situaciones particulares hay que destacar el fuerte incremento de la participación numérica de Psocoptera y Hemiptera en desierto litoral, la predominancia absoluta de Homoptera en desierto interior, el enorme aumento de la participación a nivel de individuos de Thysanoptera en tropical marginal y, finalmente, el incremento del rol de Thysanoptera y la predominancia de Homoptera en tropical de altura (Sáiz et al., resultados no publicados).

En cuanto a la abundancia de artrópodos, el desierto litoral y tropical marginal presentaron la mayor concentración, tanto en especies como en individuos, así como la abundancia de especies vegetales sobre las cuales se colectaron (Fig. 4). Desde el punto de vista de las diversidades específicas globales (H') se estableció el siguiente gradiente decreciente: desierto litoral, tropical marginal, tropical de altura y desierto interior; patrón concordante con la riqueza de especies y que también se expresó para los grupos zoológicos más importantes (Fig. 3).

La semejanza de la artropodofauna entre zonas ecológicas fue mínima, tanto del punto de vista cualitativo como cuantitativo (no superó el 0,2 del índice de Jaccard, ni el 0,3 del de Winer), aunque aumentó entre zonas adyacentes con bajo número de especies por redundancia de especies comunes. Bajo dicha perspectiva se detectó un alto grado de aislamiento de la composición vegetal y artropodológica del desierto litoral respecto al resto de las zonas ecológicas (Sáiz et al. resultados no publicados).

Considerando el número de especies vegetales en las cuales se colectaron artrópodos, se comprueba que Homoptera se distribuyó sobre una mayor diversidad de especies vegetales en las cuatro zonas ecológicas analizadas: 25 (92,9%) en desierto

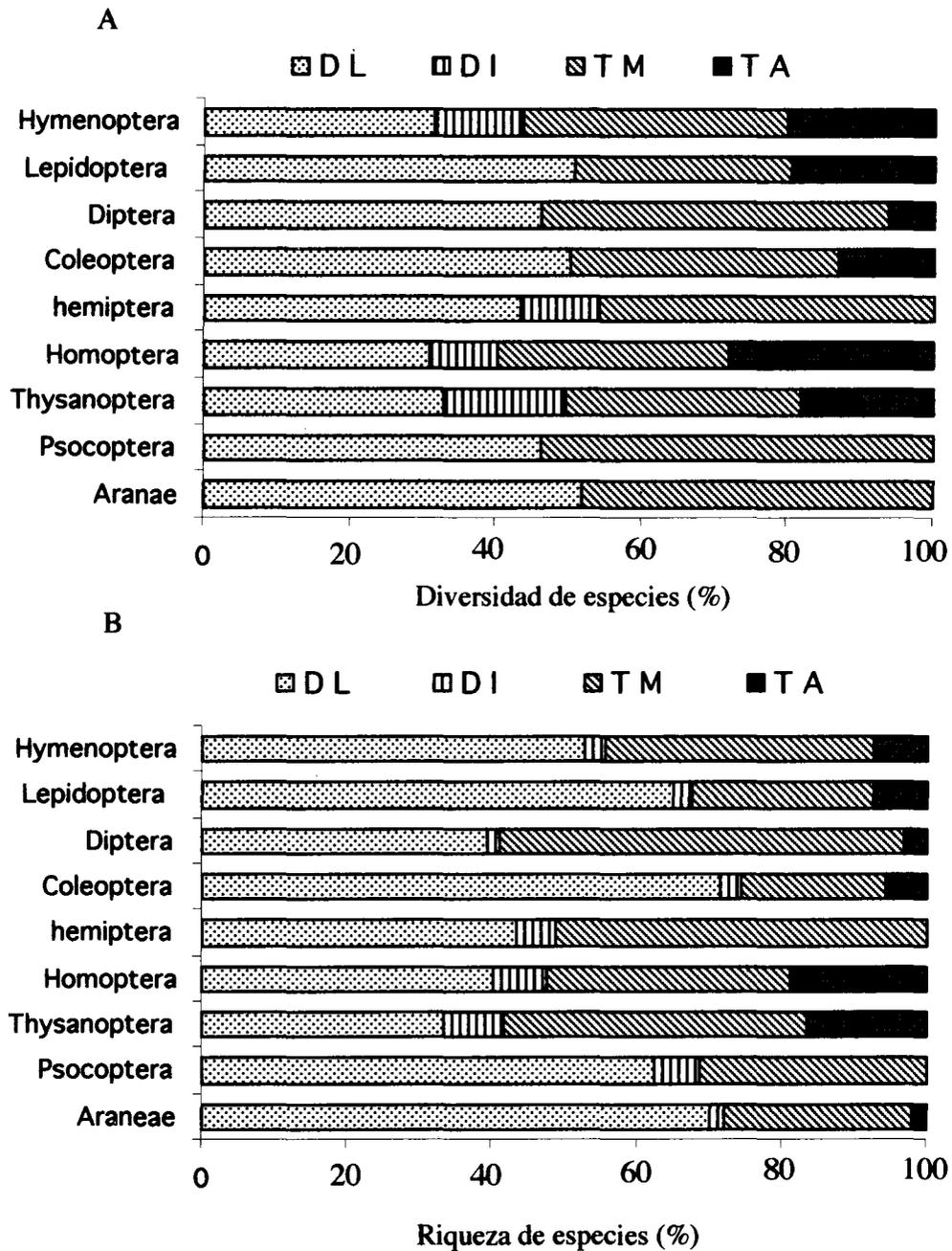


Fig. 3: Heterogeneidad específica (A) y riqueza de especies (B) de artrópodos del follaje según zonas ecológicas: DL= desierto litoral, DI= desierto interior, TM= tropical marginal y TA= tropical de altura.

Specific heterogeneity (A) and species richness (B) of foliage arthropod species according to ecological zones: DL= coastal desert, DI= continental desert, TM= pre-Andean tropical and TA= Andean tropical.

litoral, 3 (100,0%) en desierto interior, 21 (100%) en tropical marginal y 13 (86,6%) en tropical de altura. Secundariamente,

pueden considerarse desde este punto de vista a Hymenoptera, Hemiptera, Psocoptera y Thysanoptera.

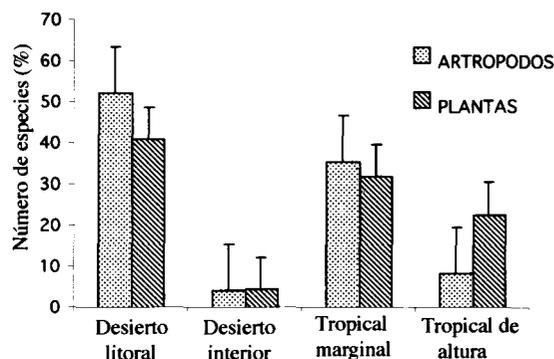


Fig. 4: Abundancia de plantas vasculares y artrópodos del follaje según zonas ecológicas.

Abundance of vascular plants and foliage arthropods according to ecological zones.

Existió una evidente relación entre la diversidad vegetal (familias y especies) con la diversidad y abundancia de artrópodos asociados al follaje (especies, individuos, diversidad (H')) (Tabla 1 y Fig. 3). Igualmente, resultó evidente que la cantidad y diversidad de artrópodos del follaje guardó cierta relación directa con las características nutricionales de las plantas, especialmente las foliares (Fig. 2)

Tanto desde el punto de vista de la vegetación como de la artropodofauna asociada al follaje, la zona del desierto litoral se presentó como altamente diferente al resto de las zonas consideradas. A pesar de la aparente similitud entre las otras zonas ecológicas, hubo algunas diferencias. En efecto, la vegetación del desierto interior prácticamente se repitió en la tropical marginal, mientras que desde el punto de vista de la artropodofauna la asociación fue mayor entre tropical marginal y tropical de altura (Sáiz et al., resultados no publicados).

Fitofagia por artrópodos

Analizados los tipos de fitofagia, según el daño provocado en los vegetales, se encontró un total de 25 especies vegetales afectadas por defoliación, minado o formación de cecidias o agallas. La fitofagia por succión fue imposible medirla en terreno, pero su importancia puede inferirse del alto por-

centaje de presencia y abundancia de insectos, que funcionalmente corresponden a esta categoría (Homoptera, Hemiptera, Thysanoptera), los que estuvieron presentes en todas las zonas ecológicas.

Las familias Asteraceae y Fabaceae concentraron el mayor porcentaje de especies afectadas por los diferentes tipos de fitofagia (25,9% y 11,1% respectivamente). Las zonas con mayor incidencia de fitofagia fueron la tropical marginal y tropical de altura, tanto a nivel de familias como de especies vegetales. El principal tipo de fitofagia correspondió a cecidias, presente en el 69,2% de las especies afectadas. La defoliación por masticadores predominó en desierto litoral, zona con máxima diversidad vegetal y especies de mayor succulencia y mayor contenido de nitrógeno. La relación nitrógeno/cenizas apareció mejor indicador de las preferencias por parte de los elementos fitófagos, más que el nitrógeno mismo (Tabla 2).

Entre los huéspedes resaltó el rol principal del orden Diptera (55,5%) y de Lepidoptera (29,6%), para el conjunto de cecidias de la II Región. La familia Cecidomyiidae concentró el 53,3% de los dípteros cecidiógenos, mientras que Tephritidae fue responsable del 33,3% de ellos. Fue también el orden Diptera quien afectó a una mayor diversidad de órganos de las plantas y estuvo presente en todas las zonas ecológicas estudiadas (Sáiz y Núñez en prensa). Los órganos más afectados fueron: rama (44,4%), hoja (33,3%) y botón foliar (18,5%). Fue destacable que las cecidias derivadas de botón foliar se concentraron en las zonas de altura (tropical marginal y tropical de altura).

En general, los contenidos de agua de las especies hospederas de cecidias fueron superiores al promedio de las no hospederas (Tabla 2). Algo similar ocurrió con el contenido de nitrógeno, al menos en las zonas ecológicas más bajas, siendo lo contrario en altura. Una situación inversa tendió a darse en cuanto a la cantidad de cenizas. La razón nitrógeno/cenizas fue del mismo tipo

TABLA 2

Promedios foliares de agua, nitrógeno y cenizas en plantas intactas y afectadas por fitofagia, según zonas ecológicas

Average water, nitrogen and ash contents of foliage in intact and plant species affected by phytofagy according to ecological zones

Zonas ecológicas	Plantas	Agua (%)	Nitrógeno (%)	Cenizas (%)	Nitrógeno/cenizas
Desierto litoral	Afectadas	82,9	2,4	23,7	0,10
	Intactas	74,7	1,6	24,9	0,06
Desierto interior	Afectadas	63,4	1,6	22,5	0,07
	Intactas	63,4	1,6	22,5	0,07
Tropical marginal	Afectadas	56,9	1,5	11,8	0,12
	Intactas	56,6	1,6	20,2	0,08
Tropical altura	Afectadas	37,7	0,9	6,9	0,13
	Intactas	35,5	1,1	10,9	0,10

de la encontrada para la fitofagia total (ver Spotorno et al. 1988, este volumen), de manera que los elementos cecidiógenos mostraron preferencia por las especies vegetales con valores más altos de las respectivas razones (Tabla 2).

Reptiles

En total se capturaron 91 reptiles distribuidos en 9 especies, presentes en cuatro localidades que tuvieron un diferencial de altura total de 3 833 m (i.e., 3 843 m. en el bofedal de Tumbre - 10 m en la desembocadura del río Loa). Tres especies (*Liolaemus fabiani*, *Microlophus atacamensis* y *Liolaemus constanzae*), representaron más de la mitad de las capturas totales (Tabla 3). Estas especies variaron entre ca. un gramo de masa corporal (*Homonota*= *Garthia gaudichaudii*) a ca. 28 grs. Es decir, más de 30 veces. De acuerdo con Veloso et al. (1995), existirían para la II Región de Chile 20 especies de reptiles continentales, con un alto nivel de endemismo en la provincia de Antofagasta (11 especies). Así, nuestras capturas dieron cuenta de un poco menos de la mitad de especies descritas para el norte grande de Chile.

Tanto la abundancia, riqueza y diversidad de reptiles aumentaron con la altura (Tabla 3). La diversidad α , relativa a la diversidad γ (2,84; equivalente a siete especies en equidominancia) fue alta para el bofedal de Tumbre (0,789). Según Veloso et al. (1995), la mayor concentración de especies de reptiles está en las regiones ecológicas desértica interior y litoral del norte grande de Chile. Nuestros resultados indican que tanto la abundancia, riqueza y diversidad de especies fueron más altas en las regiones ecológicas tropical marginal y desierto litoral (cf. Tabla 3). Este mismo patrón se presenta también en los micromamíferos (véase más adelante).

Siete de las nueve especies fueron únicas (sensu Krebs 1989; i.e., se capturaron en sólo una de las cuatro localidades muestreadas). Esto último sugiere bajas similitudes ecológicas entre sitios. En efecto, de las seis comparaciones posibles, cuatro presentaron índices de Horn iguales a cero. Las otras dos similitudes fueron intermedias: desembocadura del río Loa vs. Ojo de Opache= 0,517 (DA=2 290 m); Gran Salar de Atacama vs. bofedal de Tumbre= 0,428 (DA= 1 603 m). Como la diversidad beta

TABLA 3
 Diversidad de reptiles del norte de Chile (Antofagasta)
 Reptile diversity of northern Chile (Antofagasta)

Especies	Masa corporal (grs)	Capturas (%)
Tropiduridae		
<i>Liolaemus fabiani</i>	8,3	23,1
<i>Microlophus atacamensis</i>	19,5	20,9
<i>Liolaemus constanzae</i>	8,0	13,2
<i>Microlophus quadrivittatus</i>	27,7	11,0
<i>Liolaemus alticolor</i>	4,6	10,9
<i>Liolaemus dorbignyi</i>	15,9	8,8
<i>Liolaemus paulinae</i>	4,9	4,4
Gekkonidae		
<i>Phyllodactylus gerrhopygus</i>	2,5	6,6
<i>Homonota (= Garthia) gaudichaudii</i>	< 1,0	1,1

es, en general, el valor inverso de la similitud ecológica promedio (Ricklefs & Schlutter 1993), puede inferirse un alto grado de diferenciación entre localidades para los reptiles del norte grande de Chile. Similitudes intermedias y altos diferenciales altitudinales sugieren que la estructura de los hábitats, más que la altura per se, darían cuenta del patrón inferido. Pianka (1967) ha demostrado que estos factores explican la diversidad de reptiles en los desiertos norteamericanos (véase Morton & James 1988 para desiertos australianos).

Aves terrestres

En nueve localidades que representaron un diferencial altitudinal de 3 890 m (i.e., 3 900 m en Socaire - 10 m en la desembocadura del río Loa) se obtuvieron 3 280 observaciones, representando a un total de 80 especies distribuidas en 11 órdenes (ver lista en Spotorno et al. 1988, este volumen). Los tres órdenes más representados fueron Passeriformes, Columbiformes y Falconiformes. Las localidades con mayor abundancia de observaciones de aves fueron el bofedal de Tumbre, la quebrada de Jerez

(hábitat "ripario"-agrícola) y Socaire (hábitat de estepa altoandina fría).

Del total de especies, 37 (46%) fueron únicas (sensu Krebs 1989); es decir, exclusivas de sólo una localidad. Las identidades taxonómicas de dichas especies se presentan en Spotorno et al., (1988, este volumen). Del total de especies únicas 15 (41%) se observaron sólo en el bofedal de Tumbre (3 843 m) y en el bofedal de la cascada del río Loa (2 300 m). De las 80 especies de aves, tres (ca. 4%) son introducidas en Chile (*Columba livia*, *Passer domesticus* y *Callipepla californicus*). Incluida esta última especie, para doce de ellas (15%) se ampliaron sus áreas de distribución septentrionales o meridionales (Gantz & Couve resultados no publicados).

Catorce de 25 especies (56%) del orden Falconiformes (excluidas las tres especies que son carroñeras) se encuentran presentes en el norte grande y chico de Chile (i.e., desde la provincia de Arica a la de Copiapó, Jaksic & Jiménez (1986). De esta manera, no es sorprendente constatar que las aves rapaces ocupan el tercer lugar de las aves terrestres del norte del país. De hecho, la razón de rapacidad (RR) de Schlatter

(1979) para todo el ensamble taxonómico fue igual a 0,15; valor que fue incluso más alto que el obtenido (0,14) por el propio Schlatter (1979) para el matorral mediterráneo de Chile central. Efectuado este análisis, para cada una de las nueve localidades estudiadas, las RR más altas se obtuvieron para Ojo de Opache (RR= 0,26); Gran Salar de Atacama (RR= 0,25); bofedal de la cascada del río Loa (RR= 0,18); bofedal de Tumbre (RR= 0,12) y la desembocadura del río Loa (RR= 0,12). Como las diversidades α de micromamíferos fueron bajas (véase más adelante), es esperable que los ensambles de aves rapaces se estructuren sobre la base de unas pocas presas dominantes.

Análisis preliminares muestran que varias especies de aves rapaces se concentran sobre las poblaciones silvestres de *M. domesticus*. Si esta última especie, por su abundancia y agresividad, desplazase competitivamente a especies nativas, entonces las aves rapaces actuarían como mediadores de esa presunta competencia (Rau et al. resultados no publicados).

De las cuatro excursiones efectuadas al norte grande de Chile entre el inicio del invierno de 1996 y el final del verano de 1998, la mayor abundancia de observaciones (más del 45% del total) de aves terrestres ocurrió en la III excursión (Fig. 5), a finales del invierno de 1997, en pleno "desierto florido" e inmediatamente después de la ocurrencia del fenómeno de El Niño/Oscilación del Sur, que se inició en el invierno de 1997 (para un análisis del efecto del ENOS sobre las aves, véase más adelante).

La abundancia y riqueza de especies de aves se correlacionaron positiva y significativamente ($r_s = 0,895$; $p = 0,011$; $n = 9$). Sin embargo, las diversidades H' y $N(1)$ no se correlacionaron con la riqueza de especies ($r_s = 0,594$; $p = 0,093$; $n = 11$), ya que la riqueza de especies sólo es equivalente al antilogaritmo del índice H' de Shannon-Wiener cuando hay equidominancia total (i.e., abundancias iguales/especie). Aunque la correlación entre abundancia y ambas medidas de diversidad α resultó positiva

esta no fue, sin embargo, significativa ($r_s = 0,433$; $p = 0,220$; $n = 11$).

La riqueza de especies/localidad (Tabla 4) varió entre cuatro (Gran Salar de Atacama, hábitat de estepa altoandina cálida) y 42 especies (bofedal de Tumbre, estepa altoandina fría). El Gran Salar de Atacama presentó, también, los índices de diversidad α más bajos. Las diversidades α más altas se obtuvieron para el bofedal de la cascada del río Loa. Estandarizada en función de la diversidad γ , esta diversidad α relativa fue bastante elevada (0,930). Ni la abundancia ($r_s = 0,467$; $p = 0,187$; $n = 11$), riqueza de especies ($r_s = 0,251$; $p = 0,478$; $n = 11$), y ambas medidas de diversidad ($r_s = -0,300$; $p = 0,396$; $n = 11$), se correlacionaron con la altura.

La diversidad γ fue igual a 4,42 bits/individuo, siendo equivalente a más de 21 especies equidominantes (nótese que se observaron 80 especies diferenciando en abundancia y con una alta predominancia de especies raras). Es esta una alta diversidad regional, si se considera que en la naturaleza el índice de Shannon-Wiener se torna asintótico a los 5 bits/individuo, los cuales son equivalentes a 32 especies equidominantes (Margalef 1969), entonces la diversidad γ relativa es también comparativamente alta (0,884). Este resultado se opone a lo que ha sido planteado anteriormente para el matorral mediterráneo de Chile central (Cody 1970, Cody 1985).

Excursiones ornitológicas, efectuadas anteriormente a la II Región de Antofagasta, Chile, han registrado 52 especies de aves terrestres (cf. Behn et al. 1957); nueve en 19 localidades de la cordillera de la provincia de Antofagasta y zonas adyacentes de Bolivia, prospectadas en invierno (Peña 1968). Recientemente, Vuilleumier (1997) compiló una lista de 20 especies de aves para la puna desértica (i.e., sobre los 3 500 m) de los altos Andes de Suramérica y observó cinco especies en el desierto de Atacama (en este estudio se observaron cuatro). Claramente, las 80 especies de aves observadas a lo largo de dos años fue una riqueza de especies bastante mayor a la registrada en las excursiones realizadas anteriormente.

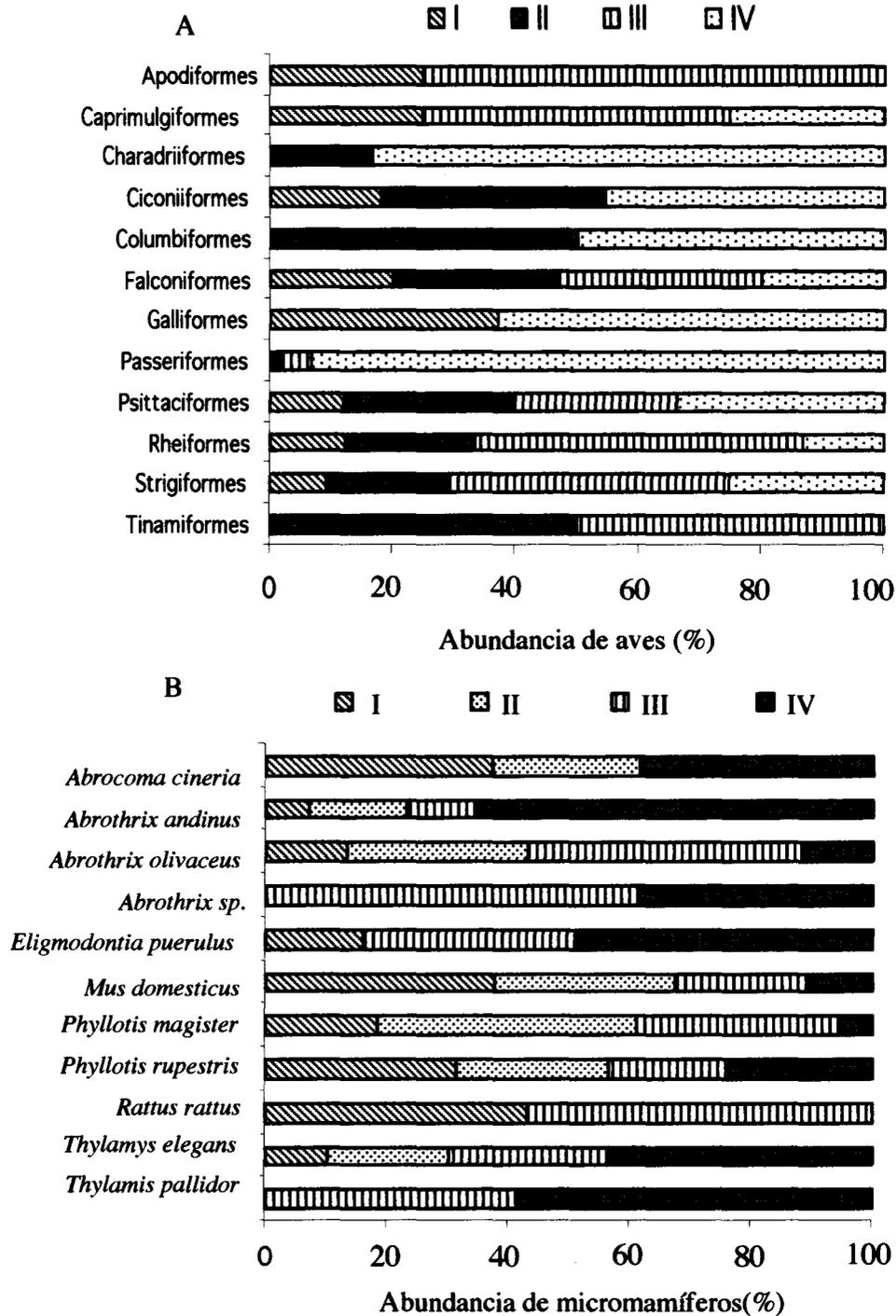


Fig. 5: Abundancia de aves terrestres (A) y micromamíferos (B) durante cuatro excursiones realizadas al norte de Chile (Antofagasta).

Abundance of terrestrial birds (A) and small mammals (B) recorded in four field trips carried out in northern Chile (Antofagasta).

Como se señaló antes, la abundancia de aves fue mayor en la excursión post-ENOS. No obstante, tanto la riqueza de especies como ambas medidas de diversidad presenta-

ron los valores mínimos (Tabla 6), lo que sugiere, efectivamente, que lo que aumentó fue sólo la dominancia de algunas especies. Sin embargo, un análisis de varianza no paramé-

TABLA 4

Variación espacial de la diversidad de reptiles del norte grande de Chile
(sitios ordenados desde menor a mayor altura)

Spatial variation of reptiles diversity in northern Chile (sites were ranked from low to higher altitude)

Localidades	Capturas (%)	S	Diversidad	
			H'	N(1)
Loa	26,4	3	1,20	2,29
Atacama	13,2	1	0,00	1,00
Opache	15,4	2	1,00	2,00
Tumbre	45,0	5	2,24	4,72
Total	91	9	2,84	7,17

TABLA 5

Variación espacial de la diversidad de aves terrestres del norte de Chile
(sitios ordenados desde menor a mayor altura)

Spatial variation of terrestrial bird diversity of northern Chile (sites ranked from low to higher altitude)

Localidades	Observaciones (%)	S	Diversidad	
			H'	N(1)
Loa	4,4	20	3,49	11,23
Cascada	8,7	34	4,11	17,23
Atacama	0,4	4	1,95	3,86
Jerez	19,2	29	3,71	13,12
Opache	5,8	19	3,44	10,83
Camar	0,7	6	2,37	5,16
Soncor	5,4	20	3,60	12,14
Tumbre	41,6	42	3,00	8,00
Socaire	13,8	22	2,73	6,63
Total	3 280	80	4,42	21,38

trico de una vía señaló que las abundancias medianas de aves no difirieron estadísticamente entre las cuatro excursiones efectuadas (prueba H de Kruskal-Wallis= 6,916; P= 0,075), aunque una especie granívora del or-

den Passeriformes, *Phrygilus fruticeti*, aumentó de cuatro a 123 individuos observados ($\chi^2= 292,123$; P = 0,001; g.l.= 3). En el norte chico la ocurrencia de fenómenos ENOS ha aumentado ca. de 1,5 veces la riqueza y más

TABLA 6

Variación temporal de la diversidad de aves terrestres en el norte de Chile y su relación con el fenómeno de El Niño/Oscilación del Sur (ENOS)

Temporal variation of bird diversity in northern Chile and its relationship with El Niño Southern Oscillation (ENSO) phenomenon

Excursiones	Enos	Observaciones (%)	S	Diversidad	
				H'	N(1)
I	Pre	9,9	43	4,24	18,97
II	Pre	19,8	50	4,64	24,90
III	Post	45,2	47	2,77	6,83
IV	Post	25,1	55	4,47	22,22
Total		3.280	80	4,42	21,38

de tres veces la abundancia de aves continentales (Jaksic 1998 *a,b*). Es probable que todavía el efecto del evento ENOS 1997-1998 sea muy reciente como para detectar las respuestas esperadas en la composición específica y abundancia de individuos integrantes de los ensambles de aves estudiados. Futuras excursiones a los mismos sitios ya prospectados (véase más adelante) deberían entregar respuestas más concluyentes.

Las similitudes avifaunísticas entre las nueve localidades consideradas en este trabajo fueron bajas (Fig. 6). Como se aprecia,

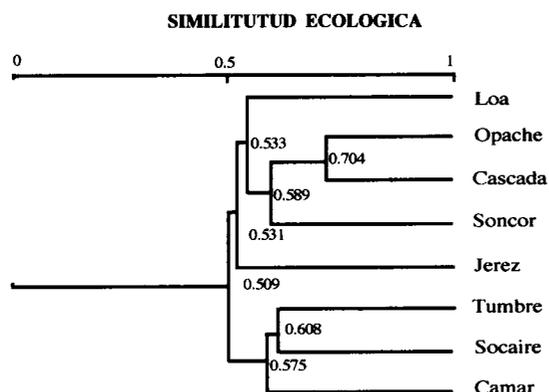


Fig. 6: Similitud ecológica (índice de Horn) de aves observadas en diferentes localidades del norte de Chile (Antofagasta).

Ecological overlap (Horn's index 1966) of terrestrial birds observed in different sites of northern Chile (Antofagasta).

de 36 combinaciones pareadas posibles, son pocas las similitudes que presentan valores altos ($0,359 \pm 0,028$; $\bar{X} \pm E.E.$). Las similitudes más elevadas se dieron para los pares: Ojo de Opache vs. bofedral de la cascada del río Loa (índice de Horn= 0,704; DA= 170 m) y entre Socaire vs. bofedral de Tumbre (índice de Horn= 0,608; DA=57 m). Las similitudes más bajas fueron para quebrada de Camar vs. Gran Salar de Atacama (índice de Horn= 0,000; DA= 515 m), bofedral de Tumbre vs. desembocadura del río Loa (índice de Horn= 0,129; DA= 3 833 m), Gran Salar de Atacama vs. desembocadura del río Loa (índice de Horn= 0,143; DA= 2 230 m) y quebrada de Soncor vs. Gran Salar de Atacama (índice de Horn= 0,212; DA= 1 590 m), entre otras. Sin embargo, a pesar que la correlación entre la similitud ecológica y el diferencial de altura fue negativa, esta no fue estadísticamente significativa ($r_s = -0,304$; $p = 0,072$; $n = 36$). Así, la semejanza o diferencia altitudinal entre localidades no parece ser la determinante de la similitud o disimilitud avifaunística entre ellas.

Como era esperable, bajas similitudes ecológicas generaron altas diversidades entre localidades (Tabla 7). De hecho, la correlación entre similitud ecológica y diversidad

TABLA 7

Matriz de diversidad beta (índice de Whittaker 1972) para nueve sectores del norte de Chile (Antofagasta) donde se observaron aves

Beta diversity matrix (Whittaker 1972 index) for nine sites of northern Chile (Antofagasta) where terrestrial birds were observed

	Opache	Cascada	Jerez	Soncor	Socaire	Camar	Atacama	Tumbre
Loa	0,641	0,519	0,592	0,65	0,667	0,846	0,917	0,839
Opache		0,472	0,583	0,487	0,61	0,84	0,739	0,607
Cascada			0,492	0,63	0,571	0,8	0,842	0,632
Jerez				0,388	0,333	0,771	0,879	0,578
Soncor					0,381	0,692	0,833	0,516
Socaire						0,714	0,769	0,594
Camar							1	0,833
Atacama								0,87

β fue negativa y estadísticamente significativa ($r_s = -0,612$; $p = 0,0003$; $n = 36$). La diversidad β promedio fue intermedia ($0,670 \pm 0,027$; $\bar{X} \pm E.E.$). Este resultado se opone fuertemente a lo encontrado anteriormente para el matorral de Chile central, caracterizado por bajas diversidades β y especies con tolerancias de hábitat extremadamente amplias (cf. Cody 1970, Cody 1985).

De manera similar a lo acontecido con la similitud o diferencia entre localidades, no hubo ninguna correlación entre el diferencial altitudinal y la diversidad β ($r_s = 0,109$; $p = 0,517$; $n = 36$). Esto sugiere, otra vez, que no sería la altura per se la que daría cuenta de la tasa de recambio (o "turnover") en la composición específica de las aves terrestres, que viven entre los diferentes pisos existentes en el gradiente altitudinal que va desde la vertiente pacífica a la vertiente andina occidental de la parte más ancha de Chile (trópico de Capricornio). Kratter et al. (1993) han documentado un patrón similar, para la avifauna del Chaco boliviano, que atribuyen a gradientes de humedad y estructura vegetacional.

La relación inversa entre riqueza y diversidad de especies con gradientes alti-

tudinales amplios se ha explicado en términos de una reducción de la productividad de los hábitats con la altura (e.g., Rahbek 1995, 1997; Terborgh 1971) y por la menor tolerancia ambiental de las especies de zonas bajas, esta última una consecuencia de la llamada regla de Rapoport (Rahbek 1997). En el norte grande de Chile se estima que los cuatro factores fundamentales serían: (a) la heterogeneidad de los hábitats (no medida en este estudio); (b) el influjo de aves de macrorregiones limítrofes cercanas (ver Spotorno et al. 1988, este volumen); (c) la escala altitudinal utilizada en este trabajo (i.e., con $DA < 4\ 000$ m); (d) el arribo de elementos provenientes de fuentes avifaunísticas más meridionales, principalmente especies de Passeriformes y Falconiformes. Estos presuntos migrantes podrían alcanzar en Chile el desierto de Atacama utilizando el desierto litoral, con menores exigencias climáticas y una mayor oferta ambiental de recursos. Además, podrían utilizar como corredores biológicos de dispersión los hábitats riparianos, aumentando así la conectividad de otros ecosistemas con el desierto interior.

Micromamíferos

En cinco localidades muestreadas (Fig. 1) se capturaron un total de 544 animales con un esfuerzo de trapeo de 3 680 trampas-noche. Esto significa un IDR= ca. 15 individuos/100 trampas-noche (Tabla 8). Meserve et al. (1987) obtuvieron en el Parque Nacional Fray Jorge (norte chico de Chile), para el período 1974-1976, un IDR= 19 in-

dividuos/100 trampas-noche y, para el año 1985, ca. 25 individuos/100 trampas-noche. Así, el IDR presentado en la Tabla 8 fue algo más bajo. Sin embargo, este índice fue más alto que los obtenidos para diferentes hábitats desérticos de Australia, donde también *M. domesticus* fue abundante (Morton & Baynes 1985).

Se capturaron 11 especies silvestres de micromamíferos (9 roedores y dos marsu-

TABLA 8

Composición específica, abundancia (% de capturas en paréntesis) y densidad relativa (IDR de Calhoun 1959) de micromamíferos obtenidas en cinco localidades del norte de Chile (ordenadas desde menor a mayor altura; en paréntesis valores excluyendo a roedores múridos introducidos en el país)

Specific composition, abundance (% of captures are given in parentheses) and relative density (IDR= RDI Calhoun's 1959 index) of small mammals in five sites of northern Chile (sites were ranked from low to higher altitude; values omitting introduced murid rodents in the country are given into parentheses)

Especies	Loa	Atacama	Opache	Jerez	Talabre	Total
<i>Phyllotis rupestris</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	26,92 (96,25)	11,58 (54,17)	5,63 (38,05)
<i>Mus domesticus</i>	5,11 (34,13)	0 (0)	5,48 (71,08)	0 (0)	0 (0)	2,77 (18,75)
<i>Abrothrix andinus</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1,05 (3,75)	5,59 (30,83)	2,09 (14,15)
<i>Abrothrix olivaceus</i>	5,58 (37,30)	0 (0)	0,37 (4,82)	0 (0)	0 (0)	1,39 (9,38)
<i>Phyllotis magister</i>	2,85 (19,05)	0 (0)	1,67 (21,69)	0 (0)	0 (0)	1,14 (7,72)
<i>Eligmodontia puerulus</i>	0 (0)	0 (6,67)	0 (0)	0 (0)	1,96 (9,17)	0,63 (4,23)
<i>Abrothrix sp.</i>	0 (0)	3,98 (93,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,38 (2,57)
<i>Thylamys elegans</i>	1,43 (9,52)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,33 (2,21)
<i>Abrocoma cinerea</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,89 (4,17)	0,27 (1,84)
<i>Thylamys pallidior</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,36 (1,67)	0,11 (0,74)
<i>Rattus rattus</i>	0 (0)	0 (0)	0,19 (2,41)	0 (0)	0 (0)	0,05 (0,37)
IDR	14,96	4,26	7,71	27,97	21,37	14,78
Capturas	126	15	83	80	240	544
Esfuerzo	842	352	1 077	286	1 123	3 680

piales) con trampas Sherman, chicas, medianas y grandes, cuyos tamaños corporales ($\bar{X} \pm E.E$) variaron desde $14,5 \pm 0,4$ (*Mus domesticus*, $n=36$) a $94,9 \pm 19,9$ g (*Abrocoma cinerea*, $n=7$). De estas, dos especies correspondieron a roedores múridos introducidos en el país. De esta manera, las capturas totales de micromamíferos nativos se reducen a 440 y el IDR a ca. 12 individuos/100 trampas-noche. *M. domesticus* fue dominante, tanto por su IDR como por su abundancia (% de capturas), en la localidad de Ojo de Opache (distante 5 kms al SO de Calama) y en la desembocadura del río Loa. La existencia de poblaciones silvestres de esta especie ya había sido documentada por Péfaur et al. (1978), para las cercanías de Santiago (véanse, también, Péfaur et al. 1979, Marquet et al. 1993). *Rattus rattus* presentó una abundancia e IDR menores y sólo estuvo presente en la localidad de Ojo de Opache.

La abundancia y composición de micromamíferos obtenidas durante cuatro expediciones realizadas al norte grande de Chile entre el invierno de 1996 y el verano de 1998, se ilustran en la Fig. 5. El IDR fue bajo en la III excursión (septiembre 1997), pero aumentó más de 3,5 veces en la IV excursión (verano de 1998). El IDR y el % de capturas estuvieron bien correlacionados, $r_s=0,72$; $P=0,00001$; $n=11$). *P. rupertis* fue la especie dominante y casi exclusiva de la localidad de quebrada Jerez, Toconao. Si bien estos valores fueron altos (cf. Tabla 8), ellos no se acercaron a los valores obtenidos para las "ratadas" documentadas para el norte chico de Chile (Pearson 1975, Péfaur et al. 1979).

Aparte de las 11 especies de micromamíferos capturadas con trampas Sherman de diferentes tamaños, se registró la presencia de *Chinchilla brevicaudata*. Jiménez (1996) ha señalado que la última observación de esta especie en condiciones silvestres fue en 1953. También se amplía el área de distribución hasta la II Región de Chile para *Akodon albiventer*, *Ctenomys opimus* (capturados vivos con ceos en Talabre

Viejo) y *Phyllotis magister* (Pine et al., 1979, Sportorno et al. 1988, este volumen, Tamayo y Frassinetti 1980). Además, se capturaron vivos con ceos ejemplares de *Ctenomys fulvus* en Gran el Salar de Atacama y en un trabajo aparte se describe la especie nominada como *Abrothrix* sp. en la Tabla 8. Esto hace un total de 15 especies de micromamíferos registradas para el norte grande de Chile, cantidad que es casi el triple de la riqueza de especies señalada para los valores graficados en la ordenada de la curva de Marquet (1994), para la latitud considerada en este trabajo. Sin embargo, Moreno et al. (1994) y Contreras (1990) habían ya predicho visionariamente que nuevos muestreos entre los 23-30° LS aumentarían la riqueza de especies de micromamíferos descritas para dicha zona.

Para *A. cinerea*, una especie que se presumía no entraba, ya sea por su tamaño corporal o porque evitaba conductualmente a las trampas Sherman (Marquet et al. 1993), existían muy pocos registros previos (cf. Pine et al., 1979, Reise & Venegas 1987). En el caso de *A. olivaceus* sólo recientemente se había aumentado su área de distribución septentrional, desde la provincia de Atacama a la provincia de Tarapacá (Pine et al. 1979). Reise & Venegas (1987) habían capturado previamente a esta especie, pero sólo en las cercanías del límite de contacto (Taltal) entre la II con la III Región de Chile. También en la Quebrada de Soncor (3 830 m.s.n.m.) se encontró un ejemplar del marsupial *Thylamys pallidior*. Esta especie había sido encontrada en Chile sólo hasta los 3 500 m.s.n.m. (Palma 1995).

Las cinco localidades que se muestrearon representaron un transecto altitudinal que presentó un diferencial de 3 350 m (i.e., 3 360 m en Talabre Viejo - 10 m en la desembocadura del río Loa). El IDR más alto se obtuvo para la localidad de quebrada Jerez y el más bajo para el Gran Salar de Atacama, Reserva Nacional Los Flamencos (Tabla 9). Excluyendo a los roedores múridos introducidos, se notó una tendencia al aumento del IDR, la riqueza de especies y

TABLA 9

Variación espacial de la diversidad de micromamíferos del norte de Chile
(sitios ordenados desde menor a mayor altura; en paréntesis valores excluidos
los roedores múridos introducidos en el país)

Spatial variation of small mammal diversity of northern Chile (sites were ranked from lower to higher altitude;
data omitting introduced murid rodents in the country are given in parentheses)

Sitios	IDR	S	Diversidad	
			H'	N(1)
Loa	14,96 (9,86)	4 (3)	1,84 (1,38)	3,57 (2,61)
Atacama	4,26	2	0,36	1,29
Opache	7,71 (2,04)	4 (2)	1,19 (0,70)	2,28 (1,63)
Jerez	27,97	2	0,22	1,17
Talabre	21,37	5	1,62	3,08
Total	14,78 (11,96)	11 (9)	2,62 (2,34)	6,16 (5,07)

la diversidad α con la altitud, situación que fue previamente registrada por Pearson & Ralph (1978), Pearson (1982) y Marquet et al. (1994). Sin embargo, a la escala altitudinal utilizada (i.e., de 10-3 360 m), esta relación no fue lineal y es presumible que los datos lleguen a ajustar más a un modelo de regresión cuadrático; porque localidades bajas presentaron también diversidades relativamente altas. Lamentablemente, el tamaño de la muestra ($n=5$), no permitió realizar tal análisis estadístico.

En el invierno de 1997 (julio) se inició un nuevo ciclo del fenómeno de El Niño/Oscilación del Sur, seguido por el fenómeno del "desierto florido" del mismo año (septiembre). De esta manera, los datos de abundancia, densidad relativa, riqueza y diversidad de especies de micromamíferos pueden descomponerse en dos excursiones pre-ENOS y dos excursiones post-ENOS (Tabla 10). Aunque en la última excursión (verano de 1998), aumentaron tanto el IDR como la riqueza y diversidad de especies, no se encontraron diferencias estadísticamente signifi-

ficativas para las densidades relativas medianas/especie entre las excursiones (prueba H de Kruskal-Wallis= 4,331; $P=0,228$). Lo mismo se encontró al analizar las densidades relativas medianas/especie para cada excursión (hubo sólo dos para el Gran Salar de Atacama; tres para Ojo de Opache y quebrada Jerez). Así, para la desembocadura del río Loa $H=4,093$; $P=0,252$); para Ojo de Opache $H=0,55$ ($P=0,760$); para quebrada Jerez $H=0,515$ ($P=0,773$) y para Talabre Viejo $H=3,837$ ($P=0,279$).

Analizados los datos a nivel de especies se encontró que dos disminuyeron desde la I a la III excursión y una aumentó desde la I a la IV excursión. El IDR para *M. domesticus* disminuyó desde ca. 8-3 individuos/100 trampas-noche ($\chi^2=11,360$; $P=0,003$; g.l.=2) y para *P. rupestris* de ca. 33-8 individuos/100 trampas-noches (en este caso el tamaño de la muestra no permitió el análisis estadístico mediante tablas de contingencia de doble entrada). Simonetti et al. (1984) han señalado que en invierno disminuyen tanto la abundancia y densidad como la diversidad

TABLA 10

Variación temporal de la diversidad de micromamíferos del norte de Chile (en paréntesis valores excluidos los roedores múridos introducidos en el país; ENOS= El Niño/Oscilación del Sur)

Temporal variation of small mammal diversity of northern Chile (data omitting introducing murid rodents in the country in parentheses; ENOS=ENSO= El Niño/Southern Oscillation)

Excursiones	ENOS	IDR	S	Diversidad	
				H'	N(1)
I	Pre	12,10 (8,29)	9 (7)	1,87 (1,45)	3,65 (2,73)
II	Pre	13,50 (10,26)	7 (6)	1,86 (1,46)	3,62 (2,75)
III	Post	8,75 (7,08)	10 (8)	2,61 (2,29)	6,10 (4,88)
IV	Post	30,69 (28,09)	10 (9)	2,65 (2,44)	6,27 (5,42)
Total		14,78 (11,96)	11 (9)	2,62 (2,34)	6,16 (5,07)

de micromamíferos en el norte chico de Chile. Alternativamente, en el caso de *M. domesticus*, podría ser el resultado de una alta presión de depredación por aves rapaces, abundantes en Ojo de Opache (véase más arriba) y/o a las remociones efectuadas, ya que aunque se utilizaron trampas Sherman para capturar animales vivos, estos fueron colectados y transportados posteriormente a diferentes laboratorios. En el caso de *P. ruperstris*, podría explicarse también, por el efecto de las propias remociones; sin embargo, dicha explicación no daría cuenta de la alta abundancia y densidad que esta especie presentó en la I excursión. Por otra parte, el IDR para *A. andinus* aumentó de ca. 1-21 individuos/100 trampas-noche ($\chi^2 = 12,682$; $P = 0,005$; $g.l. = 3$). El marcado aumento de esta especie puede ser una consecuencia del fenómeno de El Niño/Oscilación del Sur. De acuerdo con una reciente revisión de Jaksic (en prensa), sólo dos estudios (Meserve et al. 1995, Jaksic et al. 1997; pero véase también Jaksic et al. 1996) han efectuado comparaciones pre, durante y post-ENOS. Iriarte & Simonetti (1986) han documentado que

este roedor andino puede ocasionalmente descender al matorral esclerófilo en la zona central de Chile. Es interesante constatar, ahora, que la fecha de ese registro fue coincidente con el evento ENOS 1986-1987, aun cuando se sabe que este fue un tanto moderado (Jaksic 1998 a, b).

El número de especies capturadas varió entre 2-5/localidad y casi la mitad (i.e., cinco de 11) fueron especies únicas (sensu Krebs 1989) o exclusivas de sólo una de las cinco localidades estudiadas. La diversidad α fue, por lo tanto, baja. La localidad que presentó la diversidad α (exceptuando a roedores múridos introducidos en el país) relativa más alta (0,702), respecto de la diversidad γ , fue Talabre Viejo. La diversidad γ total fue igual a 2,62 bits/individuo, siendo equivalente a 6,16 especies equidominantes. Comparada con la del desierto de Chihuahua, SE Arizona (16 especies en 20 ha, véase Brown 1984), esta diversidad es sobre un 30% más baja. La diversidad γ , relativa al valor máximo encontrado en la naturaleza (5 bits/individuo= 32 especies equidominantes, Margalef 1969), presentó un valor interme-

dio (0,524). Este patrón es concordante con el ya descrito para los biomas desérticos (Marquet et al. 1993, Kelt et al. 1996).

Al realizar una comparación entre las cinco localidades muestreadas, de las 10 combinaciones posibles siete presentaron diferencia absoluta (i.e., índice de Horn= 0,000; promedio= $0,167 \pm 0,105$; $\bar{X} \pm E.E.$). La similitud ecológica entre Talabre Viejo y el Gran Salar de Atacama fue, también, baja (índice de Horn= 0,077; DA= 1 120 m). Sólo dos combinaciones entre localidades presentaron similitudes altas: Ojo de Opache vs. desembocadura del río Loa (índice de Horn= 0,808; DA= 2 290 m) y quebrada Jerez vs. Talabre Viejo (índice de Horn= 0,784; DA= 940 m). No hubo correlación entre la similitud ecológica y el diferencial altitudinal ($r_s = 0,142$; $p = 0,671$; $n = 10$), lo que sugiere que la altura per se no explicaría las diferencias encontradas en el gradiente altitudinal analizado. Es probable que parámetros estructurales de las localidades estudiadas sí las expliquen. Meserve (1981) ha concluido que en la selección de recursos por roedores, el hábitat juega un papel importante. Bajas similitudes ecológicas se relacionan de manera proporcionalmente inversa con la diversidad β (DB). Kelt et al. (1996) así lo infieren, pero no cuantifican este componente de la diversidad γ .

Como era de esperarse, de las 10 combinaciones posibles siete presentaron una diversidad β relativa máxima (i.e., DB= 1,000). Concomitantemente (porque la correlación entre similitud ecológica y diversidad β fue negativamente significativa; $r_s = -1,000$; $p = 0,00001$; $n = 10$), las diversidades en las restantes tres combinaciones fueron bajas a intermedias. Así, para Ojo de Opache vs. la desembocadura del río Loa DB= 0,250; para quebrada Jerez vs. Talabre Viejo DB= 0,429 y para Talabre Viejo vs. Gran Salar de Atacama DB= 0,714. Lógicamente, la misma correlación, pero de signo inverso, se encontró entre la diversidad β y el diferencial altitudinal ($r_s = -0,142$; $p = 0,671$; $n = 10$). El grado de diferenciación entre hábitats, puesto en evidencia

por los valores de diversidad β en micromamíferos, fue elevado. De hecho, para las 10 combinaciones posibles el promedio fue $DB = 0,839 \pm 0,089$ ($\bar{X} \pm E.E.$). Esta media difiere estadísticamente de la diversidad β (relativamente alta, también; véase más atrás), calculada para las aves terrestres ($t = 2,437$; $p = 0,019$; g.l. = 44).

Como ha sido previamente notado por otros autores (e.g., Marquet 1994, Morton et al. 1994, Kelt et al. 1996), las especies de ensambles de micromamíferos de ecosistemas desérticos se caracterizaron por presentar un patrón más de tipo individualista que estructurado comunitariamente. Bajas diversidades α y altas diversidades β hacen suponer la importancia de la estructura del hábitat (e.g., una dinámica metapoblacional fuente-sumidero) y procesos acoplados de competencia y depredación.

PERSPECTIVAS

Artrópodos y sus plantas vasculares hospedadoras

Tanto cualitativa como cuantitativamente se encontró un alto aislamiento en la composición de la vegetación, y sus artrópodos asociados (i.e., una alta diversidad β), de la zona bioclimática desierto litoral. Esta estrecha asociación parece estar explicada por ciertas características (i.e., mayor contenido hídrico y de nitrógeno vs. menor contenido de cenizas) foliares de las plantas vasculares. Por otra parte, a mayor altitud aumentó la incidencia de fitofagia (e.g., formación de cecidias o agallas por dípteros y lepidópteros) la que, a su vez, podría estar favorecida por la relación nitrógeno/cenizas.

Al igual que en vertebrados, la heterogeneidad espacial y la presunta complejidad estructural de los hábitats disponibles para los artrópodos, darían cuenta de su alta diversidad β (Kelt et al. 1996), o su aislamiento relativo acoplado la alta diferenciación altitudinal. En el caso del desierto de Atacama (Marquet 1994), dichos mecanis-

mos estarían explicando más a la diversidad α que la diversidad γ .

Altas diversidades γ serían también la consecuencia de altas diversidades β (Kelt et al. 1996). Este planteamiento se opone a aquel que postula que la diversidad α es una función lineal de la diversidad γ (Ricklefs 1987, Ricklefs & Schluter 1993). Por lo anterior, en ambientes desérticos sería posible elaborar y calibrar modelos matemáticos que permitan predecir la riqueza y diversidad de especies de artrópodos a partir de las características estructurales y funcionales de sus plantas hospedadoras. En este trabajo sólo se analizó la composición vegetal, pero no se cuantificaron los parámetros estructurales de los hábitats muestreados.

Aves terrestres y micromamíferos

En este estudio se ha generado una base de datos que permitirá el monitoreo futuro de la biodiversidad de la II Región de Chile. A largo plazo podrán documentarse tanto el historial de extinciones locales como de nuevas colonizaciones de especies. Sin embargo, a corto plazo debiera aprovecharse la existencia de datos pre, durante y post el último evento (1997-1998) de El Niño/Oscilación del Sur. Los resultados obtenidos hasta ahora sugieren que en el extremo norte del país las aves presentarían respuestas más rápidas (i.e., incrementos en la III excursión) que los micromamíferos (i.e., incrementos en la IV excursión). Entre estos últimos, *Abrothrix andinus* es una especie blanco a monitorear intensivamente. Es sabido que micromamíferos presentan respuestas heterogéneas y desfasadas ante los fenómenos ENOS ocurridos en el norte chico de Chile (Meserve et al. 1995, Jaksic 1998 a, b), y aún más retardadas en el caso de los depredadores tope (Jaksic et al. 1997, Jaksic 1998 a, b). Además, se ha visto que las "ratadas" se producen con un retardo de dos años después de ocurridas las precipitaciones (Pearson 1975).

La descripción de una nueva especie para el Gran Salar de Atacama (Spotorno et

al. resultados no publicados), un ambiente de alta severidad climática ("harsh environment"), donde los factores limitantes en un gradiente altitudinal son la aridez por calor (desierto litoral e interior) y frío (zonas tropical marginal y de altura), las antimodas del gradiente altitudinal climático y vegetal del altiplano como elegantemente han postulado Spotorno & Veloso (1990), verifica la visionaria predicción de Contreras (1990), en el sentido que nuevas prospecciones aumentarían la riqueza de especies de micromamíferos conocida entre los 23-30° LS, incrementa al triple los valores de la ordenada de la curva de Marquet (1994), véase también Moreno et al. (1994), y vendría a corroborar lo adelantado por Walker et al. (1984), autores que ya demostraron la existencia de flujo génico entre subespecies meridionales y septentrionales del género *Phyllotis*, sugiriendo así este resultado que el desierto de Atacama no sería un sitio tan aislado como se había supuesto (cf. Kelt et al. 1996). Este interesante problema biogeográfico, ecológico y evolutivo ha generado latas controversias entre los investigadores que han intentado resolverlo (Caviedes & Iriarte 1989, 1992; Marquet 1989; Caviedes 1990 a,b; Contreras 1990; Meserve & Kelt 1990 a,b). Las diferencias de opinión parecen no deberse tanto al patrón observado (reducida diversidad α entre los 23-24° LS), sino a cuáles serían los mecanismos subyacentes que lo explicarían.

Para concluir, la biodiversidad γ del norte grande de Chile puede caracterizarse por ser el producto de bajas diversidades α (quizás debidas a la baja productividad de los desiertos, Kelt et al. 1996) y altas diversidades β (quizás debidas a su complejidad estructural ya comentada arriba, Kelt et al. 1996). Si esta biodiversidad pretende conservarse a escala espacial paisaje, los criterios más adecuados para el diseño de áreas silvestres protegidas aconsejarían reservas grandes y únicas, para conservar la diversidad α , y varias reservas pequeñas interconectadas, para conservar la diversidad β (Pimm & Gittle-

man 1992). La asociación de las aves a los hábitats riparianos de la II Región de Chile se vislumbra como una prometedora avenida de investigación, si se desean probar empíricamente cuestiones tales como la utilidad de los corredores biológicos y determinar la relación entre el "efecto de borde" y la riqueza y diversidad de especies.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el proyecto de investigación FONDECYT 1980017, del Programa Sectorial Biomas y Climas Terrestres y Marinos del Norte de Chile, Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica de Chile (CONICYT). Se agradece al Servicio Agrícola y Ganadero (Oficina central), por los permisos para la captura y colecta de animales. A Eduardo Rodríguez, Encargado de Fauna y Vida Silvestre, y a Jasna Skorin, Administradora de la Reserva Nacional Los Flamencos, ambos de la Corporación Nacional Forestal (Oficinas Regional de Antofagasta y de Toconao, II Región, respectivamente), por su autorización para trabajar en dicha Reserva. También a Eduardo Koch, Juan Carlos Marín y Juan Oyarce, por su ayuda en la captura de micromamíferos. A Cecilia Vargas y Paola Gatti, por su colaboración en la realización de las observaciones de aves terrestres durante la IV excursión y por el análisis de los datos obtenidos, respectivamente. Finalmente, a Francisco Bozinovic por su asistencia editorial con el manuscrito y a Jaime E. Jiménez por su ayuda con el abstract. El primer autor (JRR) agradece a Fabián M. Jaksic y a Scott J. Steppan, por el atento envío de sus manuscritos estando estos aún en proceso editorial. A Charles J. Krebs, por la gentil facilitación de sus programas computacionales en FORTRAN-77 y a Ramón C. Soriguer por compilarlos. También a Angélica Catalán y a Mateo Rau y Macarena Rau, por su ayuda con el procesador de textos y la revisión de la bibliografía.

LITERATURA CITADA

- ARAYA B & G MILLIE (1976) Aves observadas en la alta cordillera del norte de Chile. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)* 9: 177-179.
- ARAYA B, M BERNAL, R SCHLATTER & M SALLABERRY (1995) Lista patrón de las aves chilenas. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.
- AYRES, Jr. F (1969) Teoría y problemas de fundamentos de matemáticas superiores. Serie de Compendios Schaum. Libros McGraw-Hill de México, S.A. de C.V., México.
- BEHN F, AW JOHNSON & GR MILLIE (1957) Expedición ornitológica a las cordilleras del norte de Chile. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)* 32: 95-131.
- BELLOCQ MI (1987) Selección de hábitat de caza y depredación diferencial de *Athene cunicularia* sobre roedores en ecosistemas agrarios. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 81-86.
- BIBBY CJ, ND BURGESS & DA HILL (1992) Bird census technics. Academic Press, UK.
- BOZINOVIC F & PA MARQUET (1991) Energetics and torpor in the Atacama desert-dwelling rodent (*Phyllotis darwini rupestris*). *Journal of Mammalogy* 72: 734-738.
- BROWER J, J ZAR & C von ENDE (1990) Field and laboratory methods for general ecology. Third edition, Wm.C. Brown Publishers, Dubuque, Iowa.
- BROWN AJ (1971) Lista de las aves de Antofagasta. *Boletín Ornitológico* 3:3-5.
- BROWN JH (1984) Desert rodents: a model system. *Acta Zoologica Fennica* 172: 45-49.
- CALHOUM JB (1959) Revised sampling procedure for the North American census of small mammals (NACSM). United States Department of Health Education and Welfare, Public Health Release 10: 1-12.
- CAVIEDES CN (1990a) The role of aridity and isolation on central Chilean small mammals: response to the criticisms of Meserve & Kelt. *Journal of Biogeography* 17: 685-687.
- CAVIEDES CN (1990b) A final reply to Meserve & Kelt: on the perils of voluntary retractions. *Journal of Biogeography* 17: 688-689.
- CAVIEDES CN & JA IRIARTE (1989) Migration and distribution of rodents in central Chile since the Pleistocene: the paleogeographic evidence. *Journal of Biogeography* 16: 181-187.
- CAVIEDES CN & JA IRIARTE (1992) Réplica al comentario de Marquet (1989). *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 177-181.
- CODY ML (1970) Chilean bird distribution. *Ecology* 51: 455-464.
- CODY ML (1985) An introduction to habitat selection in birds. En: Cody ML (ed) *Habitat selection in birds*: 3-56. Academic Press, Inc., Orlando.
- CONTRERAS LC (1990) Cricetid species richness in the southern Andes: the effect of area. A critique of Caviedes and Iriarte (1989). *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 19-22.
- DELONG DC, Jr. (1996) Defining biodiversity. *Wildlife Society Bulletin* 24: 738-749.
- DI CASTRI F (1968) Esquisse écologique du Chile. *Biologie Amérique Australe* 4: 7-52.
- ESTADES C (1995) Aves de la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal. *Boletín Chileno de Ornitología* 2: 21-23.
- FUENTES ER & MR MUÑOZ (1993) Global warming and human impacts on landscapes of Chile. En: Mooney HA, ER Fuentes & BI Kronberg (eds) *Earth system responses to global change: contrasts between North*

- and South America: 329-346. Academic Press, Inc., New York.
- GHILAROV A (1996) What does 'biodiversity' mean - scientific problem or convenient myth? *Trends in Ecology and Evolution* 11: 304-306.
- HILL MO (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.
- HORN HS (1966) Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *The American Naturalist* 100: 419-424.
- IRIARTE A & JA SIMONETTI (1986) *Akodon andinus* (Philippi, 1858): visitante ocasional del matorral esclerófilo centro-chileno. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 311: 6-7.
- JAKSIC FM & JE JIMENEZ (1986) The conservation status of raptors in Chile. *Birds of Prey Bulletin* 3: 95-104.
- JAKSIC FM & RG MEDEL (1990) Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species cluster. *Oecologia (Berl.)* 82: 87-92.
- JAKSIC F (1996) *Ecología de los vertebrados de Chile*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- JAKSIC FM, FEINSINGER P & JE JIMENEZ (1996) Ecological redundancy and long-term dynamics of vertebrate predators in semi-arid Chile. *Conservation Biology* 10: 252-262.
- JAKSIC FM, SI SILVA, PL MESERVE & JR GUTIERREZ (1997) A long-term study of vertebrate predator responses to an El Niño (ENSO) disturbance in western South America. *Oikos* 78: 341-354.
- JAKSIC FM (1998a) Las múltiples facetas del fenómeno El Niño/Oscilación del Sur. *Ambiente y Desarrollo* 14 (2): 53-61.
- JAKSIC FM (1998b) The multiple facets of El Niño/Southern Oscillation in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 121-131.
- JIMENEZ J (1996) The extirpation and current status of wild chinchillas *Chinchilla lanigera* and *C. brevicaudata*. *Biological Conservation* 77: 1-6.
- KALIN-ARROYO MT, FA SQUEO, JJ ARMESTO & C VILLAGRAN (1988) Effects of aridity on plant diversity in the northern Chilean Andes: results of a natural experiment. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 55-78.
- KELT DA, JH BROWN, EJ HESKE, PA MARQUET, SR MORTON, JRW REID, KA ROGOVIN & G SHENBROT (1996) Community structure of desert small mammals: comparisons across four continents. *Ecology* 77: 746-761.
- KRATTER AW, TS SILLETT, RT CHESSER, JO O'NEILL, TA PARKER III & A CASTILLO (1993) Avifauna of a Chaco locality in Bolivia. *Wilson Bulletin* 105: 114-141.
- KREBS CJ (1989) *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers, Inc., New York.
- LAZO I (1995) El sistema de salares prealtiplánicos del norte de Chile como parte de una ruta migratoria de *Falco peregrinus*. En: Zalles JI & KL Bildstein (eds) *Manual de observatorios de migración de rapaces*. Hawk Mountain Sanctuary Association, Kempton, Pennsylvania.
- MACARTHUR R, JM DIAMOND & JR KARR (1972) Density compensation in island faunas. *Ecology* 53: 330-342.
- MANN G (1945) Mamíferos de Tarapacá: observaciones realizadas durante una expedición al alto norte de Chile. *Biológica* 2: 23-134.
- MANN G (1950) Nuevos mamíferos de Tarapacá. Resultados de la expedición universitaria a Tarapacá, 1948. *Investigaciones Zoológicas de Chile* 1: 4-6.
- MARGALEF R (1969) Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence. *Brookhaven Symposium of Biology* 22: 25-37.
- MARQUET PA (1989) Paleobiogeography of South American cricetid rodents: a critique to Caviedes & Iriarte. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 193-197.
- MARQUET PA, F BOSINOVIC, RG MEDEL, YL WERNER & FM JAKSIC (1990) Ecology of *Garthia gaudichaudi*, a gecko endemic to the semi-arid region of Chile. *Journal of Herpetology* 24: 431-434.
- MARQUET PA, LC CONTRERAS, JC TORRES-MURA, SI SILVA & FM JAKSIC (1993) Food habits of *Pseudalopex foxes* in the Atacama desert, pre-Andean ranges, and the high-Andean plateau of northernmost Chile. *Mammalia* 57: 130-135.
- MARQUET PA (1994) Diversity of small mammals in the Pacific coastal desert of Peru and Chile and in the adjacent Andean area: biogeography and community structure. *Australian Journal of Zoology* 42: 527-542.
- MESERVE PL & WE GLANZ (1978) Geographical ecology of small mammals in the northern Chilean arid zone. *Journal of Biogeography* 5: 135-148.
- MESERVE PL (1981) La utilización de recursos en roedores simpátridos: el papel del hábitat. *Medio Ambiente* 5: 96-114.
- MESERVE PL, EJ SHADRICK & DA KELT (1987) Diets and selectivity of two Chilean predators in the northern semi-arid zone. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 93-99.
- MESERVE PL & DA KELT (1990a) The role of aridity and isolation on central Chilean small mammals: a reply to Caviedes & Iriarte (1989). *Journal of Biogeography* 17: 681-684.
- MESERVE PL & DA KECT (1990b) A further reply to Caviedes. *Journal of Biogeography* 17: 687-688.
- MESERVE PL, JA YUNGER, JR GUTIERREZ, LC CONTRERAS, WB MILSTEAD, BK LANG, KL CRAMER, S HERRERA, VO LAGOS, SI SILVA, EL TABILO, MA TORREALBA & FM JAKSIC (1995) Heterogeneous responses of small mammals to an El Niño Southern Oscillation Event in northcentral semiarid Chile and the importance of ecological scale. *Journal of Mammalogy* 76: 580-595.
- MORENO PI, C VILLAGRAN, PA MARQUET & LG MARSHALL (1994) Quaternary paleobiogeography of northern and central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 487-502.
- MORTON SR & A BAYNES (1985) Small mammal assemblages in arid Australia: a reappraisal. *Australian Journal of Mammalogy* 8: 159-169.
- MORTON SR & CD JAMES (1988) The diversity and abundance of lizards in arid Australia: a new hypothesis. *The American Naturalist* 132: 237-256.
- MORTON SR, JH BROWN, DA KELT & JRW REID (1994) Comparisons of community structure among small mammals of North American and Australian deserts. *Australian Journal of Zoology* 42: 501-525.
- MUSSER GM & MD CARLETON (1993) Family Muridae. In: Wilson DE & DM Reeder (eds) *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*: 501-756. Smithsonian Institution, Washington.
- NOSS RF (1990) Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4: 355-364.
- NUÑEZ H & F JAKSIC (1992) Lista comentada de los reptiles terrestres de Chile continental. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 43: 63-91.

- PALMA RE (1995) Range expansion of two South American mouse opossums (*Thylamys, Didelphidae*) and their biogeographic implications. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 515-522.
- PEARSON OP (1975) An outbreak of mice in the coastal desert of Peru. *Mammalia* 39: 375-386.
- PEARSON O & CP RALPH (1978) The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"* 18: 1-97.
- PEARSON O (1982) Distribución de pequeños mamíferos en el altiplano y los desiertos del Perú. En: Salinas P (ed) *Zoología Neotropical. Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología*: 263-284. Mérida, Venezuela.
- PEET RK (1974) The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 285-307.
- PEFAUR JE, F JAKSIC & J YAÑEZ (1978) Estudio poblacional de *Mus musculus* silvestre en Santiago, Chile. *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 26: 3-12.
- PEFAUR JE, JL YAÑEZ & FM JAKSIC (1979) Biological and environmental aspects of a mouse outbreak in the semi-arid region of Chile. *Mammalia* 43: 313-322.
- PEÑA LE (1968) Aves observadas y colectadas en la cordillera de Antofagasta. *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 145: 8-11.
- PHILIPPI RA (1941) Notas sobre aves observadas en la provincia de Tarapacá. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 19: 43-77.
- PHILIPPI RA, AW JOHNSON & JD GOODALL (1944) Expedición ornitológica al norte de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 22: 65-120.
- PIMM SL & JL GITTLEMAN (1992) Biological diversity: where is it? *Science* 255: 940.
- PIANKA ER (1967) On lizard species diversity: North American flatland deserts. *Ecology* 48: 333-351.
- PINE RH, SD MILLER & ML SCHAMBERGER (1979) Contributions to the mammalogy of Chile. *Mammalia* 43: 339-376.
- RAHBK C (1995) The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18:200-205.
- RAHBK C (1997) The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *The American Naturalist* 149:875-902.
- REISE D & W VENEGAS (1987) Catalogue of records, localities and biotopes from research work on small mammals in Chile and Argentina. *Gayana, Zoología* 51: 103-130.
- RICKLEFS RE (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.
- RICKLEFS RE & D SCHLUTER (1993) Species diversity: regional and historical influences. En: Ricklefs RE & D Schluter (eds) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- ROSENZWEIG ML (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SAIZ F (1980) Experiencia en el uso de criterios de similitud en el estudio de comunidades. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* 13:387-402.
- SAIZ F & C NUÑEZ (en prensa) Cecidias de la II Región de Chile. Descripción de 26 entidades nuevas. *Revista Chilena de Entomología*.
- SCHLATTER RP (1979) Avances de la ornitología en Chile. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* 12: 153-168.
- SCHLATTER R, R MURUA & J OLTREMARI (1983) Diagnóstico de la situación actual de la fauna silvestre (aves y mamíferos) más característica, que habita entre la II y VII Región Administrativa de Chile. Documento de Trabajo N° 11. Corporación Nacional Forestal, Santiago, Chile. 54 p.
- SCHLUTER D & RE RICKLEFS (1993) Species diversity: an introduction to the problem. En: Schluter D & RE Ricklefs (eds) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*: 1-10. The University of Chicago Press, Chicago.
- SIELFELD W, N AMADO, J HERREROS, R PEREDO & A REBOLLEDO (1996) La avifauna del salar del Huasco: I Región, Chile. *Boletín Ornitológico* 3:17-24.
- SIMONETTI JA, A POIANI & KJ RAEDEKE (1984) Food habits of *Dusicyon griseus* in northern Chile. *Journal of Mammalogy* 65: 515-517.
- SIMONETTI JA, MT KALIN-ARROYO, AE SPOTORNO, E LOZADA, C WEBER, LE CORNEJO, J SOLERVICENS & E FUENTES (1992) Hacia el conocimiento de la diversidad biológica en Chile. En: G Halffter (ed) *La diversidad biológica de Iberoamérica. Acta Zoológica Mexicana, volumen especial 1*: 253-270.
- SIMONETTI JA, MT KALIN-ARROYO, AE SPOTORNO & E LOZADA, eds (1995) *Diversidad biológica de Chile*. CONICYT, Santiago.
- SIMONETTI JA (1995) *Diversidad biológica*. En: Simonetti JA, MT Kalin-Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds). *Diversidad biológica de Chile*: 1-4. CONICYT, Santiago.
- SOUTHWOOD TRE (1978) *Ecological methods*. Methuen, London.
- SPOTORNO A & A VELOSO (1990) Flora and fauna of the altiplano. En: WJ Schull & F Rothhammer (eds) *Strategies in human adaptation to a rigorous environment: the Aymara*: 19-32. Kluwer Academic Publications, Dordrecht, Netherlands.
- SPOTORNO AE, J SUFAN-CATALAN & LI WALKER (1994) Cytogenetic diversity and evolution of Andean species of *Eligmodontia* (Rodentia, Muridae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 59: 299-308.
- SPOTORNO AE, C ZULETA, A GANTZ, JR RAU, M ROSENMANN, A CORTES, G RUIZ, L YATES & JC MARIN (1998) Sistemática y adaptación de mamíferos, aves e insectos fitófagos de la Región de Antofagasta, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 00-00.
- STEBBINS JC (1998) Phylogenetic relationships and species limits within *Phyllotis* (Rodentia: Sigmodontinae): concordance between mtDNA sequence and morphology. *Journal of Mammalogy* 79: 573-593.
- STEBBINS JC (1995) Revision of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. *Fieldiana: Zoology, New Series* 80: 1-112.
- TAMAYO M & D FRASSINETTI (1980) Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 37: 323-399.
- TERBORGH J (1971) Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52: 23-40.
- THOMPSON JN (1996) Evolutionary ecology and the conservation of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 300-303.
- VELOSO A, M SALLABERRY, J NAVARRO, P ITURRA, J VALENCIA & N DIAZ (1982) Contribución sistemática al conocimiento de la herpetofauna del extremo norte de Chile. En: Veloso A & E Bustos (eds) *El ambiente natural y las poblaciones humanas de los Andes del norte grande*: 135-268. ROSTLAC, UNESCO. Montevideo, Uruguay.

- VELOSO A, JC ORTIZ, J NAVARRO, H NUÑEZ, P ESPEJO & MA LABRA (1995) Reptiles. En: Simonetti JA, MT Kalín-Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds) Diversidad biológica de Chile: 326-335. Comité Nacional de Diversidad Biológica-Comité Nacional de Investigación Científica y Tecnológica, Santiago.
- VILLAGRAN C, MT KALIN-ARROYO & J ARMESTO (1982) La vegetación de un transecto altitudinal en los Andes del norte de Chile. En: A Veloso & E Bustos (eds) El ambiente natural y las poblaciones humanas de los Andes del norte grande: 71-92. ROSTLAC, UNESCO, Montevideo, Uruguay.
- VUILLEUMIER F (1994) Biogeografía de las aves altoandinas: ensayo sobre algunos aspectos de su evolución. Anales del Instituto de la Patagonia 21:39-66.
- VUILLEUMIER F (1997) How many bird species inhabit the puna desert of the high Andes of South America? Global Ecology and Biogeography Letters 6: 149-153.
- WALKER LI, AE SPOTORNO & J ARRAU (1984) Cytogenetic and reproductive studies of two nominal subspecies of *Phyllotis darwini* and their experimental hybrids. Journal of Mammalogy 65: 220-230.
- WATT KEF (1968) Ecology and resource management: a quantitative approach. McGraw-Hill, New York.
- WHITTAKER RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21: 213-251.
- WHITTAKER R (1975) Communities and ecosystems. Macmillan Publishing Co., Inc., New York.
- WIENS JA (1985) Vertebrate responses to environmental patchiness in arid and semiarid ecosystems. En: Pickett STA and PS White (eds) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. 169-193. Academic Press.
- ZAR JH (1984) Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey.