

Patrones fenológicos en especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile

Phenological patterns in shrubs species from coastal desert in north-central Chile

SANDRA P. OLIVARES y FRANCISCO A. SQUEO

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena,
Casilla 599, La Serena, Chile
E-mail: fsqueo@elqui.cic.userena.cl

RESUMEN

Se evalúan los patrones fenológicos de 14 especies arbustivas nativas del desierto costero del norte-centro de Chile en dos años con precipitaciones contrastantes y se relacionan con sus hábitos (deciduo / siempre verde) y arquitectura radicular. En este estudio planteamos que debe existir una relación entre la actividad fenológica y la principal fuente de agua utilizada por la planta. Si esta hipótesis es correcta, se podría esperar que: 1) las especies con sistemas radiculares superficiales mostraran patrones fenológicos altamente dependientes de las precipitaciones en oposición a las especies con sistemas radiculares profundos, y 2) las especies deciduas mostraran una mayor actividad fenológica en un año lluvioso respecto a un año seco. Para esto se determinó los periodos de actividad vegetativa, yemación vegetativa, yemación floral, floración y fructificación, además de la longitud y número de hojas del eje principal en diez individuos por especies, cada quince días entre junio de 1996 y mayo de 1998. En un ciclo de crecimiento anual iniciado con un invierno seco (1996, pp = 46,6 mm), la mayoría de las especies deciduas, comenzaron su fenofase de crecimiento vegetativo a principios de invierno. La yemación vegetativa se extendió entre mediados de invierno y principio de verano en la mayoría de las especies. La fenofase de yemación floral se presentó sólo en 12 especies. Las especies deciduas alcanzaron un mayor porcentaje de yemas florales. La mayoría de las especies florecieron a principios de primavera. Las primeras especies fructificaron a mediados de octubre de 1996, en tanto que las últimas continuaron hasta el otoño de 1997. En un año lluvioso (1997, pp = 233,4 mm), la mayoría de las especies presentaron actividad vegetativa y procesos reproductivos de mayor magnitud que el año anterior. La actividad vegetativa comenzó a fines de otoño extendiéndose hasta marzo de 1998. La yemación vegetativa se presentó entre junio y diciembre. La mayoría de las especies presentaron la fenofase de yemación floral entre agosto y diciembre. Las primeras especies florecieron a principios de julio, en tanto que las últimas a principios de diciembre. La fructificación ocurrió entre agosto de 1997 y mediados de mayo de 1998. Los resultados encontrados en este estudio fenológico, sugieren la existencia de a lo menos dos grupos de especies con diferentes respuesta a la disponibilidad de agua, unas que presentan patrones fenológicos dependientes de las precipitaciones y otras que son menos dependientes de las precipitaciones. Independiente de la arquitectura radicular, todas las especies presentaron la mayor actividad vegetativa en los meses de invierno-primavera, y los mínimos a fines de verano y otoño. En comparación con las especies siempre verdes, las especies deciduas tienen una mayor respuesta en un año lluvioso. No se encontró consistencia entre los grupos de especies formados en base a sus similitudes en las fenofases vegetativas en comparación con las reproductivas. En un análisis particular para evaluar el efecto del microhábitat sobre una especie con sistema radicular superficial, se encontró que los individuos de *Heliotropium stenophyllum* que crecían en Fondo de Quebrada presentaron fenofases más largas y de mayor magnitud que los individuos de esta especie que crecían en la Base y Media Ladera, microhábitats con una menor disponibilidad de agua en el suelo.

Palabras clave: fenología, floración, fructificación, zonas áridas, desierto, Chile.

ABSTRACT

The phenological patterns of 14 native shrubs species from the coastal desert of North-Central Chile were evaluated in two contrasting rainfall years and they were related with habit (deciduous / evergreen) and root architecture. In this study we hypothesize that there exist a relationships between the phenological activity and the mean source of water used by the plant. If this hypothesis is true, it should be expected that: 1) the species with shallow root systems show phenological patterns highly dependent on precipitation contrasting with the species with deep root systems, and 2) the deciduous species show a higher phenological activity in a wet than in a dry year. Vegetative growth, vegetative bud burst, floral bud burst, flowering and fructification, in addition to length and leaf number of principal branch in 10 plants for species, was determined bi-weekly between June 1996 and May 1998. In the growing season initiated during a dry winter (1996, pp = 46.6 mm), most of the deciduous species started their vegetative growth in early winter. In most of the species, the vegetative bud burst occurred between mid winter and early summer. Floral bud burst occurred in

only 12 species. The deciduous species had the highest percentage of floral bud burst. Most of the species flowered in early spring. The early species fructified by mid October in 1996, whereas the latter species lasted until fall 1997. In a wet year (1997, pp = 233.4 mm), most of the species showed higher vegetative growth and reproductive processes than the previous year. The vegetative growth started at the end of fall and lasted until March 1998. The vegetative bud burst was between June and December. Most of the species had floral bud burst between August and December. The early species flowered in early July, while the later ones do it in early December. The fructification occurred between August 1997 and mid May 1998. The results found in this study suggest that there are at least two groups of species with different response to water availability, some species showing phenological patterns which depend on precipitation, and others less dependent on precipitation. Regardless of the root architecture, all the species show the higher vegetative activity in the winter-spring seasons, and the lower ones at the end of the summer and fall. Compared with evergreen species, the deciduous species had a higher response in a rainy year. There was not consistence between the group of species formed according to their vegetative phenophases similarities in comparison with the reproductives ones. In a particular analysis to evaluate the effect of microhabitat on a shallow root system species, we found that plants of *Heliotropium stenophyllum* growing at the bottom of a creek showed more extended phenophases than individuals growing at the foot and mid slope, where a lower soil-water availability exists.

Key words: phenology, flowering, fructification, arid zone, desert, Chile.

INTRODUCCION

El periodo de tiempo en que ocurren los eventos biológicos puede ser crítico para la supervivencia y reproducción de las plantas (Harper 1977, Rathcke & Lacey 1985). Según Lieth (1974), la fenología es «el estudio del tiempo de ocurrencia de los eventos biológicos, las causas de estos periodos considerando las fuerzas bióticas y abióticas y la interrelación entre las fases de la misma o diferentes especies». El ciclo de vida de una planta se puede dividir, entre otras, en las siguientes fenofases: germinación, actividad vegetativa juvenil, actividad vegetativa adulta, floración, fructificación y la dispersión de sus semillas (Rathcke & Lacey 1985).

Los patrones fenológicos pueden estar determinados, a demás de los factores genéticos (Kochmer & Handel 1986, Bull 1987), por ciertas condiciones ambientales y de disponibilidad de recursos, como por ejemplo, bajas precipitaciones, altas radiaciones, fotoperiodo, temperaturas extremas, humedad y altas tasas de evaporación, herbivoría (Mc Farland 1985, Montenegro 1987, Arroyo et al. 1981, 1988, Rozzi et al. 1989, Jones 1992, Squeo et al. 1994, 1996, Agnew 1997, Johnstone & Henry 1997, Riveros & Smith-Ramírez 1997).

En grandes extensiones de la superficie de la tierra, la falta de agua es el principal factor que limita la productividad vegetal (Jones 1992, Ramball 1993). Los ecosistemas desérticos se caracterizan por una gran variabilidad interanual de las precipitaciones, las cuales no sobrepasan los 100

mm promedio al año (Nilsen et al. 1987). En estos sistemas la producción primaria está muy ligada a la adición de agua en los suelos en un determinado tiempo, donde las diferentes precipitaciones pueden tener grandes consecuencias en los sucesos biológicos de los individuos (Anderson 1971, Beatley 1974, Ackerman 1979, Aljaro & Montenegro 1981, Kemp 1983).

El crecimiento es uno de los primeros procesos biológicos en ser afectados con la limitación de agua (Aljaro & Montenegro 1981, Kemp 1983, Kramer & Boyer 1995), lo que además puede tener consecuencias en los sucesos biológicos de la siguiente temporada (Beatley 1974). La ocurrencia o no de una lluvia regional fuerte, de al menos 25 mm, es un factor simple pero de gran importancia para determinar el crecimiento y los procesos reproductivos de la planta (Turner & Randall 1986). El agua es uno de los factores abióticos más importantes en el crecimiento de la planta y el inicio de las fenofases (Beatley 1974, Kramer & Boyer 1995).

Los eventos fenológicos son procesos estrechamente ligados a las estrategias de distribución de carbono en la planta (Montenegro 1987, Montenegro et al. 1997, Navas et al. 1997). La distribución de recursos a las raíces, puede resultar en el mejoramiento de la captación de agua y nutrientes (Cody 1986). En sistemas desérticos, una porción importante de la biomasa puede estar localizada bajo el suelo (Caldwell & Richards 1990, Jones 1992, Canadell et al. 1996, Jackson et al. 1996). En suelos con bajo contenido de agua, las

plantas en general responden con un crecimiento continuo de las raíces pero disminuyen su crecimiento del vástago (Kramer & Boyer 1995), modificando eventualmente los patrones fenológicos.

En este trabajo se evalúan los patrones fenológicos de 14 especies arbustivas nativas en un ecosistema del desierto costero del Norte Chico de Chile en dos años con precipitaciones contrastantes, y se relacionan con sus hábitos (decidua/siempre verde) y arquitectura radicular. Olivares et al. (1998)¹ describió tres arquitecturas radiculares básicas en las mismas especies del presente estudio, estas son: a) sistemas radiculares superficiales, b) profundos y c) dimórficos (con ambos sistemas radiculares). Las especies de sistema radicular profundo utilizarían primariamente agua subterránea; las especies con sistema radicular superficial utilizan el agua de las precipitaciones, mientras que las con sistema radicular dimórfico tendrían acceso a ambas fuentes de agua.

Bajo la situación del potencial uso de distintas fuentes de agua y de la existencia de dos hábitos contrastantes (i.e., deciduo y siempre verdes) entre las especies arbustivas de desierto, es posible esperar la existencia de a lo menos dos grupos de especies con diferente respuesta a la disponibilidad de agua: unas que respondan a pulsos de agua y otras que ocupen este recurso en situaciones más escasas, pero más constantes en el periodo de tiempo (Tilman 1984). Sala y Lauenroth (1982) muestran que pequeños eventos de precipitación (i.e., < 5 mm) pueden ser importantes para algunas especies de zonas áridas que presentan arquitectura radicular superficial. En el otro extremo, especies con raíces profundas que acceden a aguas subterráneas son poco influenciadas por las precipitaciones (Nilsen et al. 1987, Baranelli et al. 1995, Canadell et al. 1996) Nosotros ponemos a prueba la hipótesis de

que debería existir una relación entre la actividad fenológica y la principal fuente de agua utilizada por la planta. Si esta hipótesis es correcta, se podría predecir que: a) las especies con sistemas radiculares superficiales, mostrarán patrones fenológicos altamente dependiente de las precipitaciones en oposición a las especies con sistemas radiculares profundos. b) las especies deciduas deberían mostrar una mayor actividad fenológica en un año lluvioso con respecto a un año seco.

MATERIALES Y METODOS

Sitio de estudio

El estudio fue realizado en la Quebrada El Romeral ubicada a 29°43' S y 71°15' O, 300 msnm, a 21 km al norte de la ciudad de La Serena (Fig. 1). La Quebrada El Romeral se ubica dentro de la región climática tipo mediterráneo árido con influencia de neblinas. Según datos aportados por C. Jorquera y F.A. Squeo (Universidad de La

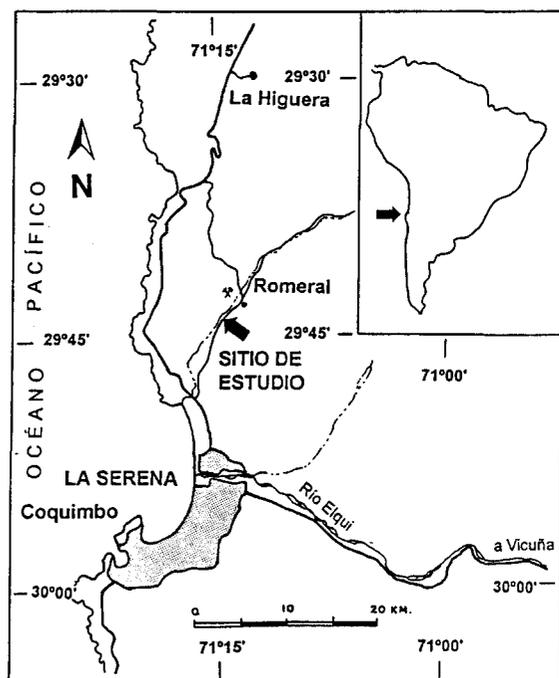


Fig. 1. Localización del sitio de estudio, Quebrada El Romeral, norte-centro de Chile.

Location of the study site, Quebrada El Romeral, north-central Chile.

¹ OLIVARES N, CB JORQUERA, E GROTE, JR EHLERINGER & FA SQUEO (1998) Arquitectura radicular y fuentes de agua utilizadas por especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile. VII Reunión Anual de la Sociedad de Ecología de Chile. La Serena, julio 24-25 1998. Programa y Resúmenes: 10-11.

Serena) provenientes de estación meteorológica en el sitio de estudio, la precipitación total en los años 1996 y 1997 fueron de 46,6 y 233,4 mm, respectivamente. Durante 1996, las temperaturas promedios mensuales fluctuaron entre 12,9°C y 20,3°C, con una mínima absoluta de 4,4°C y una máxima absoluta de 28,4°C. La humedad relativa promedio diaria se mantuvo entre 58,6% y 71,7%. En 1997, la temperatura media anual fue de 17,1°C, fluctuando las medias mensuales entre 14,1°C y 20,3°C. El promedio de las temperaturas mensuales máximas varió entre 25,4°C y 17,7°C. Las mínimas mensuales fluctuaron entre 9,9°C y 15,2°C. La temperatura mínima absoluta fue 6,1°C y la máxima absoluta 30°C. La humedad relativa promedio varió entre 60,2 y 68,3%.

Vegetación

La cobertura vegetal de especies arbustivas en la Quebrada El Romeral varía entre un 20 y 30%, con cambios en las especies dominantes (Squeo et al. 1990). En las planicies del sitio de estudio, la especie dominante es *Haplopappus parvifolius*, seguida de *Senna cumingii* y *Pleocarpus revolutus*. En las quebradas, las especies dominantes más importantes son *Pleocarpus revolutus* y *Senna cumingii*. En las laderas de exposición ecuatorial, dominan *Heliotropium stenophyllum*, *Haplopappus parvifolius*, *Opuntia miquelii* y *Cordia decandra*, mientras que en las laderas de exposición polar, las especies dominantes son *Haplopappus parvifolius*, *Balbisia peduncularis*, *Proustia cuneifolia* y *Baccharis paniculata*.

Especies estudiadas y registro fenológico

Se seleccionaron 14 especies arbustivas características del desierto costero del norte-centro de Chile presentes en el área de estudio, las que crecían en la situación de Fondo de Quebrada (Tabla 1). Adicionalmente se evaluó la influencia del microhábitat en *Heliotropium stenophyllum* que crecía en Fondo de Quebrada, Base y Me-

dia Ladera. Se escogieron 10 individuos al azar por especie los que se protejieron con cercos para evitar la entrada de herbívoros mayores (caprino y caballos). Los registros fenológicos se realizaron en una rama terminal por individuo cada quince días, a partir del 6 de Junio de 1996 hasta el 11 de Mayo de 1998, cubriendo dos ciclos de crecimiento anual. Los parámetros evaluados fueron: actividad vegetativa (presencia de hojas y tallos fotosintéticos), yemas vegetativas (presencia de yemas vegetativas), yemas florales (presencia de yemas florales), floración (número de flores), fructificación (presencia de frutos), además de la longitud y número de hojas del eje principal. Para cada especie y fecha de muestreo se obtuvo la media de los diez individuos utilizados.

Para evaluar si existían grupos de especies con un comportamiento fenológico semejante, se realizó un análisis de similitud para cada fenofase (S_{jk}), utilizando el índice de Colwell & Futuyma (1971):

$$S_{jk} = 1 - 1/2 \sum_{i=1}^t [P_{ij} - P_{ik}]$$

donde P_{ij} y P_{ik} son la proporción de la fenofase en el tiempo i -ésimo para las especies j y k . En base a la matriz de similitud se construyó un dendrograma para cada fenofase (Goldsmith et al. 1986).

RESULTADOS

Actividad vegetativa

El inicio de esta fenofase en las especies deciduas coincidió con las precipitaciones caídas durante el invierno en ambas temporadas (Fig. 2). La mayoría de las especies deciduas presentaron actividad vegetativa entre julio y diciembre en el periodo 1996-97, mientras que se extendió hasta el otoño en el periodo 1997-98. La duración promedio de la actividad vegetativa en el año seco fue cercano a 4 meses, con un máximo de 7 meses en el caso de *Proustia cuneifolia* y un mínimo 3 meses en *Oxalis gigantea*, mientras que en el año lluvioso el promedio superó los 10 meses.

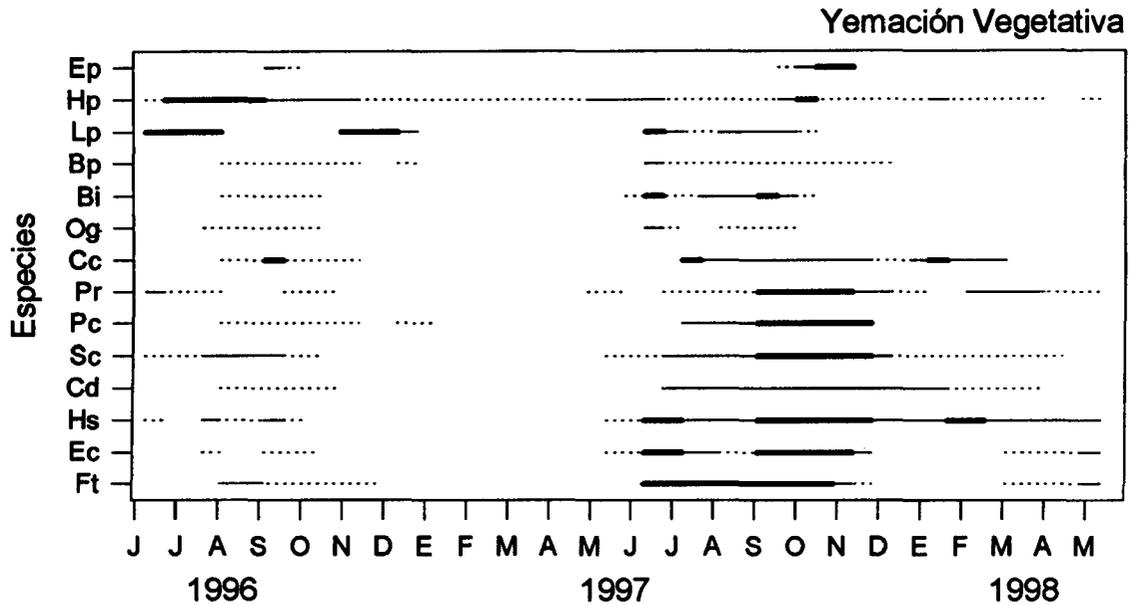


Fig. 4. Fenofase de yemación vegetativa en 14 especies arbustivas durante dos ciclos de crecimiento anual, Quebrada Romeral, norte-centro de Chile. Las líneas indican que sobre el 5% (línea punteada), 25% (línea continua delgada) ó 50% (línea continua gruesa) de los individuos se encontraban en esta fenofase. Ver los códigos de las especies en la Tabla 1.

Phenophase of vegetative bud burst in 14 shrubs species during two growing seasons, Quebrada El Romeral, north-central Chile. The lines show that over 5% (dotted line), 25% (thin continuous line) or 50% (thick continuous line) of the individuals were in that phenophase. See species codes in Table 1.

y agosto, extendiéndose hasta principios de octubre (Fig. 4). El promedio de duración de la yemación vegetativa fue cercano a 3 meses. En el segundo ciclo anual (1997-98), la actividad de yemación vegetativa presentó una mayor duración. La mayor parte de las especies iniciaron esta fenofase entre junio y noviembre, extendiéndose algunas de ellas hasta marzo de 1998, en especial las especies siempre verdes. El máximo fue de 5 meses (e.g., *Flourenzia thurifera*, *Encelia canescens*, *Heliotropium stenophyllum*), y el mínimo 2 meses (i.e., *Ephedra chilensis*).

A nivel comunitario se distinguen 2 grupos de especies con similitudes mayores al 60%, y otras cuatro especies más separadas (Fig. 5).

Grupo 1: Formado por siete especies que durante 1996-97 presentaron esta fenofase entre fines de julio y septiembre. En el periodo 1997-98, estas especies comenzaron a fines de junio extendiéndose en la mayoría de ellas hasta noviembre, a excepción de *Heliotropium stenophyllum* que mantiene las yemas vegetativas hasta el fin

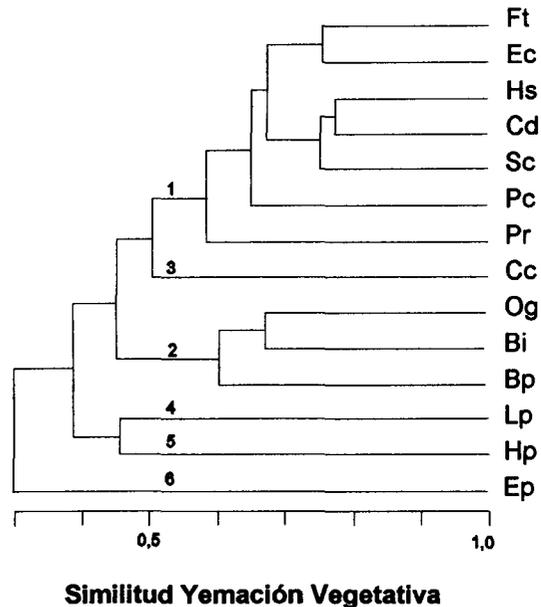


Fig. 5. Dendrograma para la fenofase de yemación vegetativa en 14 especies arbustivas durante dos ciclos de crecimiento anual, Quebrada Romeral, norte-centro de Chile. Ver los códigos de las especies en la Tabla 1.

Dendrogram for the vegetative bud burst phenophase during two growing seasons at Quebrada El Romeral, north-central Chile. See species codes in Table 1.

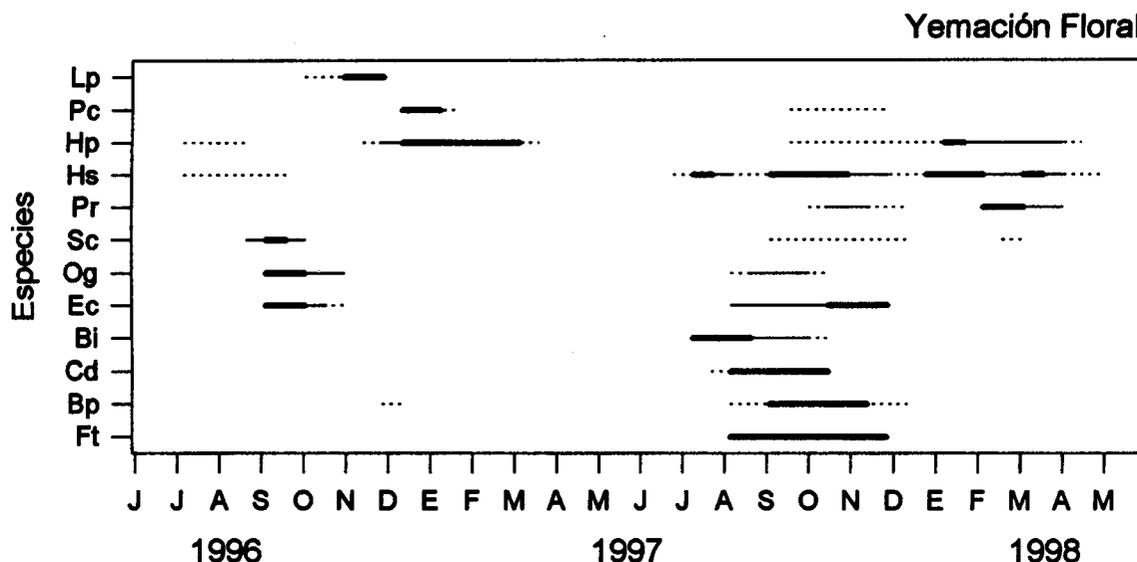


Fig. 6. Fenofase de yemación floral en 14 especies arbustivas durante dos ciclos de crecimiento anual, Quebrada Romeral, norte-centro de Chile. Las líneas indican que sobre el 5% (línea punteada), 25% (línea continua delgada) ó 50% (línea continua gruesa) de los individuos se encontraban en esta fenofase. Ver los códigos de las especies en la Tabla 1.

Phenophase of floral bud burst in 14 shrubs species during two growing seasons, Quebrada El Romeral, north-central Chile. The lines show that over 5% (dotted line), 25% (thin continuous line) or 50% (thick continuous line) of the individuals were in that phenophase. See species codes in Table 1.

del estudio en mayo de 1998. La duración promedio fue de cercana a los 6 meses, el doble que el año seco.

Grupo 2: Estas tres especies deciduas presentaron yemas vegetativas durante los dos años, pero la yemación vegetativa fue más importante y de mayor duración en el segundo ciclo anual (1997-98).

Yemación floral

Las primeras especies comenzaron la fenofase de yemación floral en primavera de la temporada 1996-97 (i.e., *Heliotropium stenophyllum*, *Haplopappus parvifolius*, *Senna cumingii*), mientras que la última en comenzar esta fenofase fue *Proustia cuneifolia* a fines de primavera (Fig. 6). El promedio de duración de la yemación floral fue cercana a los 2 meses, con un máximo de 4 meses (e.g., *Haplopappus parvifolius*) y un mínimo de 1 mes (e.g., *Heliotropium stenophyllum*). Durante el periodo 1997-98, las primeras especies presentaron yemas florales a principios de invierno, mientras que las últimas a principios de primavera. *Heliotropium stenophyllum* y *Haplopappus parvifolius* continuaron con yemas florales hasta finales del estudio.

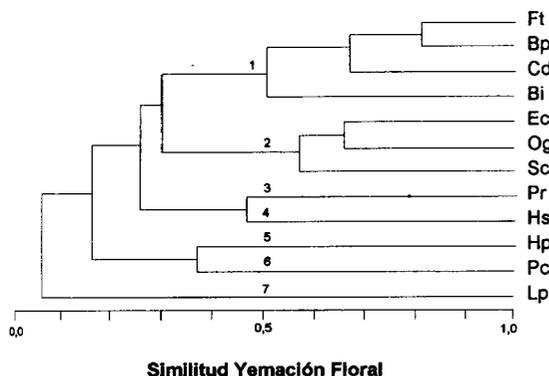


Fig. 7. Dendrograma para la fenofase de yemación floral durante dos ciclos de crecimiento anual, Quebrada Romeral, norte-centro de Chile. Ver los códigos de las especies en la Tabla 1.

Dendrogram for the floral bud burst phenophase during two growing seasons at Quebrada El Romeral, north-central Chile. See species codes in Table 1.

El análisis de similitud permite reconocer sólo dos grupos de especies con afinidades mayores al 50%, mientras que otras cinco especies poseen similitudes menores (Fig. 7).

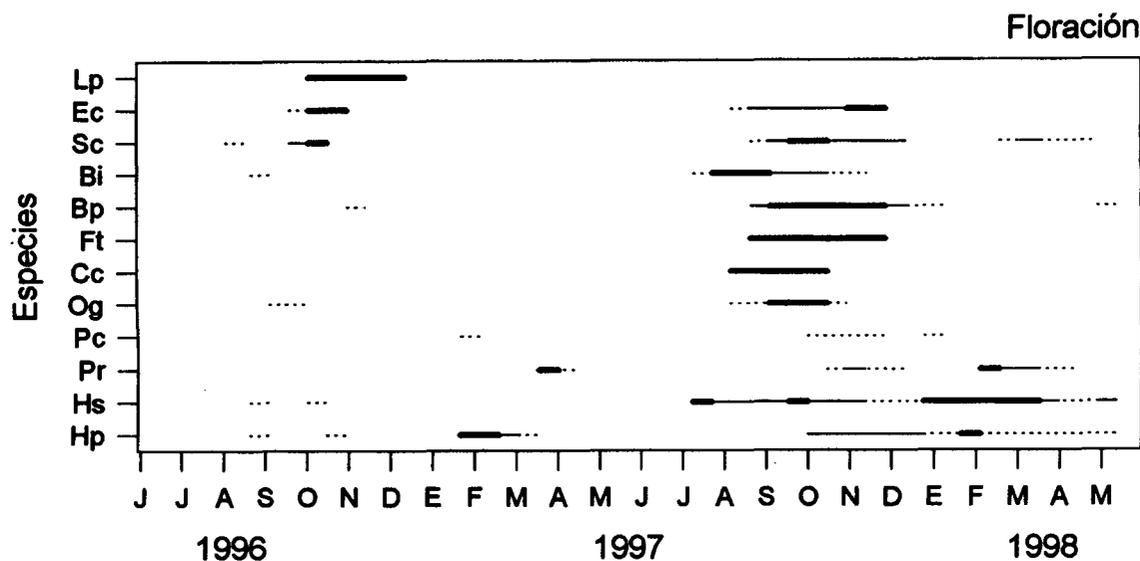


Fig. 8. Fenofase de floración en especies arbustivas durante dos ciclos de crecimiento anual, Quebrada Romeral, norte-centro de Chile. Las líneas indican que sobre el 5% (línea punteada), 25% (línea continua delgada) ó 50% (línea continua gruesa) de los individuos se encontraban en esta fenofase. Ver los códigos de las especies en la Tabla 1.

Phenophase of flowering in shrubs species during two growing seasons, Quebrada El Romeral, north-central Chile. The lines show that over 5% (dotted line), 25% (thin continuous line) or 50% (thick continuous line) of the individuals were in that phenophase. See species codes in Table 1.

Grupo 1: Sólo dos de las cuatro especies presentaron alguna actividad de yemas florales entre mediados de invierno y principios de verano en el periodo 1996-97. Esta fenofase se concentró entre mediados de invierno y fines de primavera del periodo 1997-98.

Grupo 2: Las tres especies de este grupo presentaron yemas florales en los 2 años de estudio, pero con mayor actividad en el año seco.

Floración

A nivel comunitario, la floración durante el periodo 1997-98 fue cercana a los 7 meses, el doble que en el año seco (Fig. 8). El análisis de similitud muestra claramente dos grupos de especies con afinidades mayores a 30-40% (Fig. 9).

Grupo 1: Formado por 4 especies, tres de ellas siempre verdes, que florecen en primavera verano de ambos años, aunque concentran su floración en los meses de verano.

Grupo 2: Este grupo lo integran 7 especies que florecen en invierno - primavera. Cinco de ellas presentaron mayor floración en el año lluvioso, mientras que *Senna cumingii* y *Encelia canescens* presentaron una mayor proporción de flores en el año seco, aunque una mayor duración de esta fenofase en el año lluvioso.

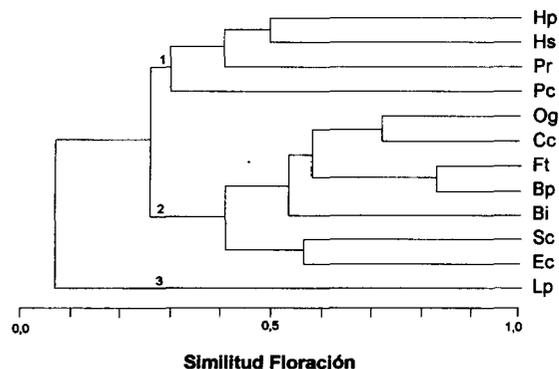


Fig. 9. Dendrograma para la fenofase de floración en especies arbustivas durante dos ciclos de crecimiento anual, Quebrada Romeral, norte-centro de Chile. Ver los códigos de las especies en la Tabla 1.

Dendrogram for the flowering phenophase in shrubs species during two growing seasons at Quebrada El Romeral, north-central Chile. See species codes in Table 1.

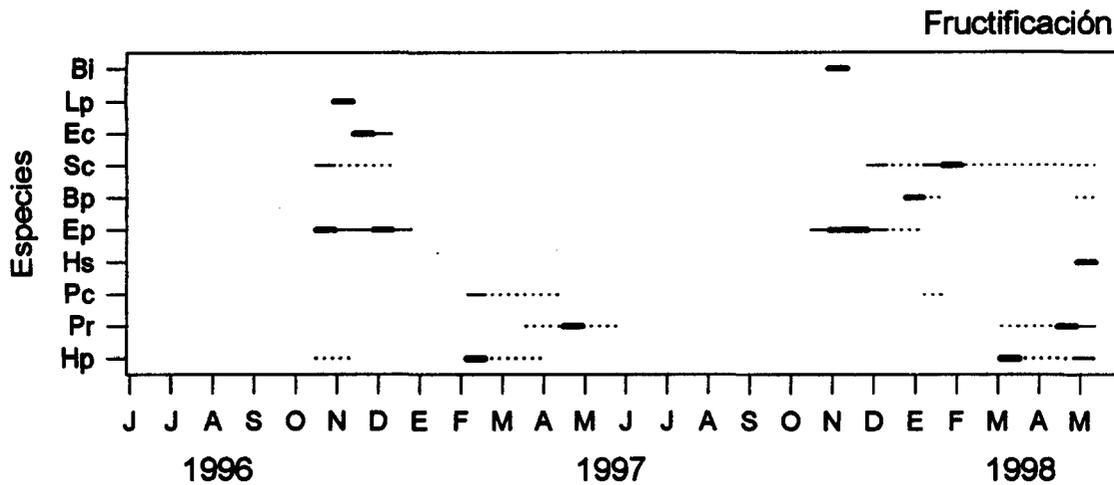


Fig. 10. Fenofase de fructificación en especies arbustivas durante dos ciclos de crecimiento anual, Quebrada Romeral, norte-centro de Chile. Las líneas indican que sobre el 5% (línea punteada), 25% (línea continua delgada) ó 50% (línea continua gruesa) de los individuos se encontraban en esta fenofase. Ver los códigos de las especies en la Tabla 1.

Phenophase of fructification in shrubs species during two growing seasons, Quebrada El Romeral, north-central Chile. The lines show that over 5% (dotted line), 25% (thin continuous line) or 50% (thick continuous line) of the individuals were in that phenophase. See species codes in Table 1.

Fructificación

La fructificación se encuentra desfasada respecto a la floración en a lo menos 2 meses (Fig. 10). En el periodo 1996-97 la primera especie en iniciar su fructificación fue *Haplopappus parvifolius* a fines de invierno, y *Proustia cuneifolia* junto a *Pleocarphus revolutus* fueron las últimas en terminar hacia julio de 1997. En el pe-

riodo 1997-98, la fenofase de fructificación comenzó en octubre de 1997. La mayor parte de las especies se encontraba en esta fenofase entre principios de noviembre de 1997 y mediados de febrero de 1998.

A nivel comunitario, el dendograma muestra la formación de 2 grupos de especies, aunque con bajas afinidades (Fig. 11).

Grupo 1: Este grupo de especies concentró su fructificación entre mediados de verano y otoño en ambos años.

Grupo 2: Estas especies fructificaron entre primavera y verano en ambos años, con una duración de 3 a 4 meses. Sin embargo, *Ephedra chilensis* no fructificó el primer año y *Encelia canescens* en el segundo año.

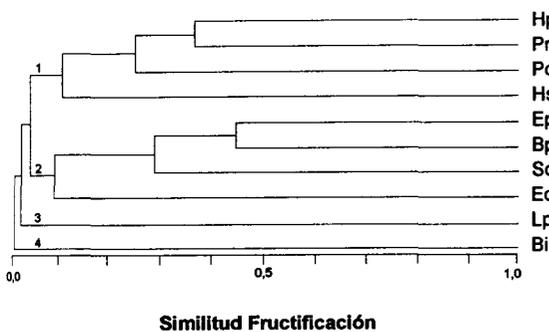


Fig. 11. Dendrograma para la fenofase de fructificación en especies arbustivas durante dos ciclos de crecimiento anual, Quebrada Romeral, norte-centro de Chile. Ver los códigos de las especies en la Tabla 1.

Dendrogram for the fructification phenophase in shrubs species during two growing seasons at Quebrada El Romeral, north-central Chile. See species codes in Table 1.

Crecimiento en longitud y número de hojas

Las nueve especies deciduas presentaron una fuerte estacionalidad en el crecimiento acumulativo del tallo y en el número de hojas (Fig. 12). El inicio de esta actividad vegetativa ocurrió luego de las precipitaciones invernales de 1996, prolongándose hasta mitad del verano. En el segundo ciclo anual, todas estas especies comenzaron entre junio y julio, y alcanzaron el máximo a fines de primavera. La mayoría de estas

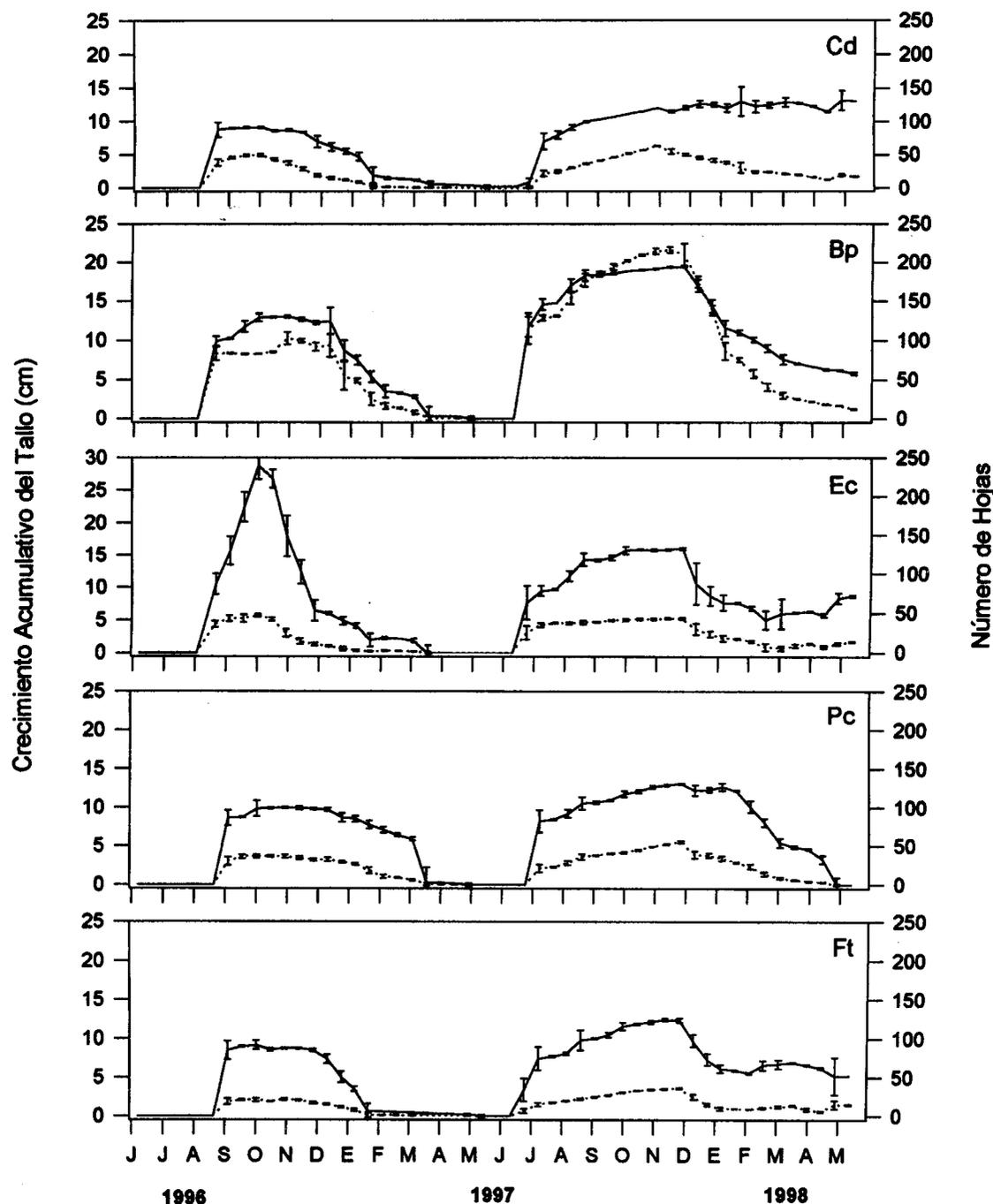


Fig. 12. Véase leyenda en página siguiente. See legend in next page.

especies continuaron activas hasta fines de otoño de 1998.

Las especies siempre verdes mantuvieron actividad durante los dos ciclos de crecimiento anual, pero presentaron una mayor actividad durante 1997-98 (Fig. 13). *Ephedra chilensis* presentó un aumento gradual de su tamaño durante el periodo de

registro. *Haplopappus parvifolius* presentó un mayor crecimiento en longitud durante 1997-98, pero el número de hojas fue mayor durante 1996-97. *Senna cumingii* presentó un bajo crecimiento entre fines de verano y fines de otoño de 1996-97, pero lo recuperó rápidamente alcanzando su máximo a mediados de primavera.

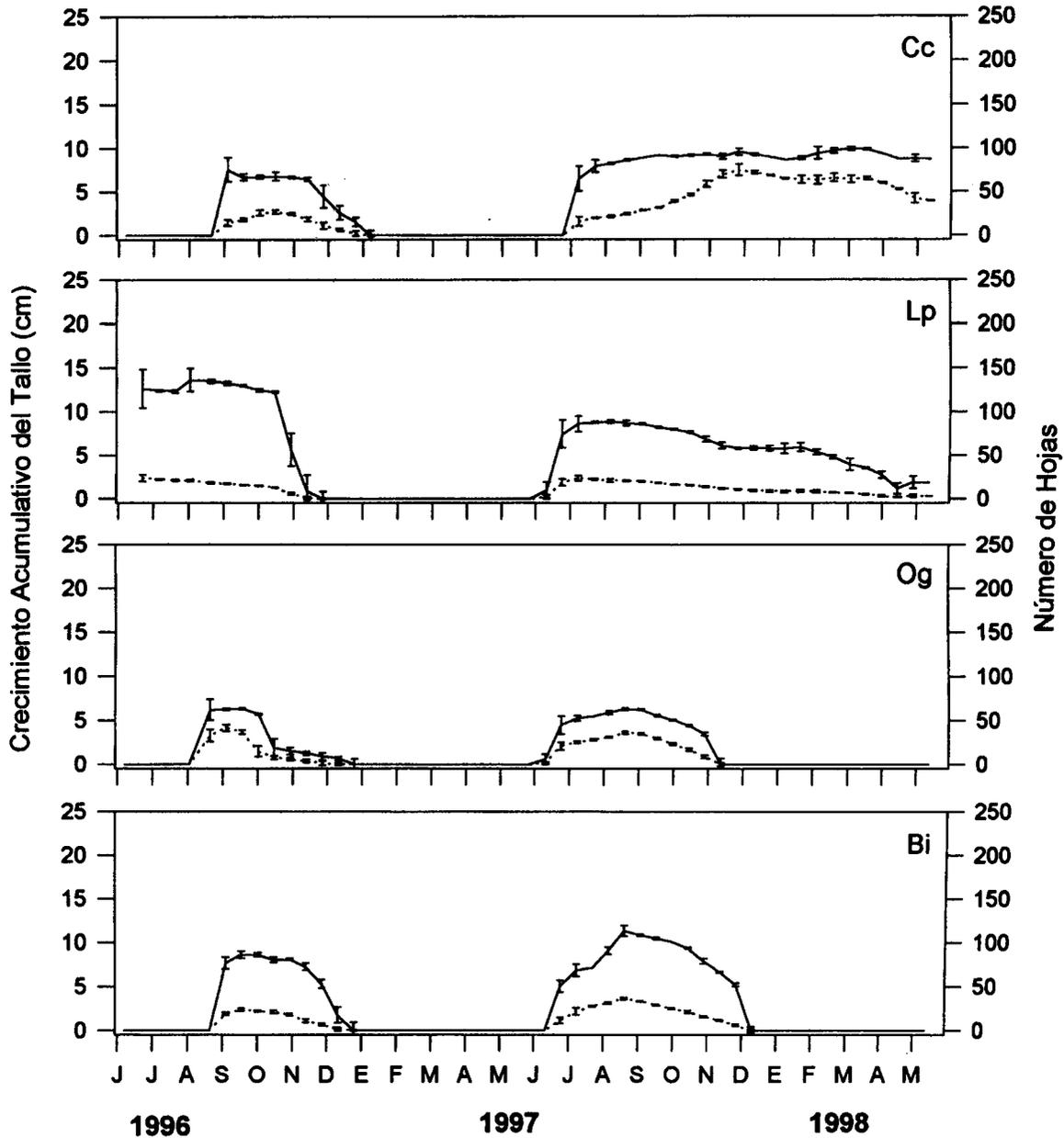


Fig. 12. Crecimiento del vástago (—) y número de hojas fotosintéticamente activas (- - -) en 9 especies de arbustos deciduos durante dos ciclos de crecimiento anual, Quebrada Romeral, norte-centro de Chile. Ver los códigos de las especies en la Tabla 1.

Shoot growth (—) and number of photosynthetically active leaves (- - -) in 9 deciduous shrubs species during two growing seasons, Quebrada El Romeral, north-central Chile. See species codes in Table 1.

Relación entre las fenofases

Todas las especies siempre verdes forman un grupo coherente en la fenofase actividad vegetativa, sin embargo sólo tres de

ellas están en el mismo grupo de yemación vegetativa (i.e., *Pleocarpus revolutus*, *Heliotropium stenophyllum* y *Senna cumnigii*) (Tabla 1). Cuatro especies deciduas presentaron un comportamiento

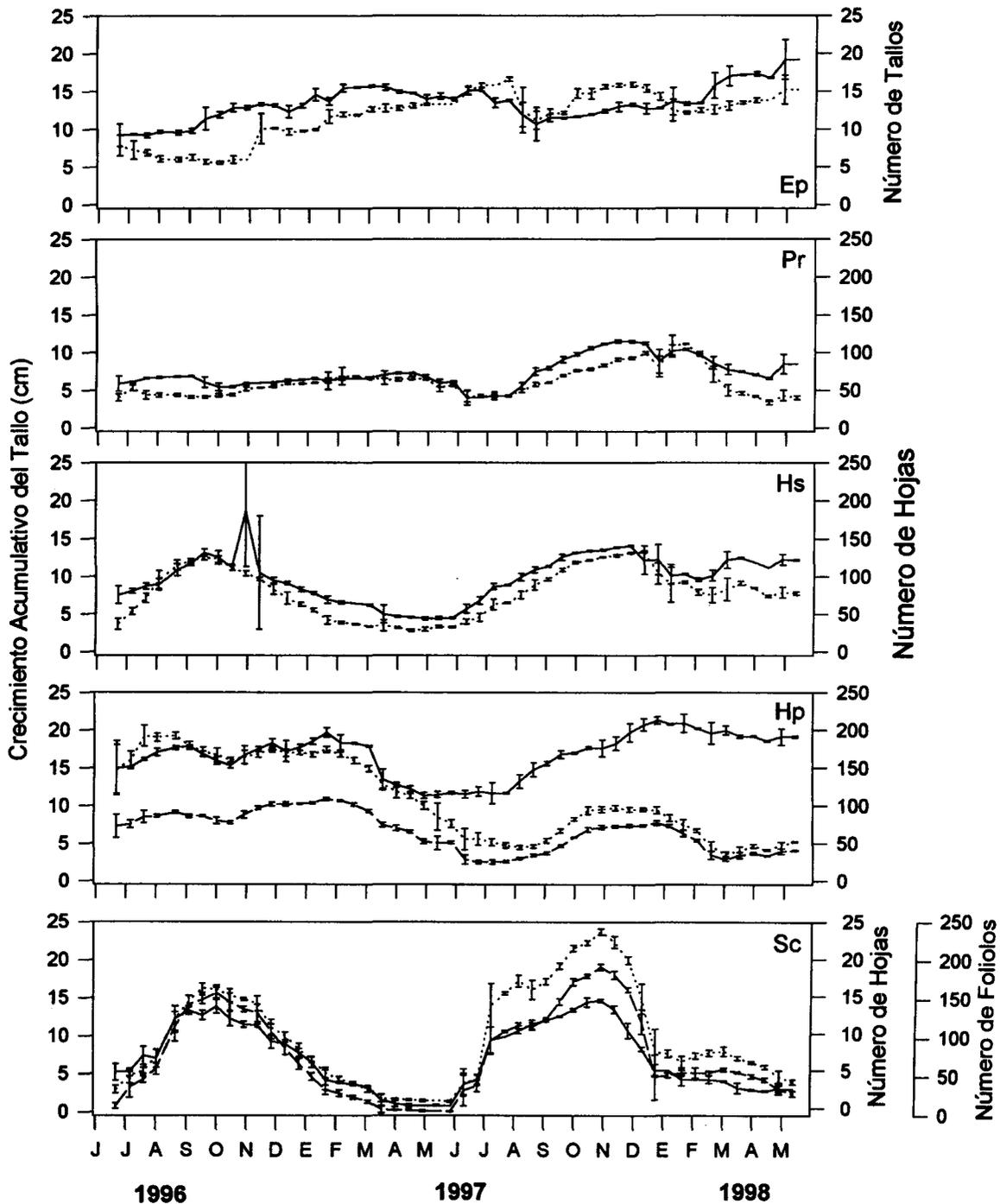


Fig. 13. Crecimiento del vástago (—) y número de hojas fotosintéticamente activas (.....) en 5 especies de arbustos siempre verdes durante dos ciclos de crecimiento anual, Quebrada Romeral, norte-centro de Chile. Ver los códigos de las especies en la Tabla 1. En *Haplopappus parvifolius* se muestra adicionalmente el número de hojas nuevas (.....) y viejas (- - -). En *Senna cumingii* se muestra el número de hojas (.....) y el número de folíolos (- - -).

Shoot growth (—) and number of photosynthetically active leaves (.....) in 5 evergreen shrubs species during two growing seasons, Quebrada El Romeral, north-central Chile. See species codes in Table 1. In *Haplopappus parvifolius* the number of new (.....) and old (- - -) leaves is showed. In *Senna cumingii* leaves (.....) and folioles (- - -) number is showed.

semejante en las fenofases vegetativas (i.e., *Cordia decandra*, *Flourensia thurifera*, *Proustia cuneifolia* y *Encelia canescens*). Las restantes 7 especies no pertenecen a los mismos dos grupos de fenofases.

En las fenofases reproductivas se encontraron dos grupos de especies con comportamiento semejante (Tabla 1). Un primer grupo corresponde a las especies deciduas *Balbisia peduncularis*, *Flourensia thurifera*

y *Bridgesia incisifolia*. Un segundo grupo esta formado por dos especies deciduas (*Oxalis gigantea* y *Encelia canescens*) y una siempre verde con recambio anual de hojas (*Senna cumingii*).

Entre las 11 comparaciones posibles, no se encontró ningún par de especies que compartiera el mismo grupo en las fenofase vegetativa y reproductiva (comparar las últimas dos columnas en Tabla 1). Tam-

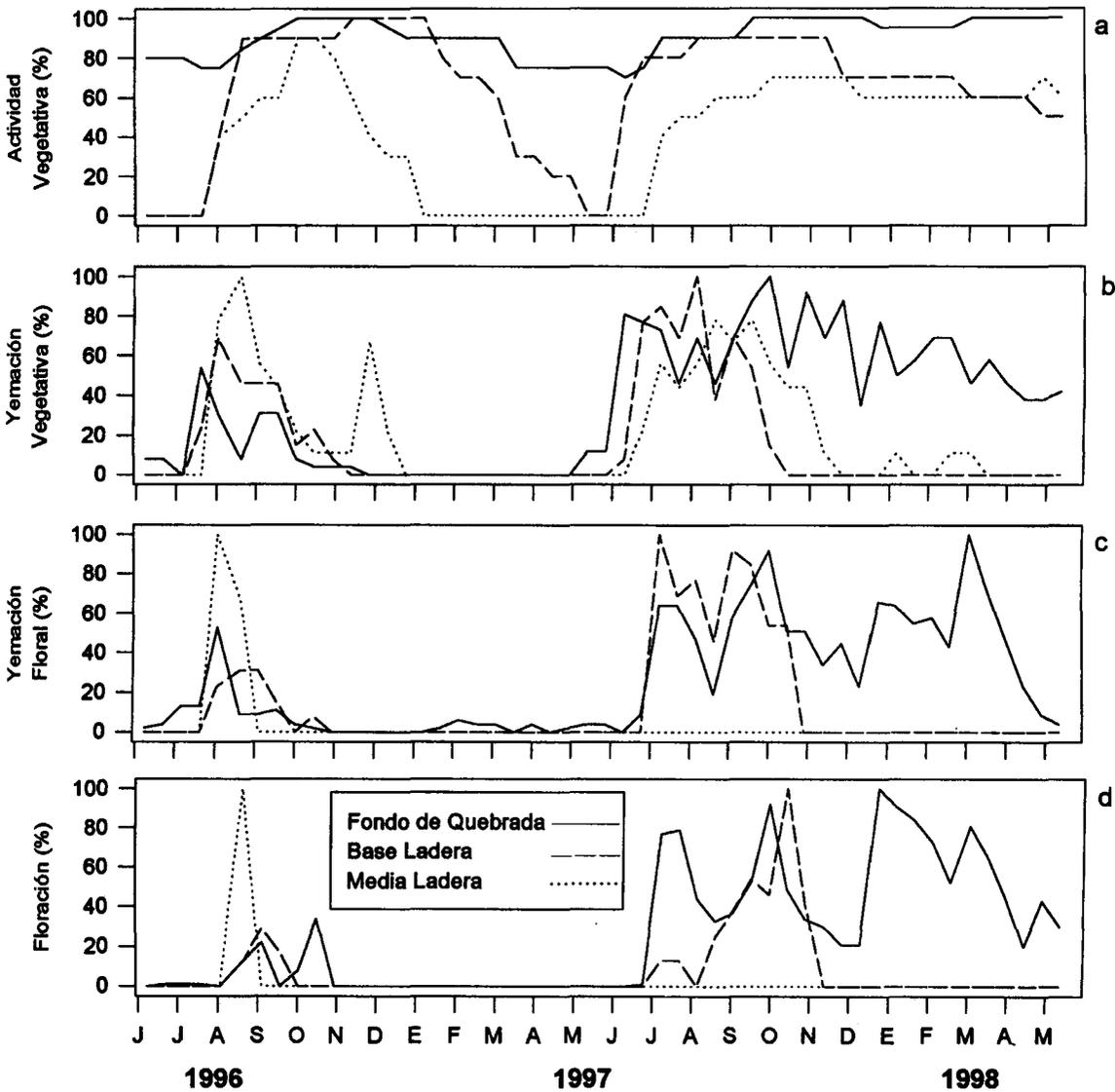


Fig. 14. Fenofases de actividad vegetativa (a), yemación vegetativa (b), yemación floral (c) y floración (d) para individuos de *Heliotropium stenophyllum* que crecían en fondo de quebrada, base de ladera y media ladera durante dos ciclos de crecimiento anual, Quebrada Romeral, norte-centro de Chile.

Vegetative growth (a), vegetative bud burst (b), floral bud burst (c) and flowering (d) for *Heliotropium stenophyllum* individual growing at the bottom of a creek, foot and mid slope during two growing seasons, Quebrada El Romeral, north-central Chile.

co se encontró consistencia entre los grupos según ambos tipos de fenofases y los sistemas radiculares. En los dos grupos de las fenofases vegetativas existen especies con sistema radicular superficial, dimórfico (ambas arquitecturas radiculares permitirían absorber agua de las capas superficiales del suelo) o profundo. Las especies de los dos grupos de las fenofases reproductivas poseen arquitectura radicular superficial o dimórfica.

Efecto del microhábitat sobre la fenología

Para evaluar las respuestas fenológicas de una misma especie que habita en Fondo de Quebrada, Base de Ladera y Media Ladera, se analizó el comportamiento fenológico de la especie siempre verde *Heliotropium stenophyllum* (Fig. 14a). La actividad vegetativa de individuos de *H. stenophyllum* en Fondo de Quebrada presentaron actividad en forma continua durante los dos años de estudio, mientras que los de Base de Ladera y Media Ladera comenzaron su actividad a mediados del invierno de 1996, y se extendió por 9 y 5 meses, respectivamente. Luego de un periodo de latencia de 1 a 6 meses, el crecimiento se reinició entre otoño e invierno de 1997.

La fenofase yemación vegetativa fue comparable para los tres sitios en el periodo 1996-97, concentrándose en invierno y primavera (Fig. 14b). Sin embargo, durante el segundo ciclo anual, los individuos de Fondo de Quebrada mantuvieron yemas vegetativas hasta el final del estudio, mientras que en los otros dos sitios la fenofase terminó a fines de primavera.

En las fenofases reproductivas analizadas mostraron un patrón semejante a la yemación vegetativa, sin diferencias en 1996-97, y una mayor extensión para los individuos de Fondo de Quebrada en 1997-98 (Fig. 14c y d).

DISCUSION

Los ambientes desérticos presentan bajas precipitaciones, temperaturas altas, baja humedad y elevada evaporación del suelo,

condiciones que crean un ambiente desfavorable para la sobrevivencia de las plantas, influyendo en el crecimiento vegetativo y los procesos reproductivos de los individuos que habitan en estas zonas (Arroyo et al. 1988, Jones 1992, Kramer & Boyer 1995).

Nuestros resultados muestran que 8 de las 9 especies de arbustos deciduos iniciaron su actividad vegetativa en forma sincrónica, luego de las primeras precipitaciones invernales, y que la actividad vegetativa fue de mayor magnitud y duración luego de un invierno lluvioso. Sin embargo, la yemación floral y la floración de *Senna cumingii*, *Encelia canescens* y *Lobelia polyphyla* presentaron mayor magnitud, aunque no mayor duración, en el año seco. *Prosopis glandulosa* muestra también una mayor floración y fructificación en años secos (Nilsen et al. 1987), fenofases que serían inducidas por estrés hídrico (Lee & Felker 1992). Para esta especie freatófita, la progresión estacional del crecimiento esta desacoplada de las influencias de la precipitación y temperatura (Nilsen et al. 1987). Un patrón semejante fue encontrado para *Acacia caven*, quien completa su floración antes del inicio de las precipitaciones (Baranelli et al. 1995). Observaciones de campo sugieren que la menor floración de *Senna cumingii* en un año lluvioso puede deberse en parte a la fuerte defoliación causada por larvas de insectos en la primavera de 1997. Notzold et al. (1998) muestra que la herbivoría reduce la altura y biomasa de la planta, retardando y acortando el periodo de floración.

En otras regiones desérticas, las precipitaciones también son un factor que regula el crecimiento y los eventos reproductivos (Beatley 1974). Según Beatley (1974), los eventos fenológicos en el Desierto de Mojave y la mayoría de los fenómenos biológicos son indirecta o directamente dependientes de las precipitaciones, donde usualmente son gatillados por lluvias mayores a 25 mm. Por otro lado, Kemp (1983) indicó que los patrones fenológicos estudiados en el Desierto de Chihuahua mostraron gran diversidad debido a los pulsos de precipitación durante dos años de estudio (1978-1979), indicando que muchas de

TABLA I

Grupos de especies según similitud en fenofases vegetativas y reproductivas, Quebrada El Romeral, Chile

Species groups according to vegetative and reproductive phenophases, Quebrada El Romeral, north-central Chile

Código	Especie	Familia	Hábito (1)	Arquitectura radicular (2)	Fenofase (3)					Fenofases Vegetativas (4)	Fenofases Reproductivas (5)
					VE	YVE	YFL	FL	FR		
Bp	<i>Balbisia peduncularis</i>	Ledocarpaceae	D	D	2	2	1	2	2	-	a
Cd	<i>Cordia decandra</i>	Boraginaceae	D	D	2	1	1	-	-	a	*
Ft	<i>Flourensia thurifera</i>	Compositae	D	D	2	1	1	2	-	a	a
Lp	<i>Lobelia polyphylla</i>	Campanulaceae	D	D	3	4	7	3	3	-	-
Og	<i>Oxalis gigantea</i>	Oxalidaceae	D	D	4	2	2	2	-	-	b
Pc	<i>Proustia cuneifolia</i>	Compositae	D	P	2	1	6	1	1	a	-
Bi	<i>Bridgesia incisifolia</i>	Sapindaceae	D	S	5	2	1	2	4	-	a
Cc	<i>Calliandra chilensis</i>	Mimosaceae	D	S	2	3	-	2	-	-	*
Ec	<i>Encelia canescens</i>	Compositae	D	S	2	1	2	2	2	a	b
Pr	<i>Pleocarpus revolutus</i>	Compositae	SV	D	1	1	3	1	1	b	-
Hp	<i>Haplopappus parvifolius</i>	Compositae	SV	P	1	5	5	1	1	-	-
Ep	<i>Ephedra chilensis</i>	Ephedraceae	SV	S	1	6	-	-	2	-	*
Hs	<i>Heliotropium stenophyllum</i>	Boraginaceae	SV	S	1	1	4	1	1	b	-
Sc	<i>Senna cumingii</i>	Caesalpinaceae	SV(D)	D	1	1	2	2	2	b	b

(1) Hábito: Deciduo (D), Siempre verde (SV)

(2) Arquitectura radicular: Dimórfico (D), Superficial (S), Profundo (P) (según Olivares et al. 1998).

(3) Fenofases: Actividad Vegetativa (VE), Yemación Vegetativa (YVE), Yemación Floral (YFL), Floración (FL), Fructificación (FR). (-) indica que la fenofase no fue registrada. El número indica la identidad del grupo según análisis de similitud (ver dendrogramas).

(4) y (5) la misma letra indica que estas especies pertenecen a los mismos grupos en las fenologías vegetativas (VE y YVE) o reproductivas (YFL y FL), respectivamente. (*) indica que la especie no presentó YFL o FL.

las variaciones pueden haberse debido a las abundantes precipitaciones de 1978.

En nuestro sistema, la primera lluvia invernal significativa sincroniza el inicio del crecimiento, lo que se traduce en una alta similitud de las fenofases vegetativas entre las especies. Sin embargo, a medida que avanza la estación de crecimiento, las fenofases reproductivas son cada vez más disimiles. Este resultado sugiere una menor influencia de las precipitaciones en determinar las fenofases de floración y fructificación. Sobre estas fenofases podrían haber actuado otros factores selectivos adicionales (e.g., depredación, polinización, dispersión, competencia interespecífica, temperaturas extremas, sequía) (Arroyo et al. 1985, 1988, Rathcke & Lacey 1985, Herrera 1986, Rozzi et al. 1989, Jones 1992, Kramer & Boyer 1995, Wilson et al. 1995, Notzold et al. 1998).

La mayoría de las especies deciduas (8 de 9 especies) poseen un sistema radicular superficial o dimórfico, teniendo potencialmente acceso a una fuente de agua superficial (Tabla 1). Por otro lado, las especies siempre verde poseen las tres arquitecturas radiculares. Nuestros resultados indican que, independientemente de la arquitectura radicular, todas las especies presentaron la mayor actividad vegetativa en los meses de invierno - primavera, y los mínimos a fines de verano y otoño. Adicionalmente, luego de un invierno lluvioso, todas las especies presentaron una mayor duración de la estación de crecimiento.

El análisis cuantitativo del crecimiento en longitud y número de hojas muestra una fuerte estacionalidad en las especies deciduas, la que se asocia a la magnitud de las precipitaciones invernales. Squeo et al. (1994) muestran que la forma de crecimiento de *Encelia canescens* y la magnitud del crecimiento se correlacionan positivamente con las precipitaciones ocurridas en un gradiente de aridez en el norte-centro de Chile. La especie siempre verde *Ephedra chilensis* presentó una acumulación gradual de biomasa y número de tallos fotosintéticos durante los dos años de estudio, lo que interpretamos como una consecuencia de la exclusión de herbivoría ma-

yor. Este patrón no se observó en las otras especies siempre verdes, las cuales son menos palatables. El pastoreo es un importante factor en afectar la abundancia relativa de especies con diferente grado de palatabilidad (Agnew 1997).

En este trabajo se mostró que individuos de *Haplopappus parvifolius* que crecían en Fondo de Quebrada fueron capaces de mantener actividad vegetativa en forma continua durante los dos años de estudio, mientras que los de Base de Ladera y Media Ladera presentaron un periodo de latencia entre verano y otoño luego de un invierno seco. También se observó que durante el periodo 1997-98, los individuos de Fondo de Quebrada mantuvieron yemas vegetativas hasta el final del estudio, mientras que en los otros dos sitios esta fenofase terminó a fines de primavera. Las fenofases reproductivas mostraron un patrón semejante a la yemación vegetativa. Estos resultados sugieren que la disponibilidad de agua local puede influenciar la magnitud y duración de las fenofases dentro de una misma especie. Smith et al. (1995) comparó las relaciones hídricas en arbustos del Desierto de Mojave que crecen en situaciones geomorfológicas con distinta disponibilidad de agua. Entre otros, los arbustos *Ephedra nevadensis* y *Haplopappus cooperi* mantienen potenciales hídricos menos negativos y mayores tasa de transpiración a lo largo de las 4 estaciones del año en la situación de Fondo de Quebrada comparado con los individuos que crecen en un área con menor disponibilidad de agua (i.e., Cono Aluvial).

En general, todas las especies arbustivas estudiadas responden a las precipitaciones invernales con nuevo crecimiento, sin embargo difieren en la duración y magnitud de respuesta en las distintas fenofases. En comparación a las especies siempre verdes, las especies deciduas tienen una mayor respuesta en un año lluvioso. La falta de consistencia entre los grupos de especies definidos en base a las fenofases vegetativas y las reproductivas, sugiere que estarían operando otros factores ambientales que tienden a la divergencia de un patrón fenológico común.

AGRADECIMIENTOS

Esta trabajo está basado en la tesis de Licenciatura en Educación con mención en Biología de la primera autora. Los autores agradecen a Julio Gutiérrez y a dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios al manuscrito. Agradecemos el apoyo logístico dado por la Compañía Minera del Pacífico, faenas El Romeral, en especial a los Srs. Mario Rojo y Claudio Ubilla. Este proyecto fue financiado por Proyecto FONDECYT 1960037.

LITERATURA CITADA

- ACKERMAN TL (1979) Germination and survival of perennial plant species in the Mojave Desert. *The Southwestern Naturalist* 21: 399-408.
- AGNEW ADQ (1997) Switches, pulses and grazing in arid vegetation. *Journal of Arid Environments* 37: 609-617.
- ALJARO ME & G MONTENEGRO (1981) Growth of dominant Chilean shrubs in the Andean Cordillera. *Mountain Research and Development* 1: 287-291.
- ANDERSON DJ (1971) Pattern in Desert Perennial. *Journal of Ecology* 59: 555-560.
- ARROYO MTK, JJ ARMESTO & C VILLAGRAN (1981) Plant phenological patterns in the high Andean Cordillera of central Chile. *Journal of Ecology* 61: 205-233.
- ARROYO MTK, JJ ARMESTO & R PRIMACK (1985) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematic & Evolution* 149: 187-203.
- ARROYO MTK, 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.
- BARANELLI JL, AA COCUCCHI & AM ANTON (1995) Reproductive biology in *Acacia caven* (Mol). (Leguminosae) in the central region of Argentina. *Botanical Journal of the Linnean Society* 119: 65-76.
- BEATLEY JC (1974). Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert Ecosystems. *Ecology* 55: 856-863.
- BULL JJ (1987) Evolution of phenotypic variance. *Evolution* 41: 303-315.
- CALDWELL MM & JH RICHARDS (1990) Competing root systems: morphology and models of absorption. En: TJ Givnish (ed) *On the economy of plant form and function: 251- 273*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CANADELL J, RB JACKSON, JR EHLERINGER, HA MOONEY, OE SALAS & ED SCHULZE (1996) Maximum rooting depth of vegetation types at the global scales. *Oecologia* 108: 583-595.
- CODY ML (1986). Roots in Plant Ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 1: 76-78.
- COLWELL RK & DJ FUTUYMA (1971) On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567-576.
- GOLDSMITH FB, CM HARRISON & AJ MORTON (1986) Description and analysis of vegetation. En: PD Moore & SB Chapman (eds) *Methods in Plant Ecology: 437-524*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- HARPER JL (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- HERRERA J (1986). Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Doñana, South Spain. *Vegetatio* 68: 91-98.
- JACKSON RB, J CANADELL, JR EHLERINGER, HA MOONEY, OE SALAS & ED SCHULZE (1996) A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108: 389-411.
- JOHNSTONE JF & GHR HENRY (1997). Retrospective analysis of growth and reproduction in *Cassiope tetragona* and relations to climate in the Canadian high Arctic. *Arctic and Alpine Research* 29: 459-469.
- JONES HG (1992) *Plants and Microclimate*. Cambridge University Press, Cambridge.
- KEMP PR (1983) Phenological patterns of Chihuahuan desert plants in relation to the timing of water. *Ecology* 71: 427-436.
- KOCHMER JP & SN HANDEL (1986) Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monography* 56: 303-325.
- KRAMER PJ & JS BOYER (1995) *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press, San Diego. xv + 495 pp.
- LEE SG & P FELKER (1992) Influence of water/heat stress on flowering and fruiting of mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *glandulosa*). *Journal of Arid Environment* 23: 309-319.
- LIETH H (1974) *Phenology and Seasonality Modeling*. Springer-Verlag, Berlin. xv + 444.
- MC FARLAND DC (1985) Flowering biology and phenology of *Banksia integrifolia* and *B. spinulosa* (Proteaceae) in New England National Park, N.S.W. *Australian Journal of Botany* 33: 705-14.
- MONTENEGRO G (1987). Quantification of Mediterranean plant phenology and growth. NATO. ASI Series, Vol. G 15.
- MONTENEGRO G, ERAVANAL, P CHACON & ISEREY (1997) Leaf growth dynamics of *Nothofagus* species dominant in the foothills of the Andes. *Mountain Research and Development* 17: 69-74.
- NAVAS ML, L SONIE, J RICARTE & J ROY (1997) The influence of elevated CO₂ on species phenology, growth and reproduction in a Mediterranean old-field community. *Global Change Biology* 3: 523-530.
- NILSEN ET, MR SHARIFI, RA VIRGINIA & PW RUNDEL (1987) Phenology of warm desert phreatophytes: seasonal growth and herbivory in *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* (honey mesquite). *Journal of Arid Environment* 13: 217-229.
- NOTZOLD R, B BLOSSEY & E NEWTON (1998) The influence of below ground herbivory and plant competition on growth and biomass allocation of purple loosestrife. *Oecologia* 113: 82-93.
- RAMBAL S (1993) The differential role of mechanisms of drought resistance in a Mediterranean evergreen shrubs: a simulation approach. *Plant, Cell & Environment* 16:35-44.
- RATHCKE B & EP LACEY (1985) Phenological patterns of terrestrial plant. *Annual Review in Ecology & Systematic* 16: 179-214.

- RIVEROS M & C SMITH-RAMIREZ (1997) Patrones de floración y fructificación en bosque del sur de Chile. En: JJ Armesto, C Villagrán & MTK Arroyo (eds) Ecología del Bosque Nativo de Chile: 235-249. Editorial Universitaria, Santiago.
- ROZZI R, JD MOLINA & P MIRANDA (1989) Microclima y periodos de floración en laderas de exposición ecuatorial y polar de los Andes de Chile central. Revista Chilena de Historia Natural 62: 75-84.
- SALA OE & WK LAUENROTH (1982) Small rainfall events: an ecological role in semiarid regions. Oecologia 53: 301-304.
- SMITH SD, CA HERR, KL LEARY & JM PIORKOWSKI (1995) Soil-plant water relations in a Mojave Desert mixed shrub community: a comparison of three geomorphic surfaces. Journal of Arid Environments 29: 339-351.
- SQUEO FA, L CONTRERAS, JE NOVOA, G ARANCIO & V VALVERDE (1990) Estudio línea de base de la flora y fauna en el área del distrito mineral El Romeral. Universidad de La Serena, La Serena. 51 pp.
- SQUEO FA, JR EHLERINGER, NC OLIVARES & G ARANCIO (1994) Variation in leaf level energy balance components of *Encelia canescens* along a precipitation gradient in north-central Chile. Revista Chilena de Historia Natural 67: 143-155.
- SQUEO FA, F RADA, CE GARCÍA, ME PONCE, AL ROJAS & A AZOCAR (1996) Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. Oecologia 105: 552-555.
- TILMAN D (1984) Nitrogen-limited growth in plant from different successional stages. Ecology 67: 555-563.
- TURNER FB & DC RANDALL (1986) The phenology of desert shrubs in southern Nevada. Journal of Arid Environments 13: 119-128.
- WILSON MF, C SMITH-RAMIREZ, C SABAG & JF HERNANDEZ (1995) Mutualismo entre plantas y animales en bosques templados de Chile. En: JJ Armesto, C Villagrán & MTK Arroyo (eds) Ecología del Bosque Nativo de Chile: 251-264. Editorial Universitaria, Santiago.