

## Biodiversidad del complejo de artrópodos asociados al follaje de la vegetación del norte de Chile, II región

### Biodiversity of the canopy arthropods associated to vegetation of the north of Chile, II region

FRANCISCO SAIZ<sup>1</sup>, LESLIE YATES<sup>2</sup>, CARLOS NUÑEZ<sup>1</sup>, MYRIAM DAZA<sup>1</sup>, MARIA E. VARAS<sup>1</sup> & CARLOS VIVAR<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ecología, Universidad Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso, Chile, e-mail: fsaiz@ucv.cl

<sup>2</sup>Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile.

<sup>3</sup>Museo de Historia Natural de Valparaíso, Casilla 3208, Correo 3, Valparaíso, Chile

#### RESUMEN

Uno de los componentes principales de la biodiversidad de los ecosistemas corresponde al complejo plantas hospederas, fitófagos y organismos que regulan a las poblaciones de fitófagos. El conocimiento de este complejo en la región árida de Chile es escaso, situación que motiva la presente investigación. Como hipótesis se plantea que a más favorables condiciones ambientales, a mayor diversidad de plantas hospederas y a mayor contenido de nitrógeno y de agua en los vegetales se sustentará una mayor biodiversidad de fitófagos, los que, a su vez, sustentarán mayor diversidad de depredadores y de parasitoides. El estudio se realizó en la II Región del país, mediante un transecto longitudinal, desde la Costa a la Cordillera de los Andes, el que cruza las siguientes zonas bioclimáticas: Desierto Litoral (DL), Desierto Interior (DI), Tropical Marginal (TM) Tropical de Altura (TA), con un gradiente altitudinal de 0 a 4.000 msnm. La colecta de los artrópodos del follaje se hizo mediante la técnica del paraguas entomológico sobre las plantas vegetativamente activas y los formadores de cecidias, minadores y defoliadores por colecta directa de los órganos afectados. En total se colectó e identificó un total de 97 especies vegetales distribuidas en 28 familias. Desde este punto de vista, la zona ecológica más pobre es el DI, destacando DL y TM como las zonas más ricas en vegetación. Sin embargo, existe fuerte aislamiento de la vegetación del DL y una casi total sobreposición de la vegetación del DI con la de la zona TM. En cuanto a familias, la mayor riqueza específica la presenta Asteraceae, seguida por Chenopodiaceae, Solanaceae, Nolanaceae, Fabaceae y Portulacaceae. Asteraceae y Chenopodiaceae destacan, además, por estar presentes en las cuatro zonas ecológicas. Desde el punto de vista nutricional, el contenido foliar de agua y de cenizas de la vegetación varía considerablemente, con valores promedio extremos en el DL y en TA, estableciéndose el siguiente gradiente decreciente: DL > DI > TM > TA. El contenido de cenizas de hojas y tallos también varía considerablemente y sigue el mismo patrón de variación que el contenido de agua. El contenido de nitrógeno foliar en las distintas zonas ecológicas estudiadas no varía tanto como el de agua, a excepción de TA en que son marcadamente inferiores. En cambio, en tallos es poco variable y no sigue el patrón de distribución foliar de este elemento, ni los patrones de distribución de los otros nutrientes considerados. En un enfoque global de las cuatro zonas se establece un gradiente decreciente de contenidos de agua, nitrógeno y cenizas desde el DL hasta la zona TA, concordante con el incremento en altitud, especialmente en lo referente a hojas. La familia Asteraceae muestra un definido gradiente decreciente del contenido de agua desde la costa a la alta cordillera. En cuanto al contenido foliar de cenizas difiere significativamente sólo entre DL y TM. En tallos no difiere significativamente. En total se colectaron 12.893 individuos de artrópodos asociados al follaje, distribuidos en 464 morfoespecies y 19 grupos zoológicos, considerando aparte a los antiguos Homoptera. Este grupo, junto a Hemiptera y larvas de Lepidoptera, destaca en cuanto a abundancia de especies dentro de los insectos fitófagos, así como Hymenoptera dentro de los parasitoides y Araneae entre los depredadores. En cuanto a las zonas ecológicas, el DL y TM presentan la mayor abundancia de artrópodos, tanto en especies como en individuos, así como de especies de plantas sobre las cuales se colectaron. La similaridad de la arthropodofauna entre zonas ecológicas es mínima desde el punto de vista de la presencia de especies; en cambio, considerando sus abundancias, se detecta una tendencia a asociarse DI con TM y a aislarse el DL, al igual que ocurre con la vegetación. Desde el punto de vista de las diversidades específicas globales ( $H'$ ) de los artrópodos se establece el siguiente gradiente decreciente: DL, TM, TA y DI, concordante con la riqueza de especies vegetales. Como grupo, Homoptera es el que se distribuye sobre una mayor diversidad de especies vegetales en las zonas analizadas. Secundariamente puede considerarse a Hymenoptera, Hemiptera, Psocoptera y Thysanoptera. Dentro del contexto total de especies vegetales muestreadas, destacan por la riqueza específica de artrópodos: *Nolana divaricata*, *Baccharis petiolata*, *Heliotropium taltalense*, *Nicotiana solanifolia*, *Atriplex atacamensis*, *Fabiana densa*, *Baccharis incarum*, *Nolana crassulifolia*, *Haplopappus rigidus*, *Cortaderia atacamensis*, *Eremocharis fruticosa*, *Atriplex leuca*. En cuanto a daño por fitofagia se encontró un total de 25 especies afectadas por defoliación, minado o formación de cecidias, siendo la más relevante esta última. La fitofagia por succión, la más importante del conjunto se infirió por la alta presencia y abundancia de insectos que funcionalmente corresponden a esta categoría (Homoptera, Hemiptera, Thysanoptera), los que están presentes en todas las zonas ecológicas y en especial en DL y TM.

**Palabras clave:** biodiversidad, artrópodos, follaje, zona árida, Chile.

## ABSTRACT

The complex formed by phytophagous insects, their host plants and their predators is one of the most important component of ecosystems biodiversity. In this work the role of this complex on the biodiversity of the arid region of Chile was studied. It is postulated that a higher biodiversity of phytophagous insects would be associated to more favorable climatic conditions, higher host plant diversity, and higher nitrogen, ash and water content of the vegetation. Also, a higher biodiversity of predators and parasitoids will be sustained by a higher phytophagous insect biodiversity. The study was conducted in the II Region of Chile through an altitudinal transect crossing the following bioclimatic zones from the coast (0 m of altitude) to the Andes (4,000 m of altitude): Coastal Desert (or Desierto Litoral, DL), Continental Desert (or Desierto Interior, DI), Pre-Andean Tropical (or Tropical Marginal, TM), and Andean Tropical (or Tropical de Altura, TA). Canopy arthropods were collected by beating plant foliage. Meanwhile defoliating, mining and cecidia forming insects were sampled by collecting them directly from plant organs. A total of 97 plant species distributed in 28 families were collected and identified. The DL had the lowest plant biodiversity, meanwhile DI and TM ecological zones were the richest. Most of DL plant species were unique, meanwhile most of DI vegetation was also included in TM. At family level, Asteraceae was the most diverse, followed by Chenopodiaceae, Solanaceae, Nolanaceae, Fabaceae and Portulacaceae in a decreasing order. Asteraceae and Chenopodiaceae were distributed over all ecological zones. Both, water and ash leaf and stems content varied considerably among ecological zones, according to the following decreasing gradient: DL > DI > TM > TA. On the contrary, nitrogen leaf content was less variable, with the exception of TA zone species having very low values. Nitrogen stems content was more homogeneous than leaf content. From a global point of view, a decreasing gradient for all these nutritional elements was found from DL to TA zones, closely related to altitudinal gradient. At family level, Asteraceae showed a decreasing gradient of water content from coast to Andes. Meanwhile, their leaf ash content was significantly different among DL and TM species only. Stems ash content was not significantly different. A total amount of 12,893 canopy arthropod specimens were collected, distributed among 464 morphospecies and 19 zoological groups, considering Homoptera as a group. Homoptera, Hemiptera and Lepidoptera larvae showed a higher species richness among phytophagous insects, as well as Hymenoptera among parasitoids and Araneae among predators. Both, at species and number of individual level, DL and TM presented a higher concentration of arthropods, as well as number of plant species where they were collected. From a species point of view there were minimal similarities among ecological zones. Nevertheless, when individual abundance is considered, a close association between DI and TM, and the isolation of DI were detected. The same was also detected for vegetation species. Considering global diversity values ( $H'$ ) of arthropods, the following decreasing gradient was found: DL, TM, TA and DI, closely related to plant richness. As a group, Homoptera was the most broadly distributed over plant species. Hymenoptera, Hemiptera, Psocoptera and Thysanoptera showed a narrower distribution. *Nolana divaricata*, *Baccharis petiolata*, *Heliotropium taltalense*, *Nicotiana solanifolia*, *Atriplex atacamensis*, *Fabiana densa*, *Baccharis incarum*, *Nolana crassulifolia*, *Haplopappus rigidus*, *Cortaderia atacamensis*, *Eremocharis fruticosa*, *Atriplex leuca*, stood out by their arthropods species richness. In relation to plant damage produced by phytophagy, 25 plant species were affected by defoliation, mining or cecidia forming insects, the latest being the most relevant. Sucking phytophagy, the most important of phytophagy, was evaluated through the high abundance of insects belonging to this functional class (Homoptera, Hemiptera, Thysanoptera) presented in all ecological zones, and mainly in DL and TM.

**Key words:** biodiversity, arthropods, canopy, arid zone, Chile.

## INTRODUCCION

Uno de los componentes principales de la biodiversidad de los ecosistemas corresponde al complejo de relaciones entre los elementos fitófagos, las plantas hospederas y los otros elementos bióticos que regulan a las poblaciones de los fitófagos: depredadores y parasitoides (Strong et al. 1984, Mattson 1980, Lawton 1989, Price et al. 1980).

Los fitófagos, especialmente los artrópodos, precisan de gran cantidad de proteínas o aminoácidos para la síntesis de sus tejidos (Maynard & Loosli 1978, Reese 1979, Abrahamson & Weis 1987), compuestos que el sustrato trófico de los fitófagos no presenta en forma abundante, por lo que su contenido de nitrógeno es un factor determinante de la calidad e intensidad de la fitofagia, tanto por su cantidad

como por su disponibilidad temporal (Mattson 1980, Hagen et al. 1984, Howe & Westley 1988, Bentley & Johnson 1990).

Esta limitante nutricional ha provocado, evolutivamente, el desarrollo de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y etológicas asociadas con su modo particular de alimentarse (Bernays & Chapman 1994). Las principales formas mediante las que los insectos fitófagos obtienen su alimento determina la existencia de distintos grupos funcionales, como minadores de hojas, succionadores de savia, formadores de cecidias y masticadores foliares (Strong et al. 1984).

De los grupos mencionados, minadores y formadores de cecidias son los que, aparentemente, presentan una relación más estrecha con la planta hospedera, dado que ella les debe proveer simultáneamente de protección, de un microclima adecuado y de los nutrientes necesarios

(Abrahamson & Weis 1987, Weis et al.1988, Shorthouse & Rohfritsch 1992). Defoliadores y succionadores, en general, tienden a ser más generalistas (Strong et al. 1984, Lawton 1989, Price et al. 1980).

El rol limitante del contenido de nitrógeno se refleja también en la tendencia prioritaria al uso, por parte de los fitófagos, de los tejidos meristemáticos y de las hojas y ramas nuevas, donde habría una mayor concentración de N, junto a una alta cantidad de ribosomas, mitocondrias, enzimas, proteínas y azúcares (Ananthakrishnan 1984, Ishaaya 1986, Abrahamson & Weis 1987, Mattson 1980).

Al rol de la calidad del recurso trófico se agrega la complejidad de la arquitectura de las plantas hospederas en la determinación de la diversidad de los fitófagos, al proveer de mayor heterogeneidad de microambientes y de mayor variedad de nutrientes, junto a mayores oportunidades de refugio (Strong 1979, Lawton 1989). A ello debe agregarse la temporalidad de la presencia de las plantas hospederas.

Una forma de hacer aportes efectivos al conocimiento de la diversidad biológica terrestre del

Norte de Chile, es el estudio integrado y sistémico de la biodiversidad del ensamble de los artrópodos asociados al follaje, especialmente de aquél con mayor persistencia temporal.

En las regiones áridas las limitantes físicas del ambiente son muy fuertes (di Castri 1968, Fig.1), creando condiciones de muy variada diversidad vegetal y de alta heterogeneidad espacial de la misma, situación que afecta a la cantidad, diversidad y calidad de los elementos fitófagos. Por otra parte, la baja densidad relativa de mamíferos herbívoros en el Norte de Chile (Simonetti et al. 1995), hace que otros grupos de fitófagos adquieran relevancia, destacando entre ellos los artrópodos fitófagos, los que de acuerdo a Strong et al. (1984) concentran cerca del 70% de las especies de insectos conocidas y forman parte, a su vez, de los grupos con mayor diversidad de especies.

La centralización de la investigación en un área geográfica limitada (II Región) permite evaluar comparativamente diferentes ecosistemas, desarrollados bajo distintas condiciones topográficas, climáticas y ecológicas. Este mismo estudio conlleva también la posibilidad de detectar aquellos taxa que sean representativos de la biodiversidad

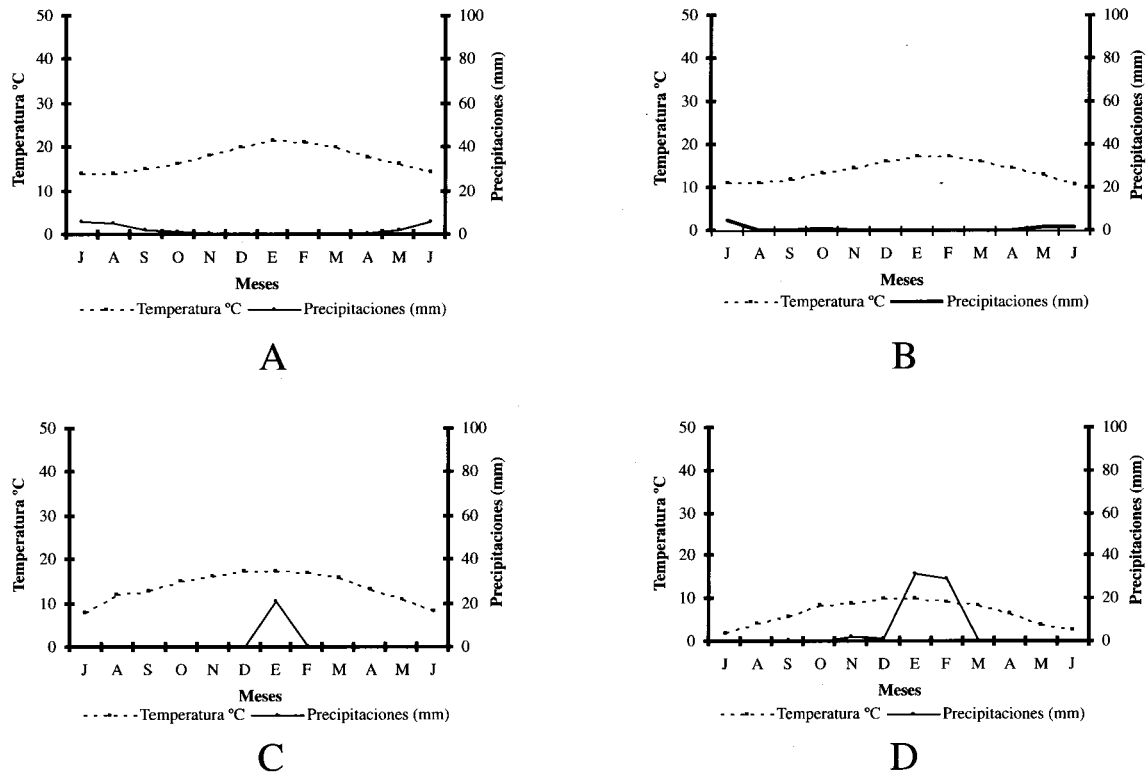


Fig. 1. Caracterización climática de las zonas ecológicas estudiadas mediante diagramas ombrotérmicos. A: Desierto Litoral, B: Desierto Interior, C: Tropical Marginal, D: Tropical de Altura.

Climatic characterization of the studied ecological zones through climatic diagrams. A: Coastal Desert, B: Continental Desert, C: Pre-Andean Tropical, D: Andean Tropical.

general y que, en función de ellos, puedan en el futuro centrarse estudios más detallados y de directa proyección en el campo aplicado (vgr., evaluación de impacto ambiental).

En consecuencia, para el estudio integrado y sistémico de la biodiversidad del ensamble de los artrópodos asociados al follaje, considerando tanto a los elementos fitófagos como al nivel trófico que los sustenta (plantas) y al nivel trófico que concurre a su regulación (depredadores y parasitoides) se plantearon los siguientes objetivos generales: a) conocer las diversidades específicas de las plantas y de los artrópodos asociados al follaje de las principales zonas ecológicas de la II Región del país (sensu di Castri 1968), y b) evaluar las relaciones de biodiversidad de los diferentes grupos zoológicos involucrados.

Como hipótesis se postula que: a más favorables condiciones ambientales (componentes hídrico y térmico de las plantas), a mayor diversidad de plantas hospederas (componentes de arquitectura, densidad y heterogeneidad vegetal) y a mayor contenido de nitrógeno y de agua en los vegetales (componente trófico directo) se sustentará una mayor diversidad de fitófagos, los que, a su vez, sustentarán mayor diversidad de depredadores y de parasitoides (Strong et al. 1984, Mattson 1980).

En consecuencia, se espera mayor biodiversidad de fitófagos, depredadores y parasitoides en zonas ecológicas con condiciones ambientales más favorables y en especies hospederas persistentes y con mayor contenido de nitrógeno y de agua.

De la hipótesis y objetivos generales se derivaron los siguientes objetivos específicos: 1) Identificar el elenco taxonómico de artrópodos asociados al follaje de la vegetación de las diferentes zonas ecológicas de la II Región, considerando tanto a los elementos fitófagos (defoliadores, succionadores, minadores y formadores de cecidias) como a sus depredadores y parasitoides, 2) Relacionar la información precedente con el contenido de nitrógeno, agua y cenizas de hojas y tallos de las especies vegetales hospederas de fitófagos, 3) Comparar las zonas ecológicas estudiadas sobre la base de las composiciones comunitarias de vegetales y de artrópodos del follaje, y 4) Establecer esquemas jerárquicos de las especies vegetales de acuerdo a la diversidad específica de los artrópodos del follaje.

#### MATERIALES Y METODOS

El estudio se realizó en la II Región de Chile, mediante la aplicación de un transecto longitudi-

nal, desde la Costa a la Cordillera de los Andes, de manera tal que cruza las cuatro zonas ecológicas definidas en di Castri (1968) para esa región del país. Ellas son: Desierto Litoral (DL), entre el mar y la Cordillera de la Costa, 0-500 msnm., precipitaciones de 0-15 mm, ambiente caracterizado por neblinas costeras que favorecen el desarrollo de vegetales; Desierto Interior (DI), planicie entre las cordilleras de la Costa y los Andes, 1.000-2.200 msnm, con ausencia casi total de precipitaciones (0-10 mm) y humedad relativa muy baja; Tropical Marginal (TM), primeros cordones y valles de la Cordillera de los Andes, 2.200-3.800 msnm aproximadamente, bajo la influencia parcial de lluvias de verano (50-100 mm) y presencia de abundantes cursos de agua que favorecen el desarrollo vegetacional; y Tropical de Altura (TA), zona sobre los 3.800 msnm en la Cordillera de los Andes, afectada por las lluvias de verano (100-200 mm) y por limitantes térmicas. En consecuencia, el estudio implica, además de zonas ecológicas diferentes, un gradiente de tipo altitudinal. La caracterización climática (temperatura y precipitaciones) se hace tomando en cuenta a las estaciones meteorológicas más cercanas a los sitios de muestreo y se presenta en la Fig.1.

El transecto involucra a las siguientes localidades de muestreo en cada zona ecológica:

Desierto Litoral: Papos y Taltal (25° 03' S, 70° 27' O; 50 m). Desierto Interior: Agua Verde (25° 23' S, 70° 00' O; 1.600 m) y Pampa Unión (23° 05' S, 69° 29' O; 1.050 m). Tropical Marginal: Lasana (22° 16' S, 68° 38' O; 2.590 m), Camino Calama-San Pedro de Atacama (Calama 22° 27', 68° 55' O; 3.050 m, San Pedro de Atacama 22° 55' S, 68° 12' O; 2.438 m), Camino San Pedro de Atacama-Toconao (2.450 m), (Toconao 23° 12' S, 60° 02' O; 2.475 m), Salar de Atacama (23° 33' S, 68° 12' O; 2.305 m), Caspana (22° 20', 68° 13' O; 3.305 m). Tropical de Altura: Ascotán (21° 31' S, 68° 18' O; 4.000 m); Altos de Caspana (22° 26' S, 68° 09' O; 4.100 m), Quebrada Chita (22° 25' S, 68° 08' O; 3.850 m).

En total se realizaron tres recolecciones, efectuadas en las siguientes fechas: la primera entre el 27 de julio y el 2 de agosto de 1996, la segunda entre el 30 de octubre y el 11 de noviembre de 1996, finalmente del 15 al 27 de julio de 1997. La colecta de artrópodos se hizo por apaleo sistemático del follaje y recolección de dicho material en paraguas entomológicos (Basset et al. 1997) y posterior conservación en alcohol de 80°. La intensidad del muestreo se hizo en proporción a la abundancia de las especies vegetales vegetativamente activas en la época de colecta, en parcelas de 10 x 10 m, dándose mayor importancia a las formas arbustivas y arbóreas por su mayor

persistencia comò sustrato trófico de los insectos fitófagos. La obtención de formadores de cecidia y de minadores se realizó mediante la colecta de los órganos de las plantas en que se presentaban.

El material para la caracterización nutricional de los vegetales se obtuvo de hojas y tallos de las plantas vegetativamente activas en la época de colecta. La evaluación del contenido de nitrógeno total se hizo mediante el método de Kjeldhal, el contenido de agua por secado continuo hasta peso constante (método gravimétrico) y las cenizas por calcinación en Mufla a 450 °C.

Para la determinación de la abundancia relativa de las especies vegetales determinadas se utilizó un esquema semicuantitativo de evaluación, referido a las parcelas de muestreo (Tabla 1).

La diversidad específica se calculó mediante el índice de Shannon ( $H'$ ), la similaridad taxonómica según el índice de Jaccard (Sj) y la biocenótica por el índice de Winer (Sw) (Sáiz 1980). Para el análisis de gradiente se usó el método de congruencia específica descrito por Terbourgh (1971).

Para determinar si las diferencias en el contenido de agua, nitrógeno y cenizas de las plantas entre zonas ecológicas eran significativas se usó el test t de Student. Para ello se utilizaron los promedios de los tres muestreos, considerando a las especies de plantas como réplicas.

## RESULTADOS Y DISCUSION

### Vegetación

Elenco taxonómico y abundancia relativa de las especies vegetales: En total se colectaron y determinaron 97 especies vegetales distribuidas en 28 familias (Anexo 1). Su distribución por zonas ecológicas y los correspondientes valores de las categorías de abundancia se incorporan en la Tabla 1. De ella se desprende el siguiente orden decreciente de abundancia de familias y de especies: DL (19/42), TM (15/42), TA (10/23) y DI (5/5).

Riqueza y diversidad específicas de la comunidad vegetal: Los valores globales de diversidad específica ( $H'$ ) de los vegetales de las zonas ecológicas se ordenan decrecientemente bajo el mismo esquema expuesto para familias y especies, es decir: DL (4,55), TM (4,52), TA (4,09) y DI (1,62). Para el cálculo de la diversidad específica y de la similaridad biocenótica (Sw) se usó el valor central de los rangos de abundancia.

Se constata una gran diferencia taxonómica entre las zonas ecológicas, siendo DI la más pobre en especies vegetales y destacando DL y TM como las más ricas en vegetación (Tabla 1).

Sin embargo, existe fuerte aislamiento de la vegetación del DL (Sj, 0,02- 0,00) y una alta superposición de la vegetación del DI con la de la zona TM, según se desprende tanto de la similaridad biocenótica (Sw, 0,56), dada la condición de comunes de las especies del DI, como del análisis de congruencia (Fig. 2), el cual explicita las relaciones de ganancia y pérdida de especies de cada zona ecológica respecto al resto de ellas. Las zonas TM y TA muestran similaridades taxonómica y biocenótica de 0,13 y 0,18 respectivamente.

En cuanto a familias, la mayor riqueza de especies la presenta Asteraceae, seguida por Chenopodiaceae, Solanaceae, Nolanaceae, Fabaceae y Portulacaceae (Tabla 2). Asteraceae y Chenopodiaceae destacan, además, por estar presentes en las cuatro zonas ecológicas.

### Características nutricionales de los vegetales: agua, cenizas y nitrógeno

Contenido de agua de las hojas: El contenido de agua de las hojas de la vegetación de las zonas ecológicas estudiadas varía considerablemente, con valores promedio extremos de 76,4% en el DL y 35,9% en TA, estableciéndose el siguiente gradiente decreciente: DL > DI > TM > TA. Estas diferencias son significativas ( $P < 0,05$ ) con excepción de las existentes entre DL y DI y entre DI y TM (Tabla 10).

Las especies estudiadas del Desierto Litoral presentan un mayor y poco variable contenido de agua foliar, correspondiendo los más altos a *Nolana peruviana*, *Nicotiana solanifolia* y *Tetragonia ovata*, y los más bajos a *Heliotropium taltalense* y *Frankenia chilensis*. Las familias mejor representadas no difieren significativamente, aunque pueden ordenarse, de manera decreciente, así: Solanaceae (84,7%) > Asteraceae

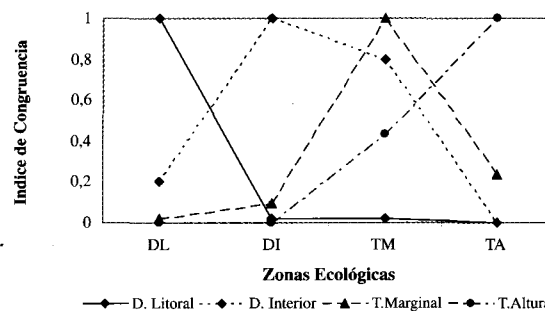


Fig. 2. Congruencia específica de la vegetación entre zonas ecológicas.

Vegetational congruity among ecological zones.

TABLA 1

## Esquema de evaluación semicuantitativa de especies vegetales

Model of semiquantitative evaluation of plants

| Categoría | Concepto   | Porcentaje | Categoría | Concepto      | Porcentaje |
|-----------|------------|------------|-----------|---------------|------------|
| 1         | Muy Escasa | 1 - 6 %    | 4         | Común         | 40 - 60 %  |
| 2         | Escasa     | 6 - 20 %   | 5         | Abundante     | 60 - 80 %  |
| 3         | Regular    | 20 - 40 %  | 6         | Muy Abundante | 80 - 100 % |

(80,3%) > Apiaceae (79,4%) > Nolanaceae (75,7%) > Boraginaceae (63,9%) (Tabla 3).

*Atriplex atacamensis* y *Pluchea absinthioides* del Desierto Interior tienen, en promedio, contenidos relativamente altos, dado por valores intermedios en *A. atacamensis* (52,3%), mientras que *P. absinthioides* presenta contenidos altos (74,5%). Estos valores, relativamente altos para las características climáticas de la zona, pueden ser explicados por el hecho de que estas plantas se encuentran asociadas a un foco artificial de agua.

La zona Tropical Marginal considera localidades en que la vegetación se desarrolla en las cercanías de cuerpos de agua, como Lasana, Caspana y Río Salado y, otras, en que el agua ambiental es mucho más escasa como el Salar de Atacama y zonas desérticas entre Calama- San Pedro de Atacama-Toconao, por lo que el contenido foliar de agua presenta una mayor variación. En efecto, altos contenidos muestran *Baccharis juncea* y *Caiophora rahmeri* (Lasana y Caspana); mientras que entre los contenidos más bajos destacan *Chuquiraga ulicina* y *Acantholipia trifida*, ambas del sector más desértico. Desde el punto de vista de las familias puede establecerse el siguiente orden decreciente: Chenopodiaceae (61,8%) > Asteraceae (59,4%) > Fabaceae (52,6%) (Tabla 4).

Las especies de la zona Tropical de Altura presentan los contenidos de agua foliar promedio más bajos (35,9%) y específicamente más variables (CV de 0,43), con valores extremos de 63,7% para *Adesmia atacamensis* y de sólo 9 % para *Festuca orthophylla*. En este punto es importante mencionar que *Baccharis incarum* de Ascotán presenta casi la mitad de contenido de agua foliar que la misma especie presente en Caspana en la zona TM. En cuanto a familias éstas no muestran grandes diferencias, con excepción de Poaceae que tiene un promedio notoriamente inferior. Las familias mejor representadas se ordenan decrecientemente así: Fabaceae (53,0%) > Asteraceae (41,0%) > Solanaceae (33,7%) > Verbenaceae (32,2%) > Poaceae (13,0%) (Tabla 5).

La familia Asteraceae, presente en las 4 zonas estudiadas, muestra un definido gradiente decreciente de costa a alta cordillera, a saber: DL (80,3%) > DI (74,5%) > TM (53,9%) > TA (41,0%). El alto contenido indicado para DI ya ha sido explicado previamente. La familia Solanaceae, representada en las zonas DL y TA, difiere significativamente ( $P < 0,05$ ) en sus contenidos de agua foliar (84,3% y 33,7% respectivamente), mientras que Fabaceae no lo hace (TM 52,6%; TA, 53,0%).

Concentración de cenizas de las hojas: El contenido foliar de cenizas varía considerablemente entre las formaciones vegetacionales de las zonas ecológicas estudiadas y siguen el mismo patrón de variación que el contenido de agua. Su ordenamiento decreciente es el siguiente: DL > DI > TM > TA (Tabla 10). Estas diferencias son significativas ( $P < 0,05$ ) con excepción de las existentes entre DL y DI.

En Desierto Litoral el contenido foliar de cenizas se distribuye entre el 7,4% de *Gymnophyton foliosum* al 40,1% de *Tetragonia ovata*. Destacan, además, por su alto contenido, junto a *T. ovata*, *Nolana villosa*, *Heliotropium philippianum* y *Cristaria spinolae*, mientras que las especies con menores valores corresponden a *G. foliosum*, *Heliotropium taltalense* y *Tillandsia geissei*. En general, las familias de plantas mejor representadas en la zona tienen contenidos de ceniza foliar muy similares, con la excepción de Nolanaceae, pudiéndose ordenar de la siguiente manera: Nolanaceae (33,5%) > Boraginaceae (23,9%) > Asteraceae (20,9%) > Solanaceae (18,9%) > Apiaceae (15,7%) (Tabla 3).

Las especies de *Atriplex* y *Pluchea* presentes en el Desierto Interior tienen contenidos foliares de cenizas muy semejantes entre sí, siendo el valor en *Pluchea absinthioides* (20,7%) similar al de la zona TM, no así el de *A. atacamensis* (24,3%), quien en TM tiene mayor cantidad (Tabla 9).

En la zona Tropical Marginal, *Atriplex deserticola* y *A. atacamensis* presentan los mayores contenidos, mientras que *Chuquiraga ulicina*,

TABLA 2

Distribución comparativa de las especies vegetales en las diferentes zonas ecológicas estudiadas

Comparative distribution of plant species, mainly shrubs, in the studied ecological zones

| Familia         | Especie                     | DL DI TM TA | Familia        | Especie                    | DL DI TM TA |
|-----------------|-----------------------------|-------------|----------------|----------------------------|-------------|
| Ephedraceae     | Ephedra breana              | (1) (3)     | Mimosaceae     | Prosopis alba              | (1) (1)     |
|                 | Ephedra multiflora          | (2)         |                | Prosopis tamarugo          | (4)         |
| Aizoaceae       | Tetragonia ovata            | (3)         | Nlanaceae      | Nolana divaricata          | (4)         |
|                 | Tetragonia maritima         | (1)         |                | Nolana leptophylla         | (1)         |
| Asclepiadiaceae | Cynanchum boerhaviifolium   | (2)         |                | Nolana sedifolia           | (3)         |
|                 | Cynanchum viride            | (1)         |                | Nolana villosa             | (2)         |
| Boraginaceae    | Heliotropium taltalense     | (3)         |                | Nolana peruviana           | (1)         |
|                 | Heliotropium philippianum   | (2)         |                | Nolana crassulifolia       | (4)         |
|                 | Tiquilia atacamensis        | (1)         |                | Alona stenophylla          | (2)         |
|                 | Cryptantha diplotricha      | (1)         | Fabaceae       | Adesmia atacamensis        | (3) (1)     |
|                 | Cryptantha diffusa          | (1)         |                | Adesmia erinaceae          | (1)         |
| Cesalpiniaceae  | Hoffmanseggia ternata       | (1)         |                | Adesmia villanuevae        | (2)         |
|                 | Hoffmanseggia doellii       | (1)         |                | Adesmia polyphylla         | (1)         |
| Caryophyllaceae | Pycnophyllum molle          | (2)         |                | Adesmia horrida            | (2)         |
| Chenopodiaceae  | Chenopodium petiolare       | (1)         |                | Geoffroea decorticans      | (2)         |
|                 | Atriplex leuca              | (2)         | Plumbaginaceae | Limonium plumosum          | (4)         |
|                 | Atriplex mucronata          | (1)         | Solanaceae     | Fabiana densa              | (2) (3)     |
|                 | Atriplex taltalensis        | (1)         |                | Fabiana denudata           | (3)         |
|                 | Atriplex imbricata          | (3) (1)     |                | Fabiana squamata           | (3)         |
|                 | Atriplex atacamensis        | (4) (5)     |                | Nicotiana solanifolia      | (2)         |
|                 | Atriplex glaucescens        | (3)         |                | Lyopersicon chilense       | (1)         |
|                 | Atriplex deserticola        | (2)         |                | Schizanthus lacteus        | (1)         |
| Asteraceae      | Baccharis juncea            | (2)         |                | Lycium minutifolium        | (1)         |
|                 | Baccharis petiolata         | (4)         |                | Solanum brachyantherum     | (2)         |
|                 | Baccharis incarum           | (2) (5)     | Apiaceae       | Eremocharis fruticosa      | (2)         |
|                 | Baccharis santelici         | (1) (2)     |                | Gymnophyton foliosum       | (1)         |
|                 | Proustia cuneifolia         | (1)         |                | Laretia acaulis            | (3)         |
|                 | Perytyle emorgi             | (1)         | Verbenaceae    | Junelia seriphoides        | (2)         |
|                 | Polyachyrus fuscus          | (2)         |                | Acantholippia trifida      | (2) (3)     |
|                 | Haplopappus deserticola     | (1)         | Bromeliaceae   | Tillandsia geissei         | (2)         |
|                 | Haplopappus rigidus         | (1)         |                | Deuterochonia chrysantha   | (1)         |
|                 | Ophryosporus triangularis   | (1)         | Poaceae        | Cortaderia atacamensis     | (4)         |
|                 | Pluchea absinthioides       | (2) (6)     |                | Distichlis spicata         | (2) (2) (2) |
|                 | Chuquiraga ulicina          | (2) (4)     |                | Festuca orthophylla        | (4)         |
|                 | Chuquiraga acicularis       | (1)         |                | Stipa venusta              | (5)         |
|                 | Parastrephia lepidophylla   | (2) (4)     | Juncaceae      | Juncus balticus            | (4)         |
|                 | Parastrephia lucida         | (3)         | Zigophyllaceae | Fagonia chilensis          | (1)         |
|                 | Parastrephia quadrangularis | (3)         | Malpighiaceae  | Dinemandra ericoides       | (1)         |
|                 | Senecio micropifolius       | (1)         | Portulacaceae  | Philippiamra pachyphylla   | (3)         |
|                 | Senecio volckmannii         | (1)         |                | Philippiamra fastigiata    | (1)         |
|                 | Urmenetea atacamensis       | (2)         |                | Philippiamra amaranthoides | (1) (2)     |
| Euphorbiaceae   | Euphorbia lactiflua         | (6)         |                | Philippiamra celosoides    | (1)         |
|                 | Croton chilensis            | (2)         |                | Calandrinia barneoudii     | (1)         |
| Frankeniaceae   | Frankenia chilensis         | (4)         |                | Calandrinia salsoloides    | (1)         |
| Labiatae        | Satureja parviflora         | (1)         |                | Calandrinia spicata        | (1)         |
|                 | Marrubium vulgare           | (1)         |                | Calandrinia taltalensis    | (1)         |
|                 | Teucrium nudicaule          | (1)         | Anacardiaceae  | Schinus molle              | (1)         |
| Loasaceae       | Caiophora rahmeri           | (1)         | Cruciferae     | Sisymbrium philippianum    | (1)         |
| Malvaceae       | Cristaria spinolae          | (2)         |                |                            |             |

Zonas Ecológicas: DL = Desierto Litoral; DI = Desierto Interior; TM = Tropical Marginal; TA = Tropical de Altura. ( ) Categorías de abundancia: 1.- 1-6%; 2.- 6-20%; 3.- 20-40%; 4.- 40-60%; 5.- 60-80%; 6.- 80-100%

TABLA 3

Contenido promedio de agua, nitrógeno y cenizas en hojas de las plantas de la zona desierto litoral

Mean water, ash and nitrogen leaf content of the litoral desert plant species

| Familia        | Especie                          | Agua(%) |       | Ceniza (%) |       | N <sub>2</sub> (%) |      |
|----------------|----------------------------------|---------|-------|------------|-------|--------------------|------|
|                |                                  | Prom.   | DS    | Prom.      | DS    | Prom.              | DS   |
| Nolanaceae     | <i>Alona stenophylla</i>         | 84,8    | 3,18  | 26,5       | 14,67 | 2,19               | 0,60 |
|                | <i>Nolana divaricata</i>         | 80,4    | 11,68 | 36,2       | 4,20  | 1,67               | 0,59 |
|                | <i>Nolana sedifolia</i>          | 85,7    | 3,79  | 36,2       | 6,09  | 1,97               | 0,13 |
|                | <i>Nolana villosa</i>            | 60,0    |       | 40,0       |       | 1,02               |      |
|                | <i>Nolana crassulifolia</i>      | 80,5    | 12,83 | 38,9       | 7,51  | 1,16               | 0,09 |
|                | <i>Nolana peruviana</i>          | 89,9    |       | 23,3       |       | 2,52               |      |
| Solanaceae     | <i>Lycopersicon chilense</i>     | 81,1    | 2,96  | 17,7       | 4,45  | 3,41               | 0,35 |
|                | <i>Lycium minutifolium</i>       | 82,7    | 1,40  | 20,0       | 1,09  | 4,39               | 0,59 |
|                | <i>Nicotiana solanifolia</i>     | 89,4    | 0,87  | 19,1       | 1,72  | 3,12               | 0,09 |
| Euphorbiaceae  | <i>Euphorbia lactiflua</i>       | 77,3    | 2,15  | 16,8       | 4,31  | 2,12               | 0,63 |
| Chenopodiaceae | <i>Atriplex leuca</i>            | 74,8    | 2,14  | 28,4       | 2,59  | 1,77               | 0,15 |
| Bromeliaceae   | <i>Tillandsia geissei</i>        | 74,5    | 0,64  | 9,3        | 3,66  | 0,61               | 0,05 |
| Asteraceae     | <i>Polyachyrus fuscus</i>        | 87,9    | 1,40  | 37,8       | 9,77  | 0,62               | 0,13 |
|                | <i>Ophryosporus triangularis</i> | 80,1    | 3,46  | 15,2       | 1,24  | 2,37               | 0,40 |
|                | <i>Proustia cuneifolia</i>       | 72,9    | —     | 9,6        |       | 0,87               |      |
| Boraginaceae   | <i>Heliotropium philippianum</i> | 77,6    | 8,84  | 39,8       | 7,39  | 1,14               | 0,27 |
|                | <i>Heliotropium taltalense</i>   | 50,3    | 7,71  | 7,9        | 0,64  | 1,45               | 0,28 |
| Apiaceae       | <i>Eremocharis fruticosa</i>     | 84,5    | 3,73  | 23,9       | 0,33  | 1,45               | 0,14 |
|                | <i>Gymnophyton foliosum</i>      | 74,2    | 4,56  | 7,4        | 1,85  | 1,51               | 0,35 |
| Labiatae       | <i>Teucrium nudicaule</i>        | 77,2    | 4,39  | 10,1       | 2,69  | 2,29               | 0,38 |
| Malvaceae      | <i>Cristaria spinolae</i>        | 70,1    | 2,07  | 39,6       | 12,56 | 1,46               | 0,22 |
| Frankeniaceae  | <i>Frankenia chilensis</i>       | 54,6    | 3,17  | 32,6       | 7,95  | 1,27               | 0,42 |
| Aizoaceae      | <i>Tetragonia ovata</i>          | 88,4    | 2,22  | 40,1       | 3,63  | 1,98               | 0,40 |
| Plumbaginaceae | <i>Limonium plumosum</i>         | 56,1    | 2,40  | 22,0       | 4,57  | 1,05               | 0,10 |

*Cortaderia atacamensis* y *Baccharis incarum* los más bajos. Entre las familias mejor representadas solamente Chenopodiaceae difiere de las demás, con el siguiente ordenamiento decreciente: Chenopodiaceae (29,5%) > Asteraceae (13,1%) > Fabaceae (11,5%) (Tabla 4).

En la zona Tropical de Altura los contenidos de ceniza foliar ocupan el rango que va de 3,9% en *Parastrepia lepidophylla* y 25,6% de *Junelia seriphioides* con un coeficiente de variación del 68 por ciento. En general, las familias más representadas no difieren notablemente en sus contenidos pudiendo ordenarse de la siguiente manera: Verbenaceae (17,1%) > Solanaceae (9,6%) > Fabaceae (8,5%) > Asteraceae (6,5%) > Poaceae (5,7%) (Tabla 5).

La familia Asteraceae, presente en las cuatro zonas ecológicas, difiere significativamente ( $P < 0,05$ ) en sus contenidos foliares de cenizas sólo entre el DL y TM, aunque pueden ordenarse así: DL (20,9%) > DI (20,7%) > TM (13,1%) > TA (9,6%). Las Solanaceae, representadas sólo en DL y TA, no difieren significativamente ( $P < 0,05$ ) (18,9% y 9,6% respectivamente). La familia Fabaceae presente solamente en TM y TA no

difiere significativamente ( $P < 0,05$ ) (TM, 11,5%; TA 8,5%).

Contenido de ceniza de los tallos: El contenido de cenizas de los tallos sigue el mismo patrón de variación que el contenido foliar, es decir: DL > DI > TM > TA (Tabla 10). Sin embargo, solo son significativas ( $P < 0,05$ ) las diferencias entre DL y TM, DL y TA, y entre DI y TA.

En el Desierto Litoral, el contenido de cenizas se distribuye en un rango que va del 3,0% de *Tillandsia geissei* al 28,4% de *Nolana villosa*. Destaca el alto contenido de cenizas de *Nolana crassulifolia*, mientras que las especies con menor contenido corresponden a *Gymnophyton foliosum* y *Ophryosporus triangularis*. En general, las familias mejor representadas, aunque no difieren significativamente ( $P < 0,05$ ), pueden ordenarse de la siguiente manera: Nolanaceae (19,4%) > Solanaceae (12,7%) > Boraginaceae (11,1%) > Asteraceae (10,3%) > Apiaceae (9,5%) (Tabla 6).

*Atriplex atacamensis* (11%), *Pluchea absinthioides* (12,9%) y *Distichlis spicata* (12,2%) presentes en Desierto Interior presentan contenidos de cenizas de sus tallos muy semejantes (alrededor del  $12,0 \pm 1\%$ ), ligeramente superiores a



TABLA 4

Contenido promedio de agua, nitrógeno y cenizas en hojas de las plantas de la zona tropical marginal

Mean water, ash and nitrogen leaf content of the pre-andean tropical plant species

| Familia        | Especie                       | Agua(%) |       | Ceniza (%) |      | N <sub>2</sub> (%) |      |
|----------------|-------------------------------|---------|-------|------------|------|--------------------|------|
|                |                               | Prom.   | DS    | Prom.      | DS   | Prom.              | DS   |
| Asteraceae     | <i>Baccharis incarum</i>      | 56,8    | 0,57  | 7,6        | 0,71 | 1,36               | 0,10 |
|                | <i>Baccharis petiolata</i>    | 70,1    | 0,36  | 9,2        | 1,16 | 1,46               | 0,44 |
|                | <i>Baccharis santelicens</i>  | 59,6    | 3,25  | 7,5        | 2,23 | 1,55               | 0,03 |
|                | <i>Baccharis juncea</i>       | 80,7    | 2,97  | 15,3       | 2,57 | 1,67               | 0,76 |
|                | <i>Haplopappus rigidus</i>    | 63,9    | 2,18  | 16,1       | 1,71 | 1,54               | 0,32 |
|                | <i>Pluchea absinthioides</i>  | 52,4    | 4,50  | 22,5       | 4,76 | 1,08               | 0,60 |
|                | <i>Urmenetea atacamensis</i>  | 7,72    |       | 2,3        |      | 0,87               |      |
|                | <i>Chuquiraga ulicina</i>     | 40,1    |       | 3,9        |      | 0,68               |      |
| Chenopodiaceae | <i>Atriplex atacamensis</i>   | 58,4    | 8,06  | 32,7       | 4,02 | 1,72               | 0,38 |
|                | <i>Atriplex deserticola</i>   | 59,3    |       | 38,6       |      | 1,40               |      |
|                | <i>Atriplex glaucescens</i>   | 69,5    |       | 28,1       |      | 1,78               |      |
|                | <i>Atriplex imbricata</i>     | 60,0    |       | 18,6       |      | 1,53               |      |
| Loasaceae      | <i>Caiphora rahmeri</i>       | 79,8    | 5,00  | 23,7       | 7,30 | 2,49               | 0,80 |
| Solanaceae     | <i>Fabiana densa</i>          | 52,2    | 2,63  | 20,2       | 3,52 | 1,00               | 0,28 |
| Poaceae        | <i>Cortaderia atacamensis</i> | 57,2    | 2,63  | 7,5        | 0,42 | 0,89               | 0,14 |
| Fabaceae       | <i>Geoffroea decorticans</i>  | 56,1    | 7,31  | 10,3       | 2,39 | 2,05               | 0,37 |
|                | <i>Adesmia villanuevae</i>    | 49,61   | 9,09  | 10,2       | 1,05 | 2,10               | 0,92 |
|                | <i>Adesmia erinacea</i>       | 45,51   | 7,68  | 10,3       | 4,32 | 2,15               | 1,08 |
|                | <i>Adesmia atacamensis</i>    | 59,0    | 3,46  | 15,1       | 2,00 | 1,93               | 1,01 |
| Labiatae       | <i>Satureja parvifolia</i>    | 58,4    | 21,73 | 8,7        | 0,66 | 2,28               | 0,62 |
| Mimosaceae     | <i>Prosopis tamarugo</i>      | 57,2    | 3,46  | 11,0       | 4,10 | 1,92               | 0,55 |
| Boraginaceae   | <i>Tiquilia atacamensis</i>   | 69,2    |       | 24,6       |      | 0,99               |      |
| Verbenaceae    | <i>Acantholippia trifida</i>  | 43,3    |       | 8,9        |      | 1,65               |      |

TABLA 5

Contenido promedio de agua, nitrógeno y cenizas en hojas de las plantas de la zona tropical de altura

Mean water, ash and nitrogen leaf content of the pre-andean tropical plant species

| Familia        | Especie                            | Agua(%) |      | Ceniza (%) |     | N <sub>2</sub> (%) |      |
|----------------|------------------------------------|---------|------|------------|-----|--------------------|------|
|                |                                    | Prom.   | DS   | Prom.      | DS  | Prom.              | DS   |
| Asteraceae     | <i>Parastrephia quadrangularis</i> | 40,9    |      | 4,9        |     | 0,72               |      |
|                | <i>Parastrephia lucida</i>         | 48,5    | 2,8  | 6,1        | 1,0 | 1,19               | 0,08 |
|                | <i>Parastrephia lepidophylla</i>   | 42,2    | 4,8  | 3,9        | 0,4 | 0,79               | 0,13 |
|                | <i>Baccharis incarum</i>           | 41,2    | 12,2 | 5,7        | 1,0 | 0,86               | 0,00 |
|                | <i>Baccharis santelicens</i>       | 51,3    |      | 7,7        |     | 1,25               |      |
|                | <i>Chuquiraga ulicina</i>          | 21,9    | 13,7 | 10,7       | 1,7 | 0,73               | 0,10 |
| Solanaceae     | <i>Fabiana denudata</i>            | 22,2    | 25,3 | 5,9        | 0,2 | 0,98               | 0,05 |
|                | <i>Fabiana densa</i>               | 46,7    |      | 17,1       |     | 1,15               |      |
|                | <i>Fabiana squamata</i>            | 32,2    |      | 5,8        |     | 1,39               |      |
| Poaceae        | <i>Stipa venusta</i>               | 16,6    | 17,2 | 6,2        | 4,0 | 0,61               | 0,06 |
|                | <i>Festuca orthophylla</i>         | 9,4     |      | 5,2        |     | 0,37               |      |
| Fabaceae       | <i>Adesmia horrida</i>             | 42,3    |      | 9,1        |     | 1,29               |      |
|                | <i>Adesmia atacamensis</i>         | 63,7    |      | 7,9        |     | 1,80               |      |
| Chenopodiaceae | <i>Atriplex imbricata</i>          | 35,5    | 30,6 | 23,9       | 5,8 | 1,67               | 0,60 |
| Verbenaceae    | <i>Acantholippia trifida</i>       | 45,6    |      | 8,6        |     | 1,41               |      |
|                | <i>Junelia seriphoides</i>         | 18,8    |      | 25,6       |     | 0,79               |      |

sus similares de la zona TM, con excepción de *A. atacamensis* cuyas plantas tienen una significativamente menor cantidad de cenizas ( $P < 0,05$ ) ( $8,7 \pm 0,7\%$ ) que las desérticas (Tabla 9).

En la zona Tropical Marginal, *Caiophora rahmeri*, *P. absinthioides* y *A. deserticola* presentan los mayores contenidos de cenizas, mientras que *Adesmia erinacea*, *Acantholipia trifida* y *Adesmia villanuevae* los más bajos. En general, las familias con mayor representación no difieren significativamente ( $P < 0,05$ ), con excepción de Chenopodiaceae, quien tiene un valor significativamente mayor que Fabaceae. Las familias pueden ordenarse de la siguiente manera: Chenopodiaceae ( $8,2\%$ ) > Asteraceae ( $6,9\%$ ) > Ephedraceae ( $5,3\%$ ) > Fabaceae ( $4,1\%$ ) (Tabla 7).

En la zona Tropical de Altura los contenidos de ceniza de los tallos se encuentran entre  $2,9\%$  en *Fabiana squamata* a  $11,6\%$  en *Junelia seriphioides* con CV del  $52\%$ . Las familias representadas no difieren significativamente ( $P < 0,05$ ), pudiéndose ordenar de la siguiente manera: Verbenaceae ( $7,5\%$ ) > Solanaceae ( $6,2\%$ ) > Asteraceae ( $4,4\%$ ) > Fabaceae ( $4,0\%$ ) (Tabla 8).

La familia Asteraceae, presente en las 4 zonas estudiadas, no difiere significativamente ( $P < 0,05$ ) en sus contenidos de cenizas, aunque pueden ordenarse decrecientemente así: DI ( $12,2\%$ ) > DL ( $10,3\%$ ) > TM ( $6,9\%$ ) > TA ( $4,4\%$ ). La situación del DI ya ha sido explicada. Las familias Solanaceae y Fabaceae, no difieren significativamente ( $P < 0,05$ ) (Solanaceae: DL  $12,7\%$ , TM  $8,2\%$  y TA  $6,2\%$ ; Fabaceae: TM  $4,1\%$  y TA  $4,0\%$ ).

#### Concentración de nitrógeno de las hojas

El contenido de nitrógeno foliar de las especies vegetales de las distintas zonas ecológicas estudiadas no varía tan drásticamente como el contenido de agua, a excepción de las especies de la zona Tropical de Altura que son marcadamente inferiores. En orden decreciente las zonas pueden ubicarse en la siguiente secuencia decreciente: DL > TM > DI > TA (Tabla 10). Solamente son significativas ( $P < 0,05$ ) las diferencias entre DL y TA, y entre TM y TA.

TABLA 6

#### Contenido promedio de nitrógeno y cenizas en tallos de plantas de la zona desierto litoral

Mean ash and nitrogen stem content of the litoral desert plant species

| Familia        | Especie                          | Ceniza (%) |      | N <sub>2</sub> (%) |      |
|----------------|----------------------------------|------------|------|--------------------|------|
|                |                                  | Prom.      | DS   | Prom.              | DS   |
| Nolanaceae     | <i>Alona stenophylla</i>         | 15,1       | 15,1 | 1,24               | 0,37 |
|                | <i>Nolana divaricata</i>         | 16,0       | 1,7  | 1,40               | 0,27 |
|                | <i>Nolana sedifolia</i>          | 16,0       | 7,6  | 1,19               | 0,48 |
|                | <i>Nolana villosa</i>            | 28,4       |      | 0,65               |      |
|                | <i>Nolana crassulifolia</i>      | 27,3       | 4,1  | 0,97               | 0,09 |
|                | <i>Nolana peruviana</i>          | 13,8       |      | 1,96               |      |
| Solanaceae     | <i>Lycopersicon chilense</i>     | 18,0       | 3,6  | 1,71               | 0,04 |
|                | <i>Lycium minutifolium</i>       | 6,0        | 1,3  | 1,49               | 0,11 |
|                | <i>Nicotiana solanifolia</i>     | 14,1       | 4,4  | 2,69               | 0,42 |
| Euphorbiaceae  | <i>Euphorbia lactiflua</i>       | 9,7        | 0,6  | 1,57               | 0,04 |
| Chenopodiaceae | <i>Atriplex leuca</i>            | 10,9       | 5,3  | 1,20               | 0,62 |
| Bromeliaceae   | <i>Tillandsia geissei</i>        | 3,0        | 1,9  | 0,31               | 0,08 |
| Asteraceae     | <i>Polyachyrus fuscus</i>        | 18,1       | 1,3  | 0,48               | 0,12 |
|                | <i>Ophryosporus triangularis</i> | 5,6        |      | 1,04               |      |
|                | <i>Proustia cuneifolia</i>       | 7,3        |      | 0,89               |      |
| Boraginaceae   | <i>Heliotropium philippianum</i> | 16,2       | 1,9  | 1,15               | 0,38 |
|                | <i>Heliotropium taltalense</i>   | 6,0        | 1,2  | 1,15               | 0,11 |
| Apiaceae       | <i>Eremocharis fruticosa</i>     | 13,7       | 1,8  | 0,89               | 0,15 |
|                | <i>Gymnophyton foliosum</i>      | 5,2        | 0,9  | 1,00               | 0,22 |
| Labiatae       | <i>Teucrium nudicaule</i>        | 7,0        | 1,5  | 1,48               | 0,64 |
| Malvaceae      | <i>Cristaria spinolae</i>        | 19,6       | 2,1  | 0,73               | 0,17 |
| Frankeniaceae  | <i>Frankenia chilensis</i>       | 14,4       | 5,3  | 0,84               | 0,21 |
| Aizoaceae      | <i>Tetragonia ovata</i>          | 18,1       | 4,8  | 0,96               | 0,51 |
| Plumbaginaceae | <i>Limonium plumosum</i>         | 18,0       |      | 0,88               |      |
| Poaceae        | <i>Distichlis spicata</i>        | 12,6       |      | 1,32               |      |

TABLA 7

Contenido promedio de nitrógeno y cenizas en tallos de plantas de la zona tropical marginal

Mean ash and nitrogen stem content of the pre-andean tropical plant species

| Familia        | Especie                      | Ceniza (%) |     | N <sub>2</sub> (%) |      |
|----------------|------------------------------|------------|-----|--------------------|------|
|                |                              | Prom.      | DS  | Prom.              | DS   |
| Asteraceae     | <i>Baccharis incarum</i>     | 4,8        | 0,5 | 1,11               | 0,16 |
|                | <i>Baccharis petiolata</i>   | 6,2        | 1,2 | 1,38               | 0,29 |
|                | <i>Baccharis santelicens</i> | 4,9        | 2,1 | 1,23               | 0,35 |
|                | <i>Baccharis juncea</i>      | 8,0        | 1,7 | 1,35               | 0,40 |
|                | <i>Haplopappus rigidus</i>   | 9,8        | 1,0 | 1,43               | 0,33 |
|                | <i>Pluchea absinthioides</i> | 10,6       | 2,5 | 0,65               | 0,37 |
|                | <i>Chuquiraga ulicina</i>    | 3,9        |     | 0,55               |      |
| Chenopodiaceae | <i>Atriplex atacamensis</i>  | 8,7        | 0,7 | 0,97               | 0,10 |
|                | <i>Atriplex deserticola</i>  | 10,6       |     | 1,04               |      |
|                | <i>Atriplex glaucescens</i>  | 6,1        |     | 0,75               |      |
|                | <i>Atriplex imbricata</i>    | 7,4        |     |                    |      |
| Loasaceae      | <i>Caiphora rahmeri</i>      | 23,2       |     | 1,55               |      |
| Solanaceae     | <i>Fabiana densa</i>         | 8,2        | 0,8 | 0,73               | 0,19 |
| Fabaceae       | <i>Geoffroea decorticans</i> | 4,2        | 0,2 | 0,89               | 0,18 |
|                | <i>Adesmia villanuevae</i>   | 3,4        | 0,5 | 0,82               | 0,02 |
|                | <i>Adesmia erinacea</i>      | 2,9        | 0,1 | 0,60               | 0,06 |
|                | <i>Adesmia atacamensis</i>   | 6,0        | 2,1 | 1,16               | 0,28 |
| Labiatae       | <i>Satureja parvifolia</i>   | 3,9        | 1,1 | 0,93               | 0,16 |
| Mimosaceae     | <i>Prosopis tamarugo</i>     | 3,2        | 0,4 | 0,94               | 0,22 |
| Boraginaceae   | <i>Tiquilia atacamensis</i>  | 10,1       |     | 0,83               |      |
| Verbenaceae    | <i>Acantholippia trifida</i> | 3,1        |     | 0,64               |      |
| Ephedraceae    | <i>Ephedra multiflora</i>    | 5,5        | 0,7 | 1,08               | 0,59 |
|                | <i>Ephedra breana</i>        | 5,0        |     | 1,12               |      |

En el Desierto Litoral las especies de Solanaceae, *Lycopersicon chilense*, *Lycium minutifolium* y *Nicotiana solanifolia* presentan contenidos de nitrógeno foliar muy superiores al

de las otras especies. *Tillandsia geissei* y *Proustia cuneifolia* se ubican al otro extremo del rango. En esta zona, sin embargo, se encuentran los valores más altos y más variables de contenido de

TABLA 8

Contenido promedio de nitrógeno y cenizas en tallos de plantas de la zona tropical de altura

Mean ash and nitrogen stem content of the pre-andean tropical plant species

| Familia        | Especie                            | Ceniza (%) |      | N <sub>2</sub> (%) |      |
|----------------|------------------------------------|------------|------|--------------------|------|
|                |                                    | Prom.      | DS   | Prom.              | DS   |
| Asteraceae     | <i>Parastrephia quadrangularis</i> | 3,9        | 0,77 |                    |      |
|                | <i>Parastrephia lucida</i>         | 5,0        | 1,1  | 0,98               | 0,01 |
|                | <i>Parastrephia lepidophylla</i>   | 3,9        | 0,2  | 0,72               | 0,21 |
|                | <i>Baccharis incarum</i>           | 4,2        | 0,9  | 0,62               | 0,16 |
|                | <i>Chuquiraga ulicina</i>          | 4,8        | 0,6  | 0,61               | 0,18 |
| Solanaceae     | <i>Fabiana denudata</i>            | 4,8        |      | 1,32               |      |
|                | <i>Fabiana densa</i>               | 11,0       |      | 0,99               |      |
|                | <i>Fabiana squamata</i>            | 2,8        |      | 0,89               |      |
| Fabaceae       | <i>Adesmia horrida</i>             | 3,6        |      | 0,85               |      |
|                | <i>Adesmia atacamensis</i>         | 4,4        |      | 0,89               |      |
| Chenopodiaceae | <i>Atriplex imbricata</i>          | 8,6        | 3,2  | 1,10               | 0,48 |
| Verbenaceae    | <i>Acantholippia trifida</i>       | 3,3        |      | 0,75               |      |
|                | <i>Junelia seriphoides</i>         | 11,6       |      | 0,48               |      |
| Ephedraceae    | <i>Ephedra breana</i>              | 4,6        |      | 1,01               |      |

TABLA 9

Comparación de los contenidos de agua, nitrógeno y cenizas en especies vegetales presentes en más de una zona ecológica. H = hojas; T = tallos

Mean water, nitrogen and ash content of those plant species present in several ecological zones.  
H = leaves and T = stems

| Especies                     | % | D.Litoral      |                  |      | D. Interior    |                  |      | T. Marginal    |                  |      | T. altura      |                  |      |
|------------------------------|---|----------------|------------------|------|----------------|------------------|------|----------------|------------------|------|----------------|------------------|------|
|                              |   | N <sub>2</sub> | H <sub>2</sub> O | C    | N <sub>2</sub> | H <sub>2</sub> O | C    | N <sub>2</sub> | H <sub>2</sub> O | C    | N <sub>2</sub> | H <sub>2</sub> O | C    |
| <i>Atriplex atacamensis</i>  | H |                |                  |      | 1,40           | 52,3             | 24,3 | 1,72           | 58,4             | 32,7 |                |                  |      |
|                              | T |                |                  |      | 1,08           |                  | 11,0 | 0,97           |                  | 8,7  |                |                  |      |
| <i>Baccharis incarum</i>     | H |                |                  |      |                |                  |      | 1,36           | 56,8             | 7,6  | 0,86           | 41,2             | 4,2  |
|                              | T |                |                  |      |                |                  |      | 1,11           |                  | 4,8  | 0,62           |                  | 5,7  |
| <i>Baccharis santelicens</i> | H |                |                  |      |                |                  |      | 1,55           | 59,6             | 7,5  | 1,25           | 51,3             | 7,7  |
|                              | T |                |                  |      |                |                  |      | 1,23           |                  | 4,9  |                |                  |      |
| <i>Pluchea absinthioides</i> | H |                |                  |      | 1,60           | 74,5             | 20,7 | 1,08           | 52,4             | 22,5 |                |                  |      |
|                              | T |                |                  |      | 0,85           | 12,9             |      | 0,65           |                  | 10,6 |                |                  |      |
| <i>Chuquiraga ulicina</i>    | H |                |                  |      |                |                  |      | 0,68           | 40,1             | 3,9  | 0,73           | 21,9             | 10,7 |
|                              | T |                |                  |      |                |                  |      | 0,55           |                  | 3,9  | 0,61           |                  | 4,8  |
| <i>Adesmia atacamensis</i>   | H |                |                  |      |                |                  |      | 1,93           | 59,0             | 15,1 | 1,80           | 63,7             | 7,9  |
|                              | T |                |                  |      |                |                  |      | 1,16           |                  | 6,0  | 0,89           |                  | 4,4  |
| <i>Fabiana densa</i>         | H |                |                  |      |                |                  |      | 1,00           | 52,2             | 20,2 | 1,15           | 46,7             | 17,1 |
|                              | T |                |                  |      |                |                  |      | 0,73           |                  | 8,2  | 0,99           |                  | 11,0 |
| <i>Acantholippia trifida</i> | H |                |                  |      |                |                  |      | 1,65           | 43,3             | 8,9  | 1,41           | 45,6             | 8,6  |
|                              | T |                |                  |      |                |                  |      | 0,64           |                  | 3,1  | 0,75           |                  | 3,3  |
| <i>Distichlis spicata</i>    | H |                |                  |      |                |                  |      |                |                  |      |                |                  |      |
|                              | T | 1,32           |                  | 12,6 | 0,50           |                  | 12,2 |                |                  |      |                |                  |      |

nitrógeno foliar de todo el estudio (CV de 0,52), dentro de valores extremos de 4,39% y 0,61%. Las especies de las otras familias tienen contenidos de nitrógeno foliar muy similares (Tabla 3). Un ordenamiento de las principales familias es el siguiente: Solanaceae (3,64%), Nolanaceae (1,75%), Apiaceae (1,48%) y Asteraceae (1,29%).

En Desierto Interior las especies de *Atriplex* (1,4%) y *Pluchea* (1,6%) presentan contenidos de nitrógeno bastante homogéneos.

*Atriplex atacamensis* de la zona Tropical Marginal, tiene contenidos más altos (1,72%), pero no significativamente diferentes ( $P < 0,05$ ) al del DI; situación inversa presenta *Pluchea absinthioides* (1,08%) (Tabla 9).

Las especies de la zona Tropical Marginal tienen contenidos de nitrógeno entre 0,68% en *Chuquiraga ulicina* y 2,49% en *Caiophora rahmeri*, con un coeficiente de variación del 31%. Las Fabaceae poseen una mayor cantidad de nitrógeno, significativamente diferente ( $P < 0,05$ ) respecto a las otras familias, mientras que Asteraceae y Chenopodiaceae no difieren significativamente. De todos modos, las familias se pueden ordenar como sigue: Fabaceae (2,05%) > Chenopodiaceae (1,60%) > Asteraceae (1,27%) (Tabla 4).

En Tropical de Altura se presentan los contenidos de nitrógeno foliar más bajos de todas las

zonas, distribuidos dentro de un rango entre 0,37% de *Festuca orthophylla* y 1,80% de *Adesmia atacamensis*. Un ordenamiento decreciente de las familias es el siguiente: Fabaceae (1,55%) > Solanaceae (1,17%) > Verbenaceae (1,1%) > Asteraceae (0,93%) > Poaceae (0,49%) (Tabla 5).

Contenido de nitrógeno de los tallos: El contenido de nitrógeno de los tallos de las zonas estudiadas es muy homogéneo y no sigue el patrón de distribución que este elemento tiene en las hojas, ni los patrones de distribución de los otros nutrientes considerados. En orden decreciente estas formaciones se pueden ubicar en la siguiente secuencia: DL > TM > TA > DI (Tabla 10). Solamente existe diferencia significativa ( $P < 0,05$ ) entre DL y DI.

En Desierto Litoral, *Lycopersicon chilense* y *Nicotiana solanifolia* presentan los contenidos de nitrógeno más altos, mientras que *Tillandsia geissei* y *Polyachyrus fuscus* presentan los más bajos. En esta zona, sin embargo, se encuentran los valores más altos y más variables de contenido de nitrógeno de todas las zonas estudiadas (CV de 0,43), dentro de los extremos de 2,69% y 0,31%. Un ordenamiento en importancia decreciente de las familias es el siguiente: Solanaceae (1,96%) > Nolanaceae (1,24%) > Boraginaceae (1,15%) > Apiaceae (0,95%) > Asteraceae (0,8%) (Tabla 6).

TABLA 10

Valores promedios de contenido de agua, nitrógeno y cenizas de las especies vegetales de las zonas ecológicas

Mean water, nitrogen and ash content of plant species, of ecological zones.  
Hojas = leaves and tallos = stems

| Zonas Ecológicas   | AGUA (%) |      | CENIZA (%) |      | NITROGENO (%) |      |
|--------------------|----------|------|------------|------|---------------|------|
|                    | Prom.    | D.S. | Prom.      | D.S. | Prom.         | D.S. |
| <b>HOJAS</b>       |          |      |            |      |               |      |
| Desierto Litoral   | 76,4     | 11,2 | 24,9       | 12,0 | 1,79          | 0,9  |
| Desierto Interior  | 63,4     | 5,7  | 22,5       | 2,5  | 1,50          | 0,2  |
| Tropical Marginal  | 56,8     | 14,7 | 16,2       | 9,1  | 1,57          | 0,5  |
| Tropical de Altura | 35,9     | 15,3 | 10,0       | 6,8  | 1,08          | 0,4  |
| <b>TALLOS</b>      |          |      |            |      |               |      |
| Desierto Litoral   |          |      | 13,6       | 6,6  | 1,16          | 0,5  |
| Desierto Interior  |          |      | 12,0       | 1,0  | 0,81          | 0,3  |
| Tropical Marginal  |          |      | 6,9        | 4,4  | 0,99          | 0,3  |
| Tropical de Altura |          |      | 5,6        | 2,9  | 0,86          | 0,2  |

En Desierto Interior (DI) se presentan los contenidos de nitrógeno de tallos más bajos de todas las zonas estudiadas, con *A. atacamensis* (1,08%) en el extremo mayor del rango y *Distichlis spicata* (0,5%) en el menor. Los ejemplares de *A. atacamensis* y de *Pluchea absinthioides* de esta zona no varían significativamente ( $P < 0,05$ ) respecto a los de la zona TM (Tabla 10).

Las especies de la zona Tropical Marginal tienen contenidos de nitrógeno de tallos que oscilan entre el 0,55% de *Chuquiraga ulicina* y el 1,55% de *Caiophora rahmeri*, con un CV del 29%. En esta zona las Fabaceae poseen una cantidad de nitrógeno significativamente menor que las Ephedraceae, mientras que las restantes familias no difieren entre sí. Las familias pueden ordenarse así: Asteraceae (1,1%) = Ephedraceae (1,1%) > Chenopodiaceae (0,92%) > Fabaceae (0,87%) (Tabla 7).

En Tropical de Altura los contenidos de nitrógeno presentan el menor coeficiente de variación (0,23), dentro del rango entre 0,48% en *Junelia seriphioides* y 1,32% en *Fabiana denudata*. Las familias se pueden ordenar como sigue: Solanaceae (1,07%) > Fabaceae (0,87%) > Asteraceae (0,74%) > Verbenaceae (0,62%). Salvo Solanaceae con Fabaceae, las familias no difieren significativamente ( $P < 0,05$ ) entre sí (Tabla 8).

Aspectos globales: En un enfoque comparativo general de las cuatro zonas ecológicas estudiadas se establece un gradiente decreciente de contenidos de agua, nitrógeno y cenizas desde el Desierto Litoral hasta la zona Tropical de Altura, concor-

dante con el gradiente altitudinal (Tabla 10), especialmente en lo referente a hojas.

#### De los insectos del follaje

Comunidad general de artrópodos asociada al follaje: En total se colectaron 12.893 individuos de artrópodos asociados al follaje los que se distribuyen en 464 morfoespecies y 19 grupos zoológicos, considerando como grupos aparte a Hemiptera y Homoptera. En estos totales no se consideran los insectos obtenidos de las cecidias, cuyo análisis se presenta en Sáiz y Núñez (1998 y 1999) donde se describen 26 nuevos tipos de cecidias que afectan a 18 plantas hospederas, 27 especies de insectos huéspedes y varios parasitoides.

La distribución global de especies e individuos de artrópodos en los diferentes grupos zoológicos se expone en las figuras 3 y 4 destacando, en cuanto a aporte de morfoespecies, a Homoptera, Hemiptera y larvas de Lepidoptera dentro de los insectos eminentemente fitófagos y de Hymenoptera dentro de los parasitoides. Entre los depredadores destaca Araneae. A ellos se agrega Diptera con roles funcionales más variados. Desde el punto de vista de los individuos se acrecienta la importancia numérica de los grupos fitófagos: Homoptera, Hemiptera y Thysanoptera.

Los grupos zoológicos antes mencionados más Coleoptera (adultos y larvas), Psocoptera, Thysanoptera y larvas de Lepidoptera, concentran el 91,2% de las especies y el 96,8% de los

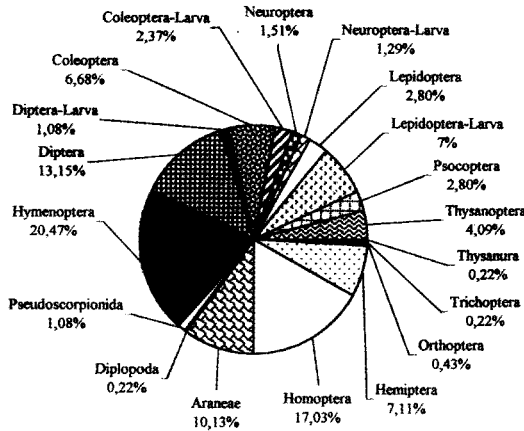


Fig. 3. Distribución del total de especies de artrópodos por grupo zoológico.

Arthropods species global distribution according to zoological groups.

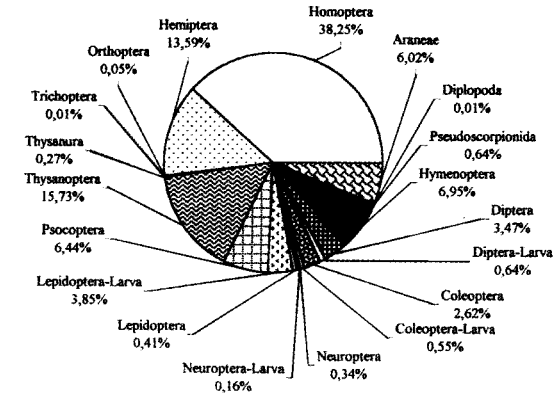


Fig. 4. Distribución del total de individuos de artrópodos por grupo zoológico.

Individual arthropods distribution according to zoological groups.

individuos recolectados. En atención a ello, los análisis más detallados se centrarán en dichos grupos, considerando a los demás como Resto.

En cuanto a las zonas ecológicas, el Desierto Litoral y Tropical Marginal presentan la mayor concentración de artrópodos, tanto en morfoespecies como en individuos, así como de las especies de plantas sobre las que se colectaron (Tabla 11).

La similitud de la artropodofauna entre zonas ecológicas es mínima desde el punto de vista de la presencia de especies (Sj, 0,02-0,14). En cambio, considerando los respectivos valores de abundancia se detecta una tendencia a asociarse DI con TM (Sw, 0,3) y entre TM y TA (Sw, 0,2) y a aislarse el DL, siempre dentro de valores muy bajos, al igual que ocurre con la vegetación (SW, 0,000-0,009). El análisis de congruencia (Fig. 5) ratifica lo expuesto, aunque mostrando mayor

similitud de la zona TM con la TA, a diferencia de lo que ocurre con los vegetales en que ella es con el DI.

Desde el punto de vista de las diversidades específicas (H') se establece el siguiente gradiente decreciente: DL, TM, TA y DI, concordante con la riqueza de especies (Tabla 12), tendencia que, en general, se expresa para los grupos zoológicos más importantes. La diversidad de cada una de las zonas ecológicas estudiadas, en cuanto a variedad de especies vegetales en las cuales se colectaron los principales grupos zoológicos, la riqueza específica de los artrópodos y la abundancia en individuos de los mismos, se exponen en Tabla 13 y Figs. 7 a 10.

Del análisis de la Figura 6 se desprende que Homoptera se distribuye sobre una mayor diversidad de especies vegetales que el resto de los grupos zoológicos en las cuatro zonas ecológicas

TABLA 11  
Especies vegetales y sus artrópodos asociados (especies e individuos) según zonas ecológicas  
Plant species and their associated arthropods (species and individuals) of ecological zones

| Zona Ecológica     | Plantas  | Artrópodos |            |
|--------------------|----------|------------|------------|
|                    | Especies | Especies   | Individuos |
| Desierto Litoral   | 27       | 284        | 5.619      |
| Desierto Interior  | 3        | 22         | 245        |
| Tropical Margina   | 121      | 193        | 6.414      |
| Tropical de Altura | 15       | 45         | 615        |

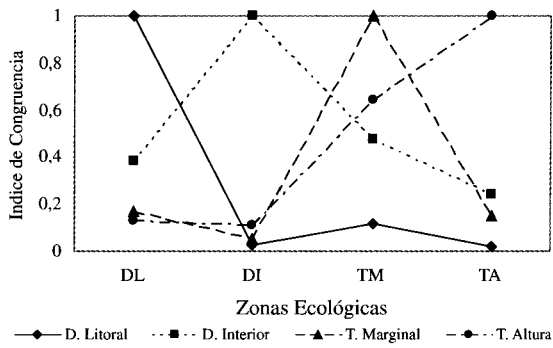


Fig. 5. Congruencia específica de artrópodos de follaje entre zonas ecológicas.

Canopy arthropods congruity among ecological zones.

TABLA 12

Riqueza de especies (sp) y diversidad específica (H') de artrópodos del follaje por zona ecológica

Species richness (sp) and diversity (H') of canopy arthropods of ecological zones

| Grupo                 | Desierto Litoral |      | Desierto Interior |      | Tropical Marginal |      | Tropical Altura |      |
|-----------------------|------------------|------|-------------------|------|-------------------|------|-----------------|------|
|                       | Sp               | H    | Sp                | H    | Sp                | H    | Sp              | H    |
| Araneae               | 35               | 3,12 | 1                 | 0,00 | 13                | 2,89 | 1               | 0,00 |
| Pseudoscorpionida     | 5                | 1,04 | 0                 | —    | 0                 | —    | 0               | —    |
| Diplopoda-Polyxenidae | 1                | 0,00 | 0                 | —    | 0                 | —    | 0               | —    |
| Hymenoptera           | 58               | 4,06 | 3                 | 1,58 | 41                | 4,69 | 8               | 2,59 |
| Diptera               | 26               | 4,06 | 1                 | 0,00 | 37                | 4,19 | 2               | 0,54 |
| Dipteralarvas         | 2                | 0,17 | 0                 | —    | 4                 | 1,11 | 1               | 0,00 |
| Coleoptera            | 25               | 3,46 | 1                 | 0,00 | 7                 | 2,55 | 2               | 0,92 |
| ColeopteraLarvas      | 7                | 1,39 | 0                 | —    | 4                 | 0,99 | 1               | 0,00 |
| Neuroptera            | 5                | 1,85 | 0                 | —    | 2                 | 0,91 | 1               | 0,00 |
| NeuropteraLarvas      | 4                | 1,91 | 0                 | —    | 3                 | 1,35 | 1               | 0,00 |
| Lepidoptera           | 10               | 2,81 | 0                 | —    | 2                 | 0,54 | 1               | 0,00 |
| LepidopteraLarvas     | 26               | 3,91 | 1                 | 0,00 | 10                | 2,30 | 3               | 1,52 |
| Psocoptera            | 10               | 1,71 | 1                 | 0,00 | 5                 | 1,99 | 0               | —    |
| Thysanoptera          | 8                | 1,80 | 2                 | 0,92 | 10                | 1,78 | 4               | 0,99 |
| Thysanura             | 1                | 0,00 | 0                 | —    | 0                 | —    | 0               | —    |
| Trichoptera           | 0                | —    | 1                 | 0,00 | 0                 | —    | 0               | —    |
| Orthoptera            | 2                | 0,92 | 0                 | —    | 0                 | —    | 0               | —    |
| Hemiptera             | 16               | 2,63 | 2                 | 0,65 | 19                | 2,79 | 0               | —    |
| Homoptera             | 43               | 3,62 | 8                 | 1,09 | 36                | 3,75 | 25              | 3,29 |
| TOTAL                 | 284              | 6,17 | 22                | 1,70 | 193               | 5,36 | 45              | 4,00 |

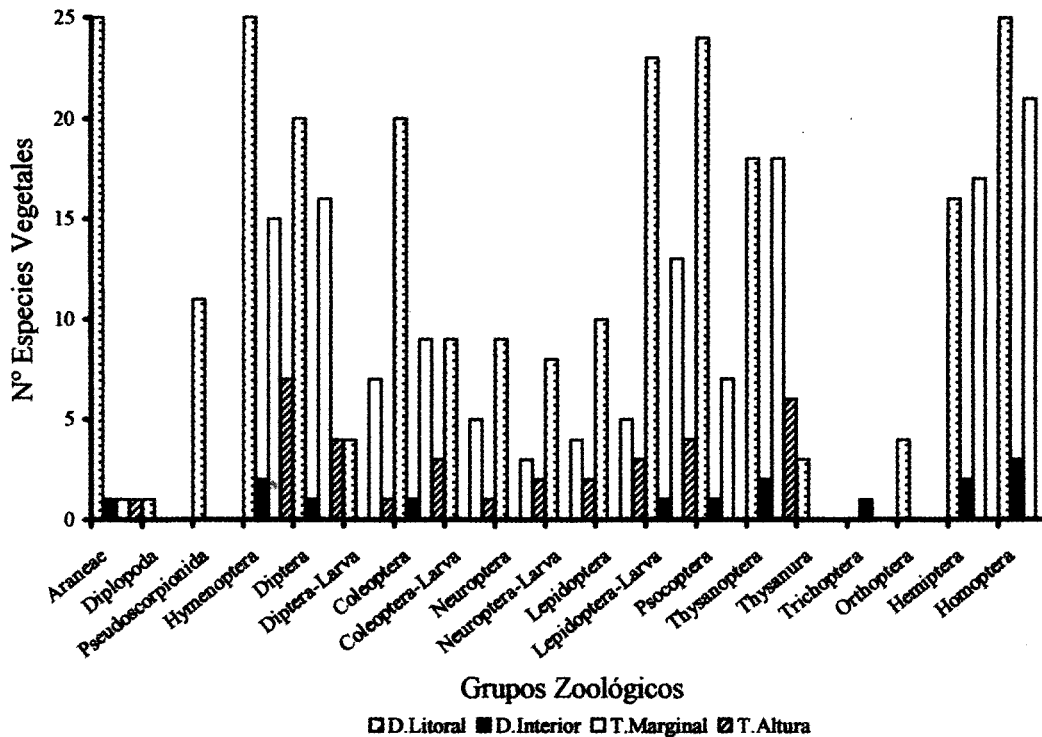


Fig. 6. Número de especies vegetales hospederas de artrópodos del follaje por grupo zoológico y zona ecológica.

Number of plant species used by canopy arthropods according to zoological groups and ecological zones.

TABLA 13

Número total de artrópodos (especies (S), grupos zoológicos (G) e individuos (N)) por especie vegetal y zona ecológica

Total amount of arthropods (species (S), zoological groups (G) and individuals (N)) of plant species of ecological zones

| Especies de Plantas                | D. Litoral |    |      | D. Interior |   |     | T. Marginal |    |      | T. altura |   |     | Total |    |      |
|------------------------------------|------------|----|------|-------------|---|-----|-------------|----|------|-----------|---|-----|-------|----|------|
|                                    | S          | G  | N    | S           | G | N   | S           | G  | N    | S         | G | N   | S     | G  | N    |
| <i>Tetragonia ovata</i>            | 37         | 11 | 114  | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 37    | 11 | 114  |
| <i>Cynanchum boerhaviifolium</i>   | 1          | 1  | 1    | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 1     | 1  | 1    |
| <i>Heliotropium taitalense</i>     | 67         | 12 | 475  | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 67    | 12 | 475  |
| <i>Heliotropium philippianum</i>   | 40         | 13 | 106  | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 40    | 13 | 106  |
| <i>Atriplex leuca</i>              | 28         | 11 | 701  | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 28    | 11 | 701  |
| <i>Proustia cuneifolia</i>         | 18         | 10 | 60   | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 18    | 10 | 60   |
| <i>Polyachirus fuscus</i>          | 24         | 12 | 91   | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 24    | 12 | 91   |
| <i>Euphorbia lactiflua</i>         | 40         | 12 | 137  | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 40    | 12 | 137  |
| <i>Frankenia chilensis</i>         | 9          | 6  | 20   | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 9     | 6  | 20   |
| <i>Teucrium nudicaule</i>          | 38         | 14 | 135  | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 38    | 14 | 135  |
| <i>Cristaria spinolae</i>          | 19         | 10 | 108  | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 19    | 10 | 108  |
| <i>Nolana divaricata</i>           | 76         | 18 | 476  | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 76    | 18 | 476  |
| <i>Nolana crassulifolia</i>        | 43         | 9  | 342  | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 43    | 9  | 342  |
| <i>Nolana sedifolia</i>            | 50         | 15 | 271  | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 50    | 15 | 271  |
| <i>Limonium plumosum</i>           | 18         | 10 | 134  | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 18    | 10 | 134  |
| <i>Lycopersicum chilense</i>       | 23         | 12 | 57   | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 23    | 12 | 57   |
| <i>Lycium minutifolium</i>         | 34         | 12 | 267  | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 34    | 12 | 267  |
| <i>Nicotiana solanifolia</i>       | 63         | 15 | 496  | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 63    | 15 | 496  |
| <i>Eremocharis fruticosa</i>       | 30         | 11 | 1060 | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 30    | 11 | 1060 |
| <i>Gymnophyto folisum</i>          | 24         | 11 | 63   | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 24    | 11 | 63   |
| <i>Tillandsia geisei</i>           | 14         | 10 | 88   | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 14    | 10 | 88   |
| <i>Deuterochia chrysantha</i>      | 2          | 1  | 77   | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 2     | 1  | 77   |
| <i>Ophryosporus triangularis</i>   | 34         | 10 | 89   | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 34    | 10 | 89   |
| <i>Distichlis spicata</i>          | 10         | 6  | 58   | 1           | 1 | 23  | -           | -  | -    | -         | - | -   | 11    | 6  | 81   |
| <i>Nolana villosa</i>              | 27         | 13 | 73   | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 27    | 13 | 73   |
| <i>Nolana leptophylla</i>          | 15         | 9  | 76   | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 15    | 9  | 76   |
| <i>Alona stenophylla</i>           | 15         | 8  | 44   | -           | - | -   | -           | -  | -    | -         | - | -   | 15    | 8  | 44   |
| <i>Pluchea absinthioides</i>       | -          | -  | -    | 10          | 8 | 195 | 23          | 11 | 152  | -         | - | -   | 31    | 12 | 347  |
| <i>Atriplex atacamensis</i>        | -          | -  | -    | 11          | 9 | 27  | 50          | 13 | 1099 | -         | - | -   | 57    | 15 | 1126 |
| <i>Baccharis petiolata</i>         | -          | -  | -    | -           | - | -   | 68          | 14 | 986  | -         | - | -   | 68    | 14 | 986  |
| <i>Baccharis santelici</i>         | -          | -  | -    | -           | - | -   | 33          | 11 | 197  | -         | - | -   | 33    | 11 | 197  |
| <i>Haplopappus rigidus</i>         | -          | -  | -    | -           | - | -   | 36          | 11 | 961  | -         | - | -   | 36    | 11 | 961  |
| <i>Satureja parvifolia</i>         | -          | -  | -    | -           | - | -   | 19          | 7  | 57   | -         | - | -   | 19    | 7  | 57   |
| <i>Caiophora rahmeri</i>           | -          | -  | -    | -           | - | -   | 8           | 5  | 27   | -         | - | -   | 8     | 5  | 27   |
| <i>Prosopis tamarugo</i>           | -          | -  | -    | -           | - | -   | 15          | 6  | 180  | -         | - | -   | 15    | 6  | 180  |
| <i>Geoffroea decorticans</i>       | -          | -  | -    | -           | - | -   | 12          | 8  | 58   | -         | - | -   | 12    | 8  | 58   |
| <i>Fabiana densa</i>               | -          | -  | -    | -           | - | -   | 48          | 14 | 709  | 11        | 8 | 278 | 53    | 17 | 987  |
| <i>Cortaderia atacamensis</i>      | -          | -  | -    | -           | - | -   | 34          | 11 | 280  | -         | - | -   | 34    | 11 | 280  |
| <i>Prosopis alba</i>               | -          | -  | -    | -           | - | -   | 13          | 10 | 80   | -         | - | -   | 13    | 10 | 80   |
| <i>Adesmia villanuevae</i>         | -          | -  | -    | -           | - | -   | 7           | 7  | 56   | -         | - | -   | 7     | 7  | 56   |
| <i>Adesmia atacamensis</i>         | -          | -  | -    | -           | - | -   | 21          | 12 | 216  | 3         | 1 | 12  | 24    | 12 | 228  |
| <i>Adesmia erinacea</i>            | -          | -  | -    | -           | - | -   | 16          | 11 | 582  | -         | - | -   | 16    | 11 | 582  |
| <i>Baccharis incarum</i>           | -          | -  | -    | -           | - | -   | 46          | 12 | 488  | 13        | 8 | 72  | 53    | 13 | 560  |
| <i>Baccharis juncea</i>            | -          | -  | -    | -           | - | -   | 13          | 8  | 159  | -         | - | -   | 13    | 8  | 159  |
| <i>Tiquilia atacamensis</i>        | -          | -  | -    | -           | - | -   | 4           | 4  | 13   | -         | - | -   | 4     | 4  | 13   |
| <i>Ephedra multiflora</i>          | -          | -  | -    | -           | - | -   | 13          | 9  | 66   | -         | - | -   | 13    | 9  | 66   |
| <i>Acantholippia trifida</i>       | -          | -  | -    | -           | - | -   | 15          | 9  | 43   | 1         | 1 | 1   | 16    | 10 | 44   |
| <i>Chuquiraga ulicina</i>          | -          | -  | -    | -           | - | -   | 2           | 2  | 2    | 3         | 3 | 34  | 5     | 5  | 36   |
| <i>Parastrephia lepidophylla</i>   | -          | -  | -    | -           | - | -   | -           | -  | -    | 10        | 6 | 18  | 10    | 6  | 48   |
| <i>Fabiana denudata</i>            | -          | -  | -    | -           | - | -   | -           | -  | -    | 12        | 9 | 118 | 12    | 9  | 118  |
| <i>Stipa venusta</i>               | -          | -  | -    | -           | - | -   | -           | -  | -    | 1         | 1 | 1   | 1     | 1  | 1    |
| <i>Atriplex imbricata</i>          | -          | -  | -    | -           | - | -   | -           | -  | -    | 6         | 6 | 23  | 6     | 6  | 23   |
| <i>Ephedra horrida</i>             | -          | -  | -    | -           | - | -   | -           | -  | -    | 5         | 3 | 27  | 5     | 3  | 27   |
| <i>Adesmia breana</i>              | -          | -  | -    | -           | - | -   | -           | -  | -    | 2         | 2 | 3   | 2     | 2  | 3    |
| <i>Parastrephia quadrangularis</i> | -          | -  | -    | -           | - | -   | -           | -  | -    | 5         | 4 | 14  | 5     | 4  | 14   |
| <i>Parastrephia lucida</i>         | -          | -  | -    | -           | - | -   | -           | -  | -    | 6         | 4 | 7   | 6     | 4  | 7    |
| <i>Fabiana squamata</i>            | -          | -  | -    | -           | - | -   | -           | -  | -    | 2         | 2 | 2   | 2     | 2  | 2    |
| <i>Festuca orthophylla</i>         | -          | -  | -    | -           | - | -   | -           | -  | -    | 1         | 1 | 1   | 1     | 1  | 1    |



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

Como riqueza de especies de artrópodos destacan por su cantidad Homoptera e Hymenoptera para la totalidad de las zonas ecológicas, salvo en TM en que se agrega Diptera. Los grupos secundarios cambian según las diferentes zonas. En efecto, en Desierto Litoral tienen buena representación específica Araneae, Lepidoptera-Larva, Diptera y Coleoptera, grupo este último de alta concentración en esta zona ecológica; en Desierto Interior Thysanoptera y Hemiptera; este último grupo es también secundariamente importante en Tropical Marginal; finalmente, en Tropical de Altura es Thysanoptera quien cumple este rol secundario (Tabla 12).

Desde el punto de vista de la cantidad de individuos aportados por zona ecológica, en todas ellas Homoptera acrecienta su participación porcentual a la vez que disminuye la de Hymenoptera, situación que es mucho más drástica en las dos zonas de mayor altitud: TM y TA. Como situaciones particulares hay que destacar el fuerte incremento de la participación numérica de Psocoptera y Hemiptera en DL, la predominancia absoluta de Homoptera en DI, el enorme acrecentamiento de la participación a nivel de individuos de Thysanoptera en TM y, finalmente, el incremento del rol de Thysanoptera y la predominancia de Homoptera en TA (Figs. 3 y 4).

Importancia de las especies vegetales muestreadas como soporte de la artropodofauna del follaje: El aporte de individuos, morfoespecies y grupos de artrópodos por las diferentes especies

vegetales muestreadas se expone en Tabla 13. Dentro del contexto total de especies vegetales muestreadas, destacan por la riqueza o abundancia específica de artrópodos las siguientes especies vegetales, ordenadas con criterio decreciente de morfoespecies de artrópodos colectados en ellas, con rango entre 76 y 27 morfoespecies: *Nolana divaricata*, *Baccharis petiolata*, *Heliotropium taltalense*, *Nicotiana solanifolia*, *Atriplex atacamensis*, *Fabiana densa*, *Baccharis incarum*, *Nolana sedifolia*, *Nolana crassulifolia*, *Euphorbia lactiflua*, *Heliotropium philippianum*, *Teucrium nudicaule*, *Haplopappus rigidus*, *Cortaderia atacamensis*, *Lycium minutifolium*, *Ophryosporus triangularis*, *Baccharis santelicensis*, *Pluchea absinthioides*, *Eremocharis fruticosa*, *Atriplex leuca*, *Nolana villosa*.

Considerando las especies vegetales más importantes en cuanto a abundancia de individuos son, con rango entre 1.126 y 280 individuos: *Atriplex atacamensis*, *Eremocharis fruticosa*, *Fabiana densa*, *Baccharis petiolata*, *Haplopappus rigidus*, *Atriplex leuca*, *Baccharis incarum*, *Nicotiana solanifolia*, *Nolana divaricata*, *Heliotropium taltalense*, *Nolana crassulifolia*, *Cortaderia atacamensis*.

La correlación entre ambos ordenamientos es bastante alta ( $r_s = 0,68$ ,  $P < 0,01$ ) debido fundamentalmente a la concordancia de especies vegetales con baja cantidad de morfoespecies e individuos de artrópodos. Considerando solamente aquellas plantas con más de 30 especies de artrópodos la correlación baja a 0,42 ( $P < 0,5$ ). Nolanaceae, Solanaceae y Chenopodiaceae aparecen como las familias más apetecidas por la artropodofauna.

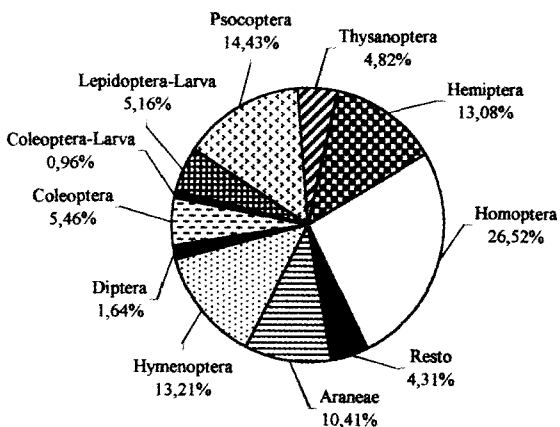


Fig. 7. Desierto Litoral. Distribución de individuos de artrópodos por grupo zoológico.

Coastal Desert. Proportion of arthropod individuals according to zoological groups.

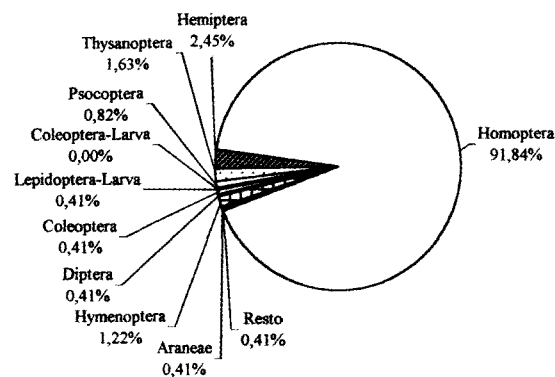


Fig. 8. Desierto Interior. Distribución de individuos de artrópodos por grupo zoológico.

Continental Desert. Proportion of arthropod individuals according to zoological groups.

TABLA 14

Promedios de contenido de agua, nitrógeno y cenizas de las principales familias de plantas por zona ecológica

Mean water, nitrogen and ash content of the main families of plants of ecological zones

| Zonas ecológicas | Familia        | Agua (%) |      | Ceniza (%) |      | Nitrógeno (%) |      |
|------------------|----------------|----------|------|------------|------|---------------|------|
|                  |                | Prom.    | DS   | Prom.      | DS   | Prom.         | DS   |
| <b>Hojas</b>     |                |          |      |            |      |               |      |
| DesiertoLitoral  | Solanaceae     | 84,4     | 4,4  | 18,9       | 1,2  | 3,64          | 0,67 |
|                  | Asteraceae     | 80,2     | 10,5 | 20,9       | 14,9 | 1,62          | 1,06 |
|                  | Apiaceae       | 79,4     | 7,3  | 15,7       | 11,7 | 1,48          | 0,04 |
|                  | Nolanaceae     | 75,7     | 13,2 | 33,5       | 6,9  | 1,75          | 0,59 |
|                  | Boraginaceae   | 63,9     | 19,3 | 23,9       | 22,6 | 1,30          | 0,22 |
| TropicalMarginal | Chenopodiaceae | 61,8     | 5,2  | 29,5       | 8,4  | 1,60          | 0,17 |
|                  | Asteraceae     | 62,6     | 13,3 | 13,1       | 7,1  | 1,44          | 0,21 |
|                  | Fabaceae       | 52,6     | 6,1  | 11,5       | 2,4  | 2,06          | 0,09 |
| TropicaldeAltura | Fabaceae       | 53,0     | 15,1 | 8,5        | 0,8  | 1,55          | 0,36 |
|                  | Asteraceae     | 41,0     | 10,3 | 6,5        | 2,4  | 0,96          | 0,24 |
|                  | Solanaceae     | 33,7     | 12,3 | 9,6        | 6,5  | 1,17          | 0,21 |
|                  | Verbenaceae    | 32,2     | 19,0 | 17,1       | 12,0 | 1,10          | 0,44 |
|                  | Poaceae        | 13,0     | 5,1  | 5,7        | 0,7  | 0,49          | 0,17 |
| <b>Tallos</b>    |                |          |      |            |      |               |      |
| DesiertoLitoral  | Solanaceae     |          |      | 12,7       | 6,1  | 1,96          | 0,60 |
|                  | Asteraceae     |          |      | 10,3       | 6,8  | 0,80          | 0,30 |
|                  | Apiaceae       |          |      | 9,5        | 6,0  | 0,95          | 0,08 |
|                  | Nolanaceae     |          |      | 19,4       | 6,6  | 1,26          | 0,40 |
|                  | Boraginaceae   |          |      | 11,1       | 7,2  | 1,15          | 0,01 |
| TropicalMarginal | Chenopodiaceae |          |      | 8,2        | 1,9  | 0,92          | 0,15 |
|                  | Asteraceae     |          |      | 6,9        | 2,6  | 1,10          | 0,36 |
|                  | Fabaceae       |          |      | 4,1        | 1,3  | 0,87          | 0,23 |
|                  | Ephedraceae    |          |      | 5,3        | 0,4  | 1,10          | 0,03 |
| TropicaldeAltura | Fabaceae       |          |      | 4,0        | 0,6  | 0,87          | 0,03 |
|                  | Asteraceae     |          |      | 4,4        | 0,5  | 0,74          | 0,15 |
|                  | Solanaceae     |          |      | 6,2        | 4,3  | 1,07          | 0,23 |
|                  | Verbenaceae    |          |      | 7,5        | 5,9  | 0,62          | 0,19 |

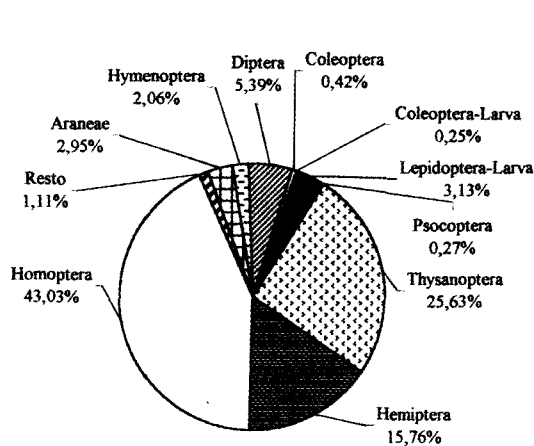


Fig. 9. Tropical Marginal. Distribución de individuos de artrópodos por grupo zoológico.

Pre-Andean Tropical. Proportion of arthropod individuals according to zoological groups.

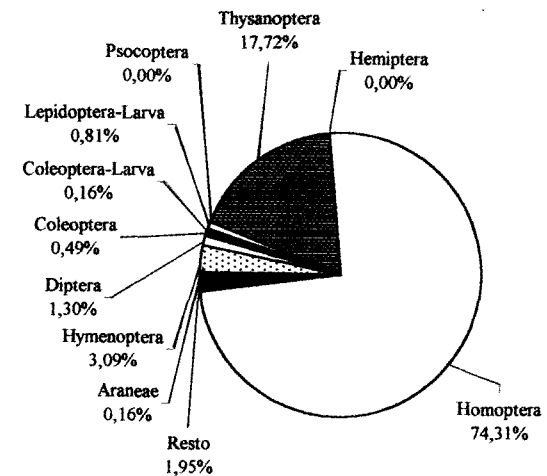


Fig. 10. Tropical de Altura. Distribución de individuos de artrópodos por grupo zoológico.

Andean Tropical. Proportion of arthropod individuals according to zoological groups.

TABLA 15

Tipos de fitofagia y plantas hospederas

Phytophagy classes and host plant

| Tipos de fitofagia     | Especies vegetales  |
|------------------------|---|
| Defoliación            | <i>Eremocharis fruticosa</i> , <i>Cynanchum boerhaviifolium</i> , <i>Lycium minutifolium</i> , <i>Prosopis alba</i> , <i>Cortaderia atacamensis</i> , <i>Atriplex imbricata</i> .   |
| Cecidias               | <i>Nolana crassulifolia</i> , <i>Schinus molle</i> , <i>Baccharis juncea</i> , <i>B. incarum</i> , <i>Chuquiraga ulicina</i> , <i>Ephedra multiflora</i> , <i>Adesmia villanuevae</i> , <i>A. horrida</i> , <i>Prosopis tamarugo</i> , <i>Acantholippia trifida</i> , <i>Parastrephia lepidophylla</i> , <i>P. quadrangularis</i> , |
| Defoliación y Cecidias | <i>Euphorbia lactiflua</i>  |
| Defoliación y Minado   | <i>Philippiamra amaranthoides</i> , <i>P. fastigiata</i> .  |
| Tres tipos             | <i>Baccharis petiolata</i> , <i>Nicotiana solanifolia</i> , <i>Pluchea absinthioides</i> , <i>Atriplex atacamensis</i>  |

Esta condición general estaría positivamente relacionada con las características nutricionales de las especies vegetales, especialmente con las de las hojas, de la siguiente manera: mayor contenido de agua y de nitrógeno y menor de cenizas, según se desprende del análisis de la Tabla 14.

Fitofagia: Analizados los tipos de fitofagia según el daño provocado en los vegetales se encontró un total de 25 especies afectadas por defoliación, minado o formación de cecidias (Tabla 15). Fue imposible medir en terreno la fitofagia por succión, pero su importancia puede inferirse del alto porcentaje de presencia y abundancia de insectos que funcionalmente corresponden a esta categoría (Homoptera, Hemiptera, Thysanoptera) (Tabla 12, Figs. 6 a 10), los que están presentes en todas las zonas ecológicas y en especial en DL y

TM. En efecto, el mayor porcentaje de especies ocurre en DL (52,7%) seguido de TM (49,1%), TA (17,8%) y DI (8,9%). En cuanto al número de individuos, el orden decreciente de importancia es: TM (49,7%), DL (43,6%), TA (4,8%) y DI (1,9%).

La participación diferencial de las superfamilias de Homoptera más Hemiptera *s. str.* en las distintas zonas ecológicas queda en evidencia en las Figs. 11 y 12 destacando Psylloidea, Cicadelloidea y Hemiptera *s. str.*, así como el rol numérico de Aphydoidea.

Respecto a Psylloidea se han individualizado 17 especies asociadas a 17 especies vegetales, concentrando el género *Russelliana* el 59% del total colectado. De acuerdo a las determinaciones hechas de nuestro material por el Dr. D. Burkhardt,

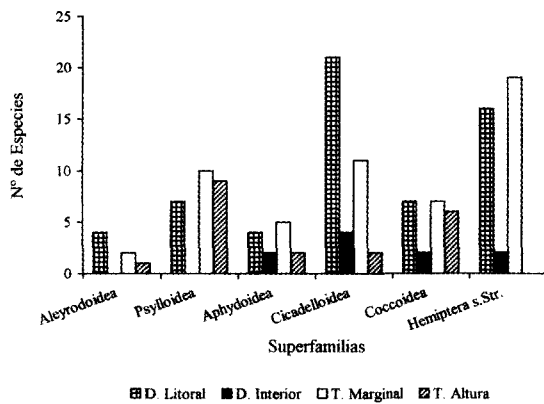


Fig. 11. Distribución de especies de Hemiptera sensu lato por zonas ecológicas.

Hemiptera sensu lato species distribution according to ecological zones.

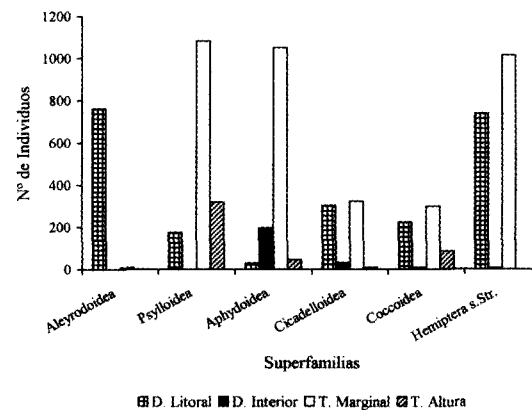


Fig. 12. Distribución de individuos de Hemiptera sensu lato por zonas ecológicas.

Distribution of Hemiptera sensu lato individuals according to ecological zones.

TABLA 16

## Especies de Psylloidea según especies de plantas hospederas

Psylloidea species related to host plants

| Psylloidea  | Planta hospedera   |
|---|--|
| <i>Russelliana</i> cf <i>solanicola</i> Tuthill       | <i>Haplopappus rigidus</i> , <i>Fabiana densa</i> , <i>Cortaderia</i> sp, <i>Baccharis petiolata</i> , <i>Nicotiana solanifolia</i>        |
| <i>Russelliana intermedia</i> Burkhardt               | <i>Haplopappus rigidus</i> , <i>Fabiana densa</i> , <i>Baccharis petiolata</i> , <i>Baccharis santelicensis</i> , <i>Baccharis incarum</i> |
| <i>Russelliana</i> cf <i>intermedia</i> Burkhardt     | <i>Acantholippia trifida</i>   |
| <i>Russelliana</i> sp n cf <i>adesmiae</i> Burkhardt  | <i>Adesmia atacamensis</i> , <i>Adesmia villanuevae</i>  |
| <i>Russelliana</i> sp. n 1                            | <i>Baccharis santelicensis</i>   |
| <i>Russelliana</i> sp n 2                             | <i>Nolana sedifolia</i> , <i>Nolana divaricata</i>   |
| <i>Russelliana</i> sp n 3                             | <i>Lycium minutifolium</i>   |
| <i>Russelliana</i> n sp 4                             | <i>Adesmia atacamensis</i>   |
| <i>Russelliana</i> n sp 5                             | <i>Acantholippia trifida</i>   |
| <i>Russelliana</i> sp n 6                             | <i>Parastrephia lepidophylla</i>   |
| <i>Calinda</i> ? <i>tuthilli</i> Olivares y Burkhardt | <i>Fabiana densa</i> , <i>Baccharis petiolata</i>  |
| <i>Calinda</i> ? <i>baccharis</i> Tuthill             | <i>Cortaderia</i> sp, <i>Baccharis petiolata</i>   |
| <i>Trioza chenopodi</i> Reuter                        | <i>Atriplex leuca</i>  |
| <i>Neopelma</i> sp n 1                                | <i>Acantholippia trifida</i> , <i>Parastrephia lepidophylla</i>  |
| <i>Neopelma</i> sp n 2                                | <i>Fabiana densa</i>   |
| <i>Calophya schini</i> Tuthill                        | <i>Pluchea absinthioides</i>   |
| <i>Panisopelma</i> sp n cf <i>pantherina</i>          | <i>Fabiana squamata</i>  |

al menos 8 de esas especies son nuevas para la ciencia. Las especies en cuestión y sus plantas hospederas se exponen en Tabla 16.

Las familias *Asteraceae* y *Fabaceae* concentran el mayor porcentaje de especies afectadas por los tipos de fitofagia expuestos en Tabla 15 (25,9% y 11,1% respectivamente). Las zonas con mayor incidencia de fitofagia son la TM y TA, tanto a nivel de familias como de especies vegetales. Entre las fitofagias evaluadas, la principal

es la formación de cecidias, las que están presentes en el 69,2 % de las especies afectadas y se concentran en las zonas de altura. La defoliación por masticadores predomina en DL, zona con máxima diversidad vegetal y con especies de mayor succulencia y mayor contenido de nitrógeno. Más que el contenido de nitrógeno y de cenizas es la relación Nitrógeno/Cenizas el mejor indicador de las preferencias por parte de los fitófagos (Tabla 17).

TABLA 17

## Promedios de agua, nitrógeno y cenizas en hojas de plantas afectadas y no afectadas por fitofagia por zona ecológica

Mean water, nitrogen and ash leaf content in phytophagy affected and phytophagy non-affected plants of ecological zones

| Zonas ecológicas  | Plantas      | H <sub>2</sub> O (%) | N <sub>2</sub> (%) | Cenizas (%) | Nitrógeno/Cenizas |
|-------------------|--------------|----------------------|--------------------|-------------|-------------------|
| Desierto Litoral  | Afectadas    | 82,9                 | 2,40               | 23,7        | 0,101             |
|                   | No Afectadas | 74,7                 | 1,64               | 24,9        | 0,065             |
| Desierto Interior | Afectadas    | 63,4                 | 1,60               | 22,5        | 0,071             |
|                   | No Afectadas | 63,4                 | 1,60               | 22,5        | 0,071             |
| Tropical Marginal | Afectadas    | 56,9                 | 1,48               | 11,8        | 0,125             |
|                   | No Afectadas | 56,6                 | 1,65               | 20,2        | 0,081             |
| Tropical Altura   | Afectadas    | 37,7                 | 0,87               | 6,8         | 0,126             |
|                   | No Afectadas | 35,5                 | 1,14               | 10,9        | 0,104             |

## CONCLUSIONES

La heterogeneidad climática del área estudiada se traduce en diversidades vegetacionales diferenciales entre las zonas ecológicas, correspondiendo las mayores a DL (42 especies,  $H' = 4,55$ ) y TM (42 especies;  $H' = 4,53$ ), seguidas por TA (23 especies;  $H' = 4,09$ ), quedando el DI como el más pobre al respecto (5 especies;  $H' = 1,63$ ).

Los contenidos promedio de agua de las hojas de las especies vegetales de las diferentes zonas ecológicas decrecen en el sentido del gradiente estudiado, siendo mayores en el Desierto Litoral (76,4%) y menores en Tropical de Altura (35,9%). Igual ocurre para los contenidos de nitrógeno y de cenizas foliares.

En cuanto a la artropodofauna asociada al follaje vegetal se repite la tendencia del contenido de agua, es decir: a) Desierto Litoral (284 especies y 5.619 individuos,  $H' = 6,17$ ); b) Tropical Marginal (193 especies y 6.414 individuos,  $H' = 5,36$ ); c) Tropical de Altura (45 especies y 615 individuos,  $H' = 4,00$ ), y d) Desierto Interior (22 especies y 245 individuos,  $H' = 1,70$ ).

En riqueza de especies de artrópodos destacan por su cantidad Homoptera e Hymenoptera para la totalidad de las zonas ecológicas, salvo en Tropical Marginal en que se agrega Diptera. Los grupos secundarios cambian según las diferentes zonas. En efecto, en Desierto Litoral tienen buena representación específica Araneae, Lepidoptera-Larva, Diptera y Coleoptera, grupo este último de alta abundancia en esta zona ecológica; en Desierto Interior, Thysanoptera y Hemiptera; este último grupo es también secundariamente importante en Tropical Marginal. Finalmente, en Tropical de Altura es Thysanoptera quien cumple este rol secundario.

Desde el punto de vista de la cantidad de individuos aportados por zona ecológica, en todas ellas Homoptera acrecienta su participación porcentual a la vez que disminuye la de Hymenoptera, situación que es mucho más drástica en las dos zonas de mayor altitud: Tropical Marginal y de Altura. 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 acrecentamiento 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.

Dentro del contexto total de especies vegetales muestreadas, destacan por la riqueza o abundancia específica de artrópodos las siguientes espe-

cies vegetales, ordenadas en orden decreciente de especies de artrópodos presentes: *Nolana divaricata*, *Baccharis petiolata*, *Heliotropium taltalense*, *Nicotiana solanifolia*, *Atriplex atacamensis*, *Fabiana densa*, *Baccharis incarum*, *Nolana sedifolia*, *Nolana crassulifolia*, *Euphorbia lactiflua*, *Heliotropium philippianum*, *Teucrium nudicaule*, *Haplopappus rigidus*, *Cortaderia atacamensis*, *Lycium minutifolium*, *Ophryosporus triangularis*, *Baccharis santelicensis*, *Pluchea absinthioides*, *Eremocharis fruticosa*, *Atriplex leuca*, *Nolana villosa*. En general, son las familias Asteraceae, Nolanaceae, Solanaceae y Chenopodiaceae las que aparecen como más favorables para la artropodofauna.

Tanto desde el punto de vista de la vegetación como de la artropodofauna asociada al follaje, la zona ecológica del Desierto Litoral se presenta como altamente diferente al resto de las zonas consideradas. En cambio, en las relaciones entre las otras zonas se presentan algunas diferencias. En efecto, la vegetación del Desierto Interior prácticamente se repite en la Tropical Marginal, mientras que desde el punto de vista de la artropodofauna la asociación es mayor entre Tropical Marginal y Tropical de Altura.

La fitofagia por succión, inferida por la abundancia de los adultos succionadores, aparece como la más importante en el área de estudio, destacando las superfamilias Psylloidea y Cicadelloidea dentro de Homoptera, junto a Hemiptera *s. str.* Entre las fitofagias directamente evaluadas destaca la formación de cecidias, especialmente en ambientes en altura.

## AGRADECIMIENTOS

Proyecto financiado por Fondecyt, N° 5960017/96.

## LITERATURA CITADA

- ABRAHAMSON W & A WEIS (1987) Nutritional Ecology of Arthropod Gall Makers. En: Slansky F & G Rodriguez (eds) Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates: 235-258. J Wiley & Sons, New York.
- ANANTHAKRISHNAN TN (1984) Biology of Gall Insects. Oxford & I.B.H. Publishing. 362 pp.
- BASSET Y, ND SPRINGATE, HP ABERLENC & G DELVARE (1997) A review of methods for sampling arthropods in tree canopies. En: Stork N, J Adis & R Didham (eds) Canopy arthropods: 27-52. Chapman & Hall, New York.

- BENTLEY BL & ND JOHNSON (1990) Plants as food for herbivores: the roles of nitrogen fixation and carbon dioxide enrichment. En: P Price, T Lewinsohn, GW Fernandes & WW Benson (eds) Plant-Animal Interactions: 257-287. John Wiley & Sons, New York.
- BERNAYS E & R CHAPMAN (1994) Host-Plant selection by phytophagous insects. Chapman & Hall, New York. 312 pp.
- DICASTRIF (1968) Esquisse écologique du Chili. Biologie de l'Amérique Australe, 4: 7-52.
- HAGEN K, R DADD & J REESE (1984) The food of insects. En: Huffaker C & R Rabb (eds) Ecological Entomology: 79-112. John Wiley & Sons, New York.
- HOWE HF & LC WESTLEY (1988) Ecological relationships of plants and animals. Oxford University Press. 273 pp.
- ISHAAYA I (1986) Nutritional and allelochemic insect-plant interactions relating to digestion and food intake: some examples. En: Miller JR & TA Miller (eds) Insect plant interactions: 191-223. Springer-Verlag, New York.
- LAWTON J (1989) Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. Annual Review of Entomology 28: 23-39.
- MATTSON W (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. Annual Review of Ecology and Systematic 11: 9-161.
- MAYNARD L & J LOOSLI (1978) Animal nutrition. McGraw-Hill, New York.
- PRICE P, C BOUTON, P GROSS, B MCPHERON & J WEIS (1980) Interaction among three trophic levels: influence of plants on interactions between insects herbivores and natural enemies. Annual Review of Ecology and Systematic 11: 41-65.
- REESE J (1979) Interactions of allelochemicals with nutrients in herbivore food. En: Rosenthal G & D Janzen (eds) Herbivores. Their interaction with secondary plant metabolites: 309-330. Academic Press, New York.
- 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 (1998) Cecidias del Norte Arido de Chile: Segunda Región. Descripción de 26 entidades nuevas. Revista Chilena de Entomología 25: 55-67.
- SAIZ F & C NUÑEZ (1999) Aspectos ecológicos de las cecidias del Norte Arido de Chile: Segunda Región. Revista Chilena de Entomología 26: 29-39.
- SHORTHOUSE J & O ROHFRTSCH (1992) Biology of insect-induced galls. Oxford University Press. 285 pp.
- SIMONETTI JA, MT KALIN-ARROYO, AE SPOTORNO & E LOZADA, eds (1995) Diversidad biológica de Chile. CONICYT, Santiago.
- STRONG DR (1979) Biogeographic dynamics of insect-host plant communities. Annual Review of Entomology 24:89-119.
- STRONG DR, H LAWTON & R SOUTHWOOD (1984) Insects on Plants. Community Patterns and Mechanisms. Blackwell Scientific Publications. 313 pp.
- TERBORGH J (1971) Distribution on environmental gradients: Theory and a preliminary interpretation of the distributional patterns in the avifauna of the cordillera Vilcabamba, Perú. Ecology 52: 23-40.
- WEIS A, R WALTON & C CREGO (1988) Reactive Plant Tissue Sites and the Population Biology of Gall Makers. Annual Review of Entomology 33: 467-486.

*Editor Asociado J.C. Torres-Mura*

*Recibido el 24 de agosto de 1998; aceptado el 3 de abril de 2000*