



MATERIAL COMPLEMENTARIO

GUTIÉRREZ et al. (2010) Revista Chilena de Historia Natural 83: 69-98.

Investigación de largo plazo en el Parque Nacional Bosque Fray Jorge: Veinte años estudiando el rol de los factores bióticos y abióticos en un matorral chileno semiárido

Long-term research in Bosque Fray Jorge National Park: Twenty years studying the role of biotic and abiotic factors in a Chilean semiarid scrubland

JULIO R. GUTIÉRREZ^{1,2,*}, PETER L. MESERVE³, DOUGLAS A. KELT⁴, ANDREW ENGILIS JR.⁴, M. ANDREA PREVITALI³, W. BRYAN MILSTEAD^{3,5} & FABIAN M. JAKSIC⁶¹ Departamento de Biología and Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas, Universidad de La Serena, Chile² Instituto de Ecología y Biodiversidad, Chile³ Department of Biological Sciences, Northern Illinois University, DeKalb, IL 60115, USA⁴ Department of Wildlife, Fish, & Conservation Biology, University of California, Davis, CA, USA⁵ U.S. Environmental Protection Agency, 27 Tarzwell Drive Narragansett, RI 0288, USA⁶ Center for Advanced Studies in Ecology & Biodiversity (CASEB), Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile

*Autor correspondiente: jgutierrez@userena.cl

RESUMEN

Desde 1989 hemos llevado a cabo un experimento ecológico a gran escala en un matorral espinoso semiárido de un parque nacional en el norte de Chile. Inicialmente, nos centramos en el rol de las interacciones bióticas incluyendo depredación, competencia interespecífica y herbivoría en micromamíferos y componentes vegetales de la comunidad. Usamos una aproximación reduccionista con parcelas replicadas cercadas de 0.56 ha que selectivamente excluían depredadores vertebrados y/o micromamíferos herbívoros más grandes como el degu, *Octodon degus*. Aunque detectamos efectos transitorios menores en la sobrevivencia y número de degus en las exclusiones de depredadores, otras especies no mostraron respuestas. Similarmente, la competencia interespecífica (i.e., degus con otros micromamíferos) no tenía efectos numéricos detectables (aunque ocurrieron algunas respuestas conductuales), y las exclusiones tuvieron efectos relativamente pequeños en varios componentes vegetales. Aproximaciones basadas en modelos indican que los factores abióticos juegan un papel determinante en la dinámica de las especies de micromamíferos principales como *O. degus* y la laucha orejuda (*Phyllotis darwini*). En cambio, estos están principalmente relacionados a pulsos no periódicos de lluvias más altas (usualmente durante los eventos El Niño) que gatilla el crecimiento de plantas efímeras; un experimento de adición de alimento en 1997-2000 verificó la importancia de la precipitación como un determinante de la disponibilidad de alimento. Desde el 2004 hemos expandido los esfuerzos de monitoreo de largo plazo a otros componentes comunitarios importantes incluyendo aves e insectos con el fin de entender los efectos de los factores abióticos sobre ellos; informamos algunos de los primeros resultados de censos comprensivos de aves en esta región. Finalmente, hace poco cambiamos de foco para documentar el efecto de lagomorfos exóticos en el parque. Instalamos tratamientos adicionales excluyendo selectivamente micromamíferos, lagomorfos, o ambos, de parcelas replicadas con el fin de evaluar impactos de herbívoros. En conjunto con el aumento de la precipitación anual desde 2000, predecimos que los lagomorfos introducidos tendrán mayores impactos en esta región y que más frecuentes El Niño en combinación con el cambio climático global puede conducir a cambios marcados en la dinámica comunitaria. La importancia de experimentos de largo plazo es destacado por el hecho que solamente ahora después de 20 años de trabajo algunos patrones están siendo evidentes.

Palabras clave: aves, desierto chileno, LTER, micromamíferos, plantas efímeras.

ABSTRACT

Since 1989, we have conducted a large-scale ecological experiment in semiarid thorn scrub of a national park in north-central Chile. Initially, we focused on the role of biotic interactions including predation, interspecific competition, and herbivory in small mammal and plant components of the community. We utilized a reductionist approach with replicated

0.56 ha fenced grids that selectively excluded vertebrate predators and/or larger small mammal herbivores such as the degu, *Octodon degus*. Although we detected small transitory effects of predator exclusions on degu survival and numbers, other species failed to show responses. Similarly, interspecific competition (i.e., degus with other small mammals) had no detectable numerical effects (although some behavioral responses occurred), and degu-exclusions had relatively small effects on various plant components. Modeling approaches indicate that abiotic factors play a determining role in the dynamics of principal small mammal species such as *O. degus* and the leaf-eared mouse (*Phyllotis darwini*). In turn, these are mainly related to aperiodic pulses of higher rainfall (usually during El Niño events) which trigger ephemeral plant growth; a food addition experiment in 1997-2000 verified the importance of precipitation as a determinant of food availability. Since 2004, we have expanded long-term monitoring efforts to other important community components including birds and insects in order to understand effects of abiotic factors on them; we report some of the first results of comprehensive surveys on the former in this region. Finally, we recently shifted focus to documenting effects of exotic lagomorphs in the park. We installed additional treatments selectively excluding small mammals, lagomorphs, or both, from replicated grids in order to evaluate putative herbivore impacts. In conjunction with increased annual rainfall since 2000, we predict that introduced lagomorphs will have increasing impacts in this region, and that more frequent El Niño in conjunction with global climatic change may lead to marked changes in community dynamics. The importance of long-term experimental studies is underscored by the fact that only now after 20 years of work are some patterns becoming evident.

Key words: birds, Chilean desert, ephemeral plants, LTER, small mammals.

INTRODUCCIÓN

El debate histórico sobre la importancia relativa de las interacciones bióticas como depredación, competencia y herbivoría vs. factores abióticos como clima ha sido polémico en ecología poblacional y de comunidades (e.g., Nicholson 1933, Andrewartha & Birch 1954, Sinclair 1989, Turchin 1995, 2003). Aunque el consenso actual es que tanto los factores bióticos como abióticos son importantes, generalmente se acepta que los factores bióticos tienden a operar de una manera densodependiente, mientras que los factores abióticos no. Así, los primeros tienen el potencial de regular la densidad poblacional dentro de un rango de equilibrio dinámico, mientras que los últimos pueden aumentar la variabilidad poblacional fuera de ese rango (Sinclair 1989, Turchin 2003).

El énfasis en las interacciones bióticas como mecanismo central controlando las poblaciones culminó en los 1980's y 1990's con el llamado a enfoques multifactoriales y reduccionistas para estudiar organismos en el campo (e.g., Lubchenco 1986, Roughgarden & Diamond 1986, Schoener 1986). Al mismo tiempo, se puso más énfasis en la escala ecológica y la importancia de estudios a escalas espaciales y temporales mayores (e.g., Wiens 1986, 1989, Wiens et al. 1986, Levin 1992). El tema no es si una escala espacial y temporal particular es "correcta", sino más bien entender qué es exactamente lo que se está midiendo en una escala particular al estudiar fenómenos ecológicos (Levin 1992). Las manipulaciones de campo se deben ser hechas a una escala que distinga adecuadamente entre cambios en membresía local y niveles poblacionales, y aquellos que ocurren a niveles de interhabitat o regionales (Wiens 1989). Determinar la escala apropiada requiere de un conocimiento íntimo de la biología del organismo, incluyendo dispersión y estructura poblacional de largo plazo. El tema de la

escala llega a ser aún más crucial cuando se estima los efectos potenciales de procesos a escalas muy grandes como el cambio climático global sobre fenómenos a escalas más pequeñas tales como biodiversidad local y regional, interacciones bióticas, estructura y energía de la comunidad (e.g., Risser et al. 1988, Woodmansee 1988, Field et al. 1992, Kareiva et al. 1992, Peters & Lovejoy 1992, Wessman 1992).

Un número creciente de estudios han investigado los efectos de las fuerzas climáticas en dinámicas poblacionales (e.g., Leirs et al. 1997, Forchhammer et al. 1998, Grenfell et al. 1998, Lima et al. 1999a, 1999b, 2001a, 2001b, 2002a, 2002b, 2006, Coulson et al. 2001, Loeuille & Ghil 2004), y muestran los efectos conjuntos de fuerzas endógenas y exógenas sobre las dinámicas de poblaciones naturales. No obstante, está claro que en algunas ocasiones los factores exógenos (esto es, el clima) son más importantes. Para varios organismos, la estructura de retroalimentación y las fuerzas climáticas son elementos claves para entender las fluctuaciones numéricas (Royama 1992, Turchin 1995, Berryman 1999). Además, aunque tradicionalmente se han enfatizado los efectos de retroalimentación lineal, los efectos no-lineales pueden ser más bien la regla que la excepción (e.g., Stenseth et al. 1997, Grenfell et al. 1998, Bjørnstad et al. 1998, Berryman 1999, Kristoffersen et al. 2001, Coulson 2004) y ellos han sido crecientemente verificados (e.g., Sæther et al. 2000, Myrsterud et al. 2001, Stenseth et al. 2002, 2004, Ellis & Post 2004, Lima et al. 2006, Berryman & Lima 2007).

Con la evidencia creciente de cambio ambientales inducidos climáticamente, el cambio climático global (CCG) ha llegado a ser un tema central en ecología. Ya no existen dudas de que están ocurriendo grandes alteraciones en la dinámica, abundancia y distribuciones de organismos inducidas por el hombre (e.g., Walther et al. 2002, 2005, Parmesan 2006, Bodkin et al. 2007, IPCC 2007). El aumento en la frecuencia,

duración y magnitud de los eventos El Niño son una faceta de este CCG (Latif et al. 1998, Timmermann et al. 1999, Mann et al. 2000, Diaz et al. 2001, Herbert & Dixon 2002); aunque persiste la discusión acerca de las conexiones (e.g., Rajagopalan et al. 1997, Kirtman & Schopf 1998, Kleeman & Power 2000, Stenseth et al. 2003), el CCG puede ya haber alterado el fenómeno de El Niño Oscilación del Sur (ENOS) (Fedorov & Philander 2000, Kerr 2004, Wara et al. 2005) con patrones de clima actual reflejando la combinación de variabilidad natural y una línea de base cambiante. Parece que han ocurrido varios desplazamientos escalonados en el clima en los últimos 30 años. El Océano Pacífico oriental se calentó alrededor de 1976 (CLIVAR 1992), y entre 1976 y 1998, los eventos El Niño fueron más largos, más persistentes y más frecuentes; los dos mayores El Niño del siglo 20 ocurrieron durante este período. En Sudamérica occidental el aumento de las lluvias tiende a ocurrir durante la fase cálida del ENOS (esp. en noroeste del Perú y el norte-centro semiárido de Chile); bajas precipitaciones ocurren en otros lugares como en Australia y sur de África. Las implicancias de tales cambios para regiones semiáridas son múltiples (revisiones en Jaksic 2001, Holmgren et al. 2006a, 2006b). Precipitaciones elevadas en Chile semiárido conducen a aumentos dramáticos en la cobertura de plantas efímeras (Dillon & Rundel 1990, Gutiérrez et al. 1997, Vidiella et al. 1999, Block & Richter 2000), aunque a menudo esta disminuye durante eventos lluviosos consecutivos, sugiriendo limitaciones por nutrientes (Gutiérrez et al. 1997, de la Maza et al. 2009). Otros grupos aumentan dramáticamente siguiendo El Niño incluyendo micromamíferos (e.g., Jiménez et al. 1992, Meserve et al. 1995, Lima & Jaksic 1998a, 1998b, 1998c, Lima et al. 2001a, 2001b, 2002a, 2002b, 2006), depredadores vertebrados (Jaksic et al. 1993, 1997, Arim & Jaksic 2005, Arim et al. 2006, Farias & Jaksic 2007) y aves (Jaksic & Lazo 1999). Las respuestas aparecen debidas a efectos de cascada ascendente de la lluvia sobre la productividad en regiones que normalmente son áridas (Holmgren et al. 2001, 2006a). Se observan patrones similares para grupos de plantas y animales en otros lugares cuando lluvias inusualmente altas ocurren durante El Niño (e.g., Norteamérica, Brown & Ernest 2002, DeSante et al. 2003) o años La Niña (e.g., Australia, Letnic et al. 2004, 2005). Las consecuencias biológicas negativas de eventos lluviosos o El Niño más frecuentes pueden incluir la aparición o el aumento en la prevalencia de ciertos patógenos como resultado de un aumento en la abundancia de vectores, reservorios y agentes de transmisión (Kovats et al. 1999, Epstein 1999, 2000, Epstein & Mills 2005). Finalmente, otra consecuencia negativa del CCG y de eventos El Niño más frecuentes puede ser un impacto más grande de especies introducidas (e.g., Arroyo et al. 2000, Hobbs & Mooney 2005, Parker et al. 2006, Gutiérrez et al. 2007).

Aunque muchos autores han enfatizado la necesidad de experimentos de campo manipulativos de largo-plazo en ecología (e.g., Likens 1989, Risser 1991, Cody & Smallwood 1996), a la fecha hay relativamente pocos de

tales estudios. Hemos mantenido una manipulación de campo en un matorral semiárido en el norte-centro de Chile por más de 20 años, siendo este el estudio más largo de este tipo en Sudamérica templada. El énfasis del estudio ha sido modificado a medida que los datos registrados sugirieron nuevas direcciones importantes para investigación. Comenzó como un estudio sobre la importancia relativa de dos formas de interacciones bióticas (competencia vs. depredación), pero con la llegada del evento El Niño de 1991-92, la abrumadora importancia de los factores abióticos en este sistema semiárido fue clara. Ahora hemos seguido la trayectoria de plantas y micromamíferos a través de múltiples períodos lluviosos o El Niño, con respuestas bióticas similares (aunque no idéntica). Estudios recientes sobre consumo de semillas, sin embargo, han subrayado la importancia de las aves (Kelt et al. 2004 a, 2004b, 2004c), y observaciones han indicado que ellas son también fuertemente influenciadas por factores bióticos y abióticos y posiblemente también por nuestras manipulaciones de campo.

La historia de ecología de poblaciones y comunidades ha mostrado que las explicaciones simplistas o basadas en factores únicos para fenómenos mayores a menudo no perduran. En ecología de comunidades, los estudios que enfatizan interacciones bióticas múltiples y efectos directos e indirectos han llegado a ser crecientemente importantes (e.g., Strauss 1991, Menge 1995, Abrams et al. 1996). Ejemplos notables son los estudios de interacciones de herbívoros o granívoros con plantas o semillas (e.g., McNaughton 1976, Brown et al. 1986, Brown & Heske 1990, Brown 1998), interacciones entre gremios y plantas o semillas (e.g., Davidson et al. 1984, 1985, Brown et al. 1986, Guo et al. 1995, Ostfeld et al. 1996, Brown 1998), y efectos de depredadores sobre presas y el rol del alimento (e.g., Sih 1992, Taitt & Krebs 1983, Desy & Batzli 1989, Krebs et al. 1995).

Hemos argumentado que la dinámica ecológica en nuestro sitio cambia entre control ascendente ("top-down") y descendente ("bottom-up") con roles importantes de ambos factores bióticos y abióticos (Meserve et al. 2003). Esto puede ser posible en parte porque esta región es un ambiente semiárido altamente variable. Mientras que el rol de las interacciones bióticas suele recibir más atención debido a su fácil manipulación, nuestro trabajo muestra que los factores abióticos son también muy importantes en este sistema y merecen más atención en estudios ecológicos en general (Dunson & Trakvis 1991, Karr 1992). Nuestro estudio está ayudando a clarificar el rol importante de tales factores abióticos cuando se sobreponen a un conjunto de interacciones bióticas; es gracias a la línea de base de largo-plazo que tiene nuestro estudio que nos provee con información acerca de los roles relativos de estas influencias.

El trabajo en nuestro sitio provee datos de línea de base importantes para interpretar los cambios de largo-plazo en el norte-centro semiárido de Chile, pero tiene implicancias importantes para otros sistemas áridos y semiáridos. En los últimos 1,000 años, las precipitaciones

en el norte de Chile han disminuido hacia una tendencia gradual de mayor aridez (Bahre 1979, Villalba 1994). La precipitación en el parque promedió 209 mm anuales entre 1940 y 1949, 185 mm entre 1960 y 1969, 127 mm entre 1970 y 1979, 85 mm entre 1980 y 1989 y 113 mm entre 1990 y 1999 (Kummerow 1966, Fulk 1975, Gutiérrez 2001). Aunque ha habido poco cambio en el ensamble de micromamíferos y cobertura arbustiva en Fray Jorge en 50 años, plagas de micromamíferos relacionadas con ENOS y los efectos sobre la agricultura en otros lugares han llegado a ser más dramáticos (e.g., Pearson 1975, Péfaur et al. 1979, Fuentes & Campusano 1985, Jiménez et al. 1992, Jaksic & Lima 2003). La región semiárida del norte-centro de Chile ("Norte Chico") ha llegado ser altamente desertificada (Bahre 1979, Schofield & Bucher 1986), con el 44 % de las aproximadamente 3.5 millones de ha de la IV Región (dentro del Norte Chico) caracterizado como "estéril" a mediados de los 70s debido a sobrepastoreo, talaje y abandono (Ovalle et al. 1993). La desertificación ha ocurrido a una tasa de alrededor de 0.4-1.4 % anual (Bahre 1979); al comienzo de los 90's, menos del 0.1 % del Norte Chico era cultivado, y el pastoreo ilimitado y la colecta de leña continuó en las áreas predominantemente rurales (Ovalle et al. 1993). Interesantemente, los eventos El Niño pueden ofrecer oportunidades para la restauración de estos sistemas (Holmgren & Scheffer 2001). Sin embargo, hasta hace poco, el conocimiento sobre la dinámica de las interacciones planta-animal en esta zona era limitado (con excepción de Armesto et al. 1993, Gutiérrez 1993, 2001, Ovalle et al. 1993, Whitford 1993). Consecuentemente, el norte de Chile y este estudio en particular, proveen fuentes importantes de datos de línea de base tanto para ecólogos como para biólogos de la conservación y restauración.

ÁREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA

En 1989, comenzamos una manipulación a gran escala en el Parque Nacional Bosque Fray Jorge (71°40' O, 30°38' S; Fray Jorge de aquí en adelante), una Reserva de la Biósfera de 10,000 ha en la zona semiárida del norte-centro de Chile. El parque contiene vegetación arbustiva espinosa semiárida y bosques remanentes de neblina que han sido protegidos de pastoreo y perturbación desde 1941 (Squeo et al. 2004). El matorral espinoso incluye arbustos espinosos siempreverdes y deciduos de sequía y un estrato herbáceo sobre un suelo primariamente arenoso (Muñoz & Pisano 1947, Muñoz 1985, Hoffmann 1989, Gutiérrez et al. 1993a). El clima es Mediterráneo semiárido con el 90 % de los 133 mm de precipitaciones anuales promedio (entre 1989 y 2008) cayendo en los meses de invierno (Mayo-Septiembre) y con veranos secos y cálidos. Desde 1989, se han registrado cinco eventos lluviosos o El Niño en esta región: 1991-92 (233-229 mm), 1997 (330 mm), 2000-2002 (236-339 mm), 2004 (168 mm) y 2006 (147 mm); los otros años han sido secos (11 a 89 mm).

Basados en trabajos anteriores (e.g., Meserve 1981a, 1981b, Meserve et al. 1983, 1984, 1987, Meserve & Le Boulengé 1987), inicialmente pusimos nuestra atención en el rol de las interacciones bióticas en la comunidad, específicamente, depredación de vertebrados, herbivoría de micromamíferos y competencia interespecífica entre micromamíferos. Mucho de nuestro interés anterior ha sido sobre la biología de un micromamífero importante, *Octodon degus* (Molina, 1782) (degu), un roedor caviomorfo de tamaño mediano (120-150 g) característico de Chile Mediterráneo; Fray Jorge es cerca del límite norte del rango del degu. Otros micromamíferos incluyen a *Abrocoma bennetti* Waterhouse, 1837 que es poco común (150-250 g) y varias especies más pequeñas (20-80 g) de omnívoros a granívoros o insectívoros como: *Abrothrix olivaceus* (Waterhouse, 1837), *A. longipilis* (Waterhouse, 1837), *Phyllotis darwin* (Waterhouse, 1837), *Oligoryzomys longicaudatus* (Bennett, 1832), y *Thylamys elegans* (Waterhouse, 1839) (Meserve 1981a, 1981b). Los depredadores principales de micromamíferos incluyen a las lechuzas (*Tyto alba* [Scopoli, 1769], *Athene cunicularia* [Molina, 1782], *Bubo magellanicus* [Lesson, 1828], *Glaucidium nanum* [King, 1828]) y al zorro culpeo (*Lycalopex culpaeus* [Molina, 1782]; Fulk 1976a, Jaksic et al. 1981, 1992, 1993, 1997, Meserve et al. 1987, Salvatori et al. 1999). Otros depredadores son las culebras (*Philodryas chamissonis* [Wiegmann, 1835]) y un lagarto teiido grande (*Callopistes maculatus* Gravenhorst, 1838; Minn 2002, Jaksic et al. 2004). Los números de depredadores son inusualmente altos debido a que el parque contiene el hábitat intacto remanente más extenso del norte-centro de Chile (Bahre 1979).

El complejo experimental inicial consistió en 16 grillas de trampeo vivo de micromamíferos de 75 x 75 m (0.56 ha) en un hábitat arbustivo espinoso en un valle interior del parque ("Quebrada de las Vacas," 240 m de elevación; "complejo central de grillas" en Fig. 1) previamente estudiado por Fulk (1975, 1976a, 1976b), Meserve (1981a, 1981b) y Meserve & Le Boulengé (1987). El diseño original incluyó cuatro tratamientos cada uno con cuatro grillas asignadas al azar: 1) controles, con cerco bajo (1 m de alto), tamiz de 2.5 cm, enterrado aprox. 40 cm con hoyos de 5 cm de diámetro en el cerco a nivel del suelo para proveer acceso a todos los micromamíferos (incluyendo degus) y depredadores (+D +P); 2) exclusiones de depredadores, con cerco de tamiz de 2.5 cm con hoyos a nivel del suelo para el acceso de todos los micromamíferos (incluyendo degus) y con un alto de 1.8 m y una malla adicional inclinada por encima (1 m) y con techo de red de polietileno (15 cm de diámetro) para excluir los depredadores (+D -P); 3) exclusiones de degu, con cerco bajo (1 m de alto), tamiz de 2.5 cm sin hoyos para excluir a los degus, pero no a otros micromamíferos o depredadores (-D +P); o 4) exclusiones de degu y depredadores, con cercos altos (1.8 m) y malla inclinada adicional (1 m) y redes para excluir depredadores, con tamiz de 2.5 cm para excluir degus (-D -P). Nuestras manipulaciones han utilizado una aproximación "prensa" de largo plazo (sensu

Bender et al. 1984) para examinar estas interacciones bióticas. Los métodos de muestreo son como sigue (ver también Meserve et al. 1993a, 1993b, 1995, 1996, Gutiérrez et al. 1993a, 1993b, 1997, Jaksic et al. 1993, 1997): 1) Los micromamíferos son trapeados por cuatro días/mes/grilla (5 x 5 estaciones a intervalos de 15 m, dos trampas/estación). Estimamos el tamaño poblacional a través del Número Mínimo Conocido Vivo (NMCV; Hilborn et al. 1976). 2) La cobertura de arbustos perennes se mide cada tres meses en cuatro

transectos paralelos/grilla de 75 m y con el método de punto interceptado (intervalos de 0.5 m). 3) La cobertura de herbáceas efímeras (anuales + geófitas) se mide mensualmente en la estación de crecimiento (desde Abril-Agosto a Octubre-Diciembre) en 10 segmentos al azar de 1.5 m subdivididos en 30 puntos (intervalos de 5 cm) en los transectos. 4) Se colectan muestras de suelo (n = 20 muestras al azar [3 cm diámetro x 5 cm profundidad = 35.35 cm³] grilla⁻¹) cada cuatro meses. 5) Se colectan mensualmente fecas de

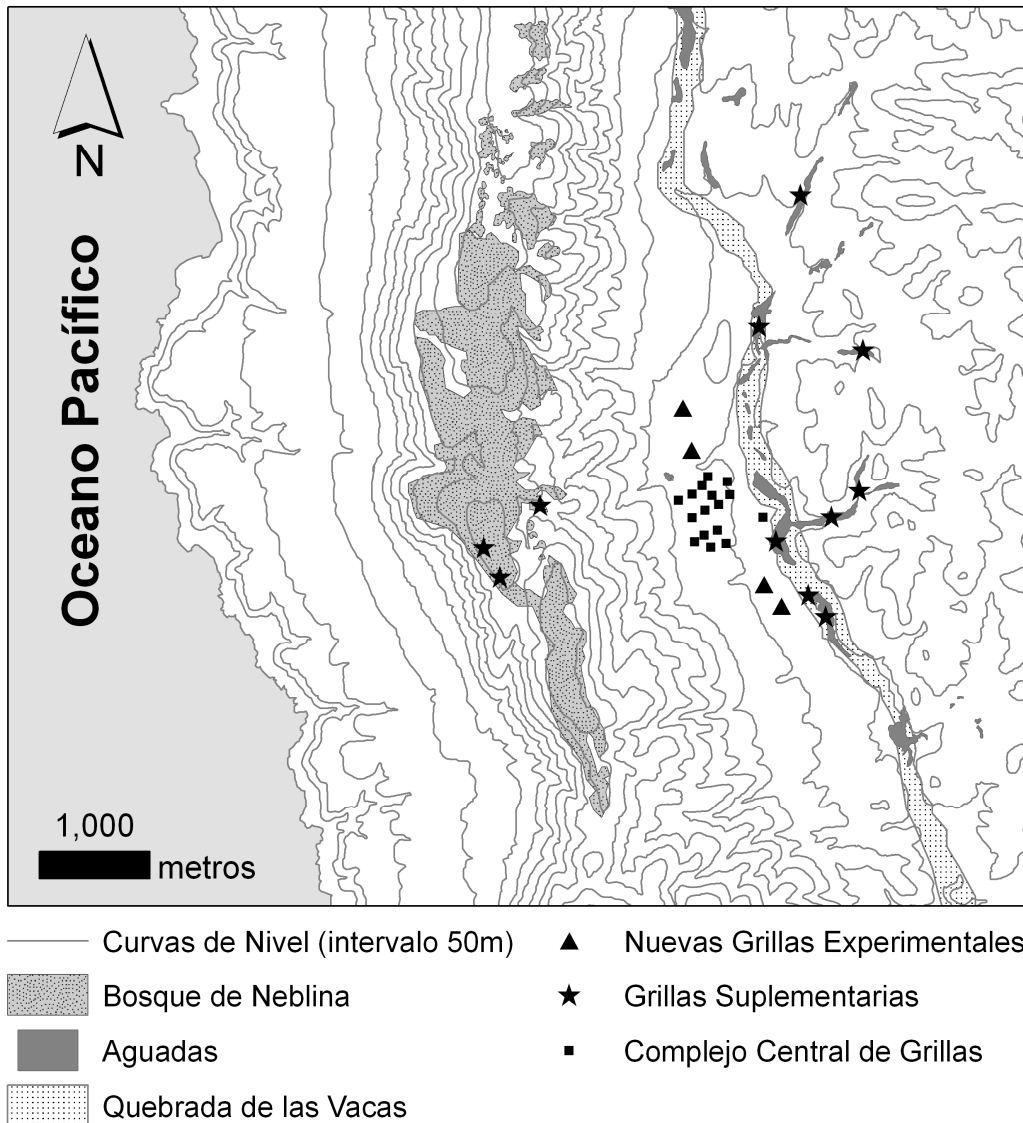


Fig. 1: Ubicación del área de estudio, parcelas y hábitats principales en Fray Jorge. Áreas con sombreado claro son predominantemente hábitat de arbustos espinosos. Desde 1989 se han usado dieciséis parcelas en el “complejo de parcelas centrales”; “parcelas adicionales” ubicadas en otros hábitats (i.e., bosque de neblinas, aguadas + quebradas) se muestrearon durante 1996-2003. “Parcelas experimentales nuevas” se agregaron en 2007-2008 con exclusiones de lagomorfos y micromamíferos.

Location of study area, grids and major habitats in Fray Jorge. Light shaded areas are predominantly thorn scrub habitat. Sixteen grids in the “central grid complex” have been used since 1989; “supplemental grids” located in other habitats (i.e., fog forest, aguadas + quebradas) were sampled during 1996-2003. “New experimental grids” were added in 2007-2008 and target lagomorphs with and without small mammal exclusions.

zorros y regurgitados de lechuzas en el sitio y en perchas cercanas; los depredadores son monitoreados mensualmente con avistamientos y líneas olfativas.

Hemos utilizado varios enfoques para el análisis de datos. Inicialmente, usamos análisis de varianza para medidas repetidas (rmANOVA, PROC GLM; SAS 1990a, 1990b, Potvin et al. 1990, von Ende 2001) y modelos mixtos rmANOVA (PROC MIXED; Wolfinger & Chang 1995, SAS 1996). La sobrevivencia de micromamíferos se analizó con PROC LIFETEST (SAS 1990b) y con pruebas log-rango no-paramétricas (Lee 1980, Fox 2001). Los resultados de los análisis de micromamíferos y depredadores fueron reportados en Jaksic et al. (1993, 1997), Meserve et al. (1993a, 1993b, 1995, 1996, 1999, 2001, 2003) y Milstead (2000).

Recientemente (Previtali 2006) investigamos los efectos de exclusiones de depredadores/competidores usando el Log de las Razones de Respuesta (LRR), calculadas como el logaritmo de la razón de la densidad de la especie foco en el tratamiento de exclusión de competidores o depredadores sobre su densidad en las grillas control (LRR = $\ln(N_t \text{ exclusión} / N_t \text{ control})$; Schmitz et al. 2000, Berlow et al. 2004). Asumimos que

las interacciones bióticas (competencia, depredación) cambiarían dependiendo de la duración de las fases húmedas o las secas ya que esto se relaciona directamente con la disponibilidad de recursos. Consecuentemente, categorizamos cada año basado en si las condiciones prevalentes en ese año y el año previo eran húmedas o secas (esto es, si las lluvias estaban por encima o por debajo del promedio anual de largo plazo, respectivamente).

Así, definimos cada año como parte de una fase Seco-Seco, Seco-Húmedo, Húmedo-Húmedo o Húmedo-Seco. Dado el retraso en las respuestas demográficas a la disponibilidad de recursos, postulamos que los años Seco-Húmedo tendrían mayor disponibilidad de recursos (año corriente húmedo), pero bajas densidades poblacionales (debido al año previo seco). Similarmente, los años Húmedo-Seco deberían tener recursos bajos (año corriente seco), pero altas densidades poblacionales (año previo húmedo), etc.

Evaluamos las respuestas conductuales (forrajeo) a la remoción de depredadores usando densidades de abandono de semillas de bandejas de forrajeo (Yunger et al. 2002, 2007, Kelt et al. 2004a, 2004b, 2004c). Esto

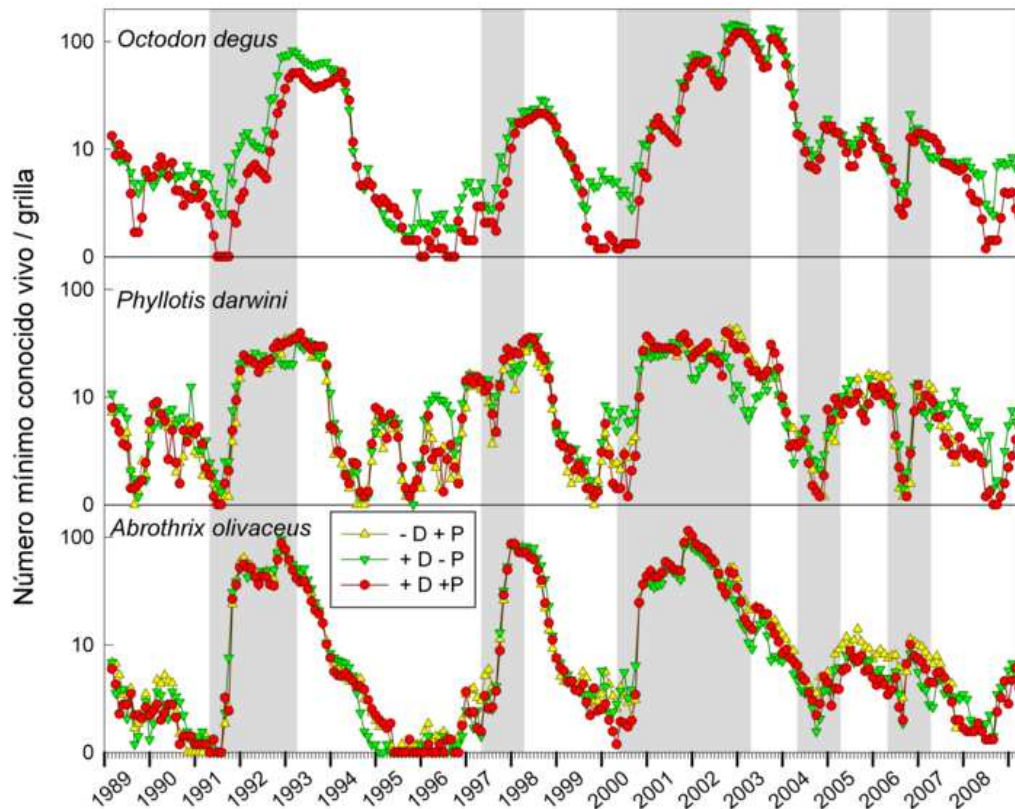


Fig. 2: Tendencias poblacionales de tres micromamíferos en Fray Jorge durante 1989-2007. Los tratamientos están indicados por símbolos y letras (+/-D = presencia o ausencia de degus; +/-P = presencia o ausencia de depredadores). Population trends for three small mammals in Fray Jorge during 1989-2007. Treatments indicated by symbols and letters (+/- D = presence or absence of degus; +/- P = presence or absence of predators).

nos permitió evaluar si los tratamientos experimentales habían tenido efectos funcionales de forrajeo de los micromamíferos independiente de sus respuestas numéricas a la manipulación de depredadores y/o competencia interespecífica.

Para la respuesta de las plantas, estimamos la cobertura (transformación angular) y las densidades de semillas (transformación logarítmica) y usamos los valores máximos anuales (debido a la duración variable de la estación de crecimiento anual) para permitir el análisis balanceado entre años con rmANOVA (Gutiérrez et al. 1997). Comparamos también densidades y biomásas de plantas (transformados a logaritmo) a través de nuestros tratamientos experimentales (Gutiérrez & Meserve 2000).

Previo a las manipulaciones no habían diferencias significativas entre tratamientos (micromamíferos: período de pre-test = marzo-mayo 1989; plantas: 1989). La nomenclatura de plantas sigue a Marticorena & Quezada (1985).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Efectos de depredación sobre micromamíferos

O. degus respondió positivamente a las exclusiones de depredadores (Previtali 2006), con LRRs mayores durante sequías prolongadas (esto es, en años Seco-Seco, 1994-1996 y 1999; Fig. 2). Otras especies (*Phyllotis* y *A. olivaceus*) mostraron respuestas menores o incluso negativas en la exclusión de depredadores. Las probabilidades de sobrevivencia del degu fueron significativamente más elevadas en las grillas de exclusión que en las grillas control (Previtali 2006). Aunque hemos documentado cambios conductuales en degus y en otras especies bajo condiciones de exclusión de depredadores (Lagos 1993, Lagos et al. 1995, Yunger et al. 2002, 2007, Kelt et al. 2004a), éstas no se manifiestan a menudo en respuestas numéricas a la depredación.

Números de depredadores y dietas

Las dietas de lechuzas y zorros son dominadas por *O. degus*, *Phyllotis* y *Abrocoma* (Jaksic et al. 1993, 1997, Silva et al. 1995). Los depredadores mostraron respuestas numéricas a los cambios en abundancia de presa, con aumentos después de eventos El Niño y disminuciones cuando las presas disminuían (Jaksic et al. 1997, Salvatori et al. 1999). Los zorros y algunas lechuzas eran más omnívoros durante épocas de niveles bajos de micromamíferos con aumento en la importancia de insectos (*G. nanum*, *A. cunicularia*: Silva et al. 1995) y semillas + frutos (*L. culpaeus*: Castro et al. 1994).

Efectos de competencia de Octodon degus sobre otros micromamíferos

O. degus impactó negativamente a especies tróficamente distintas como *A. olivaceus* (Meserve et al. 1996, Yunger et al. 2002, Kelt et al. 2004a, Previtali 2006), *Oligoryzomys* (Milstead 2000) y *Thylamys* (Meserve et al. 2001). Sorprendentemente, degus puede tener una influencia facilitadora sobre *Phyllotis*; esta especie exhibió densidades más altas en los controles que en las exclusiones de degu.

Efectos de herbívoros y depredadores sobre plantas

Las respuestas vegetativas a las exclusiones de herbívoros (esto es, degus) y/o depredadores han sido heterogéneas (Gutiérrez et al. 1997, Gutiérrez & Meserve 2000). La cobertura de plantas perennes no mostró respuestas significativas a los tratamientos, pero la diversidad aumentó en las exclusiones de degu. Algunas especies mostraron mayor cobertura en las exclusiones de degu (e.g., *Baccharis paniculada* DC., *Chenopodium petiolare* H.B.K.) o depredadores (e.g., *Proustia cuneifolia* D. Don). *Chenopodium petiolare* es un arbusto perenne sufruticoso y un alimento importante de degu (Meserve 1981b, 1983, 1984). Las plantas efímeras (anuales + geofitas) no mostraron efectos significativos de los tratamientos principales sobre la cobertura o diversidad, pero la biomasa total fue significativamente mayor en las grillas accesibles a degu y depredadores (Gutiérrez & Meserve 2000). En general, los efectos de consumo de plantas por parte de los degus fueron relativamente pequeños, mientras que sus actividades indirectas parecieran aumentar la biomasa de efímeras. Las densidades de semillas de especies de hierbas anuales, incluyendo aquellas de *Erodium* y *Moscharia pinnatifida* R. et P., fueron más altas en las grillas con acceso a degus (Gutiérrez et al. 1997). Hierbas adventicias cosmopolitas (e.g., *Erodium*) pueden ser facilitadas por la alteración debido al desarrollo de senderos, tanto como actividad excavatoria bajo arbustos.

Así, parece que los degus pueden ejercer efectos complejos incluyendo tanto disminución como facilitación de plantas y semillas. Sin embargo, los efectos de otros roedores (más notablemente *Phyllotis* y *A. olivaceus*, que representan el 74.8 % de los individuos capturados de las tres especies más comunes) no pudo ser separado de aquellos de degus, sugiriendo compensación de densidad o energía (re Ernest & Brown 2001a, 2001b). Dada esta limitación, en 2001 convertimos las cuatro exclusiones de degu + depredadores (-D -P) a exclusiones de todos los micromamíferos (-SM) a través de remover el techo de redes original y los cercos, e instalando un cerco de 1.5 m de altura con un tamiz de 0.25 pulgadas con una banda metálica de 20 cm en la parte superior. Estas grillas fueron seleccionadas porque habían mostrado los menores cambios vegetativos en 12 años. Los procedimientos de trampeo permanecieron idénticos, pero los animales capturados fueron marcados y luego liberados a ~1 km de distancia. Aunque no completamente efectivo, las exclusiones han reducido a

la mayoría de las especies aprox. un $23.4 \pm 9.8\%$ ($\pm EE$) de las poblaciones control desde el 2002. Algunas plantas respondieron inmediatamente y dramáticamente. En el primer año de estos tratamientos la cobertura de *Plantago hispidula* R. et P. aumentó a cerca de cuatro veces más que en las grillas control. Aunque esta especie es un alimento importante de roedores herbívoros en el área de estudio (Meserve 1981b), las densidades de semillas fueron similares en los tratamientos -SM y control. Consecuentemente, la mejor explicación para el aumento de *P. hispidula* aquí y no en las grillas de exclusión de degu, fue la ausencia de herbivoría por las otras especies de micromamíferos, más probablemente el herbívoro *Phyllotis*. Sin embargo, esta diferencia en cobertura no se mantuvo en años subsiguientes, por lo tanto la magnitud de este efecto no está clara para nosotros. Otra respuesta inmediata fue la de *Adesmia bedwellii* Skottsbo, un arbusto perenne que representa ~8% de la cobertura arbustiva en nuestro sitio de estudio, que produjo significativamente más hojas nuevas y yemas en las grillas -SM. Otros arbustos (e.g., *Porlieria*, *Proustia*) no han mostrado estas respuestas, indicando que los impactos de los micromamíferos sobre las especies arbustivas perennes fueron selectivos. En general, los efectos de excluir los micromamíferos nativos han sido relativamente pequeños. Actualmente estamos investigando otros aspectos tales como respuestas de la comunidad de plantas a eventos lluviosos (Gaxiola et al. datos no publicados). Gaxiola et al. (datos no publicados) documentaron las respuestas de la comunidad de plantas anuales a 20 años de variabilidad de lluvias en Fray Jorge, y muestran que la cobertura de plantas anuales (un indicador de productividad) fue fuertemente aumentado por la uniformidad de la comunidad pero no por la riqueza de especies. Los años con lluvias > 100 mm condujeron a aumentos lineales en la uniformidad de la comunidad, mientras que la riqueza de especies se saturó a los 100 mm. La precipitación anual y la riqueza de especies ejercieron efectos indirectos fuertes sobre la cobertura de plantas anuales vía la uniformidad de la comunidad. Estos autores concluyeron que la uniformidad de la comunidad es relevante para explicar los cambios conducidos por el clima en la productividad de áreas semiáridas, donde los modelos de clima global predicen un aumento en la variabilidad de las precipitaciones.

Efectos de ENOS sobre micromamíferos y plantas

Nuestro diseño inicial de campo supuso un rol ecológico central de la interacción biótica. Sin embargo, es aparente que comprender el impacto de los factores abióticos es fundamental para interpretar las tendencias de largo plazo. Los cinco eventos lluviosos o El Niño registrados desde 1989 (sombreado en la Fig. 2) son experimentos de "pulso" naturales que gatillan grandes aumentos en poblaciones de plantas y micromamíferos y así, alteran el rol de los factores bióticos vs abióticos en la comunidad. Los datos de las grillas control proveen información sobre las respuestas

de los organismos a estos eventos (Meserve et al. 1995, 1999, 2003, Gutiérrez et al. 1997, 2000a, 2000b, Gutiérrez & Meserve 2000, Previtali 2006). Por ejemplo, de las 401.861 capturas de 69,029 individuos de 10 especies de micromamíferos en todas las grillas hasta Abril del 2009, 23.5 % y 24.1 %, respectivamente, han sido en las grillas control. De estas, 56.4 % y 65.7 % (capturas e individuos, respectivamente) han ocurrido durante períodos de altas precipitaciones que comprenden sólo el 39.7 % de los 242 meses de estudio. Aunque las respuestas de las especies de micromamíferos a eventos lluviosos difieren en lo temporal, ellos son similares por ser de 2-3 órdenes de magnitud más altos en números y biomasa (Meserve et al. 2003), lo que contrasta fuertemente con patrones de sistemas áridos/semiáridos de Norteamérica donde la estabilidad relativa en números y biomasa de micromamíferos en el tiempo sugiere homeostasis (Ernest & Brown 2001a).

Las dinámicas espaciales son de importancia central para comprender los patrones en nuestro sistema (Meserve et al. 1999, Milstead 2000, Milstead et al. 2007). En el arbustal espinoso, *O. degus*, *Phyllotis* y *Thylamys* son especies residentes "centrales" que ocurren en todos los censos. *A. olivaceus* es una especie "casi-central", casi siempre presente pero con aumentos marcados en años lluviosos. Las "especies oportunistas" (e.g., *Oligoryzomys*, *A. longipilis*) desaparecen del arbustal espinoso durante los períodos de sequía pero persisten en hábitats periféricos como las "aguadas" y quebradas (áreas con vegetación méscica y/o agua estancada/sub-superficial) y bosque de neblina en los cerros costeros ("grillas suplementarias" Fig. 1). Milstead (2000) verificó la variación haplotípica entre algunas taxa como *Phyllotis* y *Oligoryzomys* en diferentes hábitats dentro del parque, sugiriendo aislamiento espacial a una escala más bien pequeña, al menos durante los períodos secos.

Las plantas también han mostrado respuestas heterogéneas, y en algunos casos dramáticas, a los eventos lluviosos o El Niño (Gutiérrez et al. 1997, 2000a, 2000b, Gutiérrez & Meserve 2003; Fig. 3). La cobertura perenne sólo varió de 48.5 % a 64.4 % en 20 años, similar a valores registrados 50 y 35 años atrás (Muñoz & Pisano 1947, Meserve 1981a, Gutiérrez et al. 1993a). En contraste, la cobertura de hierbas efímeras varió de 0 % durante un evento La Niña (1998, 11 mm pp) a 80-86 % durante años lluviosos El Niño (1991, 1997, 2002). Las disminuciones observadas durante años lluviosos consecutivos (esto es, 1992, 2001-02) sugieren escasez de nutrientes (Gutiérrez et al. 1993b, 1997). Las densidades máximas de semilla alcanzaron 41,832 m⁻², similar a los desiertos de Norteamérica (Inouye 1991), pero estas no siguen a las lluvias tan estrechamente como la cobertura de herbáceas efímeras (Gutiérrez & Meserve 2003). Respuestas similares han sido documentadas en otros lugares en Chile semiárido (Dillon & Rundel 1990, Gutiérrez et al. 2000a).

En resumen, hemos documentado algunas respuestas bióticas a depredación, competencia y

herbivoría, pero las interacciones varían entre especies y en el tiempo. La depredación parece afectar los números y sobrevivencia de algunas especies centrales, pero tiene efectos mínimos o nulos sobre las especies oportunistas. La competencia interespecífica generalmente aparece débil entre micromamíferos aunque hay evidencias de interacciones conductuales. Los efectos de los herbívoros son heterogéneos, con respuestas positivas y negativas a las exclusiones de degu así como algunos efectos indirectos (positivos) de depredadores. Las respuestas de plantas y animales a factores abióticos relacionados a eventos lluviosos o El Niño son dramáticas, implicando la importancia de pulsos de recursos (e.g., Ostfeld & Keesing 2000, Stapp & Polis 2003); respuestas similares se han documentado en desiertos de Norteamérica (Valone & Brown 1996), pero estos estudios contrastan marcadamente con los nuestros por documentar efectos fuertes de micromamíferos granívoros en Norteamérica (e.g., Brown et al. 1986, Brown & Heske 1990a, 1990b; Curtin et al. 2000) o un rol relativamente menor de la precipitación vs las interacciones bióticas en esos sistemas (Ernest et al. 2000, Brown & Ernest 2002).

ESTUDIOS EN CURSO

Los estudios en curso en nuestro sitio se han desarrollado a partir de los datos que nos permiten refinar o re-enfocar nuestra atención. Como fue señalado arriba, inicialmente propusimos una visión de un “control cambiante” de la importancia relativa de varios factores bióticos y abióticos en este sistema (Meserve et al. 1999, 2001, 2003, Gutiérrez et al.

2000b). Sin embargo, Previtali (2006) mostró que la influencia descendente (top-down) de los depredadores tenía los efectos más fuertes principalmente cuando el número de presas era bajo cercano al final de sequías prolongadas; datos de Aucó, a unos 115 km SSE de Fray Jorge, también implicaron a la depredación en dinámicas denso-dependiente de *Phyllotis* (Lima et al. 2001a, 2002a, 2002b). Sin embargo, al menos en Fray Jorge ni los depredadores ni los herbívoros parecen “controlar” sus recursos respectivos. Aunque se pueden demostrar efectos variables y transitorios de depredadores y herbívoros sobre algunos componentes claves de la comunidad, es crecientemente claro que los factores “bottom-up” –precipitación y nutrientes para plantas, alimento para micromamíferos y para sus depredadores– son los conductores dominantes en nuestro sitio de estudio (ver también Karr 1992, Polis et al. 1997, Polis 1999, Holmgren et al. 2001). La transición entre años El Niño y años no-El Niño es abrupta; el control “bottom-up” parece prevalecer generalmente, con períodos breves de efectos “top-down”; sin embargo la naturaleza regulatoria de tales influencias “top-down” permanece poco clara a la luz de modelación demográfica reciente (Previtali 2006, Previtali et al. 2009, ver abajo). Así, puede haber una productividad umbral sobre la cual vemos una relación covariante entre la abundancia de consumidores y de recursos (Oksanen et al. 1981, McQueen et al. 1986, 1989, Mittelbach et al. 1988, Oksanen & Oksanen 2000).

La adición experimental de alimento afectó positivamente los números y biomasa de la mayoría de las especies centrales/semi-centrales (esto es, *O. degus*,

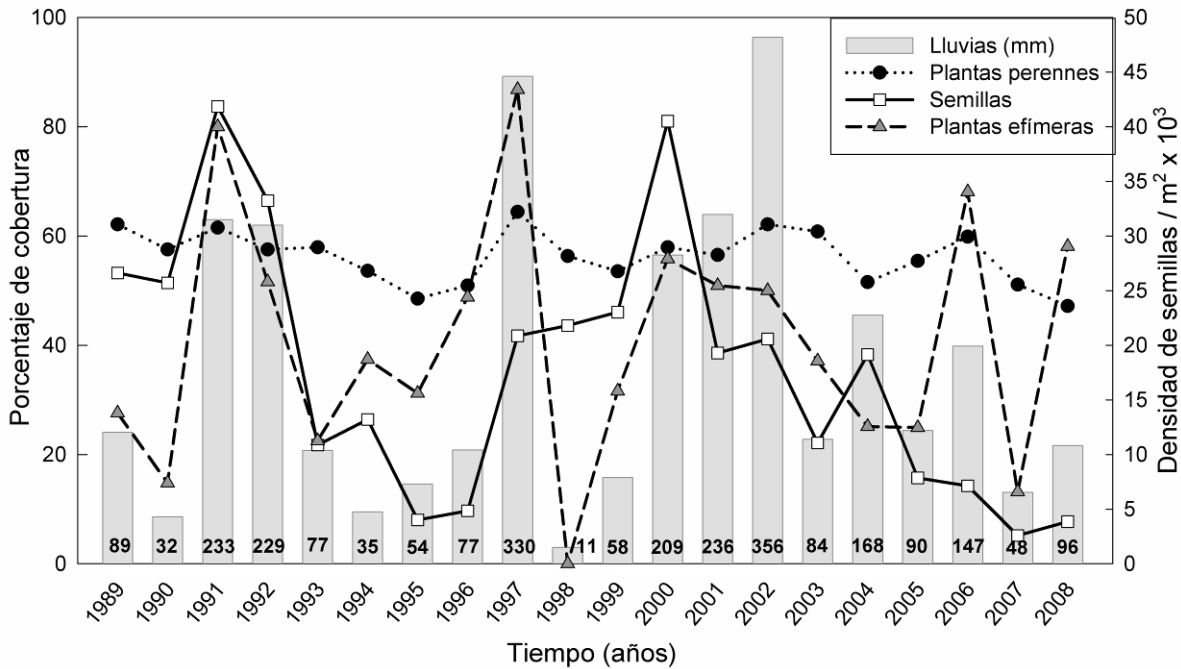


Fig. 3: Cobertura máxima anual de plantas, densidad de semillas y lluvia total en las parcelas control (+D +P) para 19 años durante 1989-2008.

Annual peak plant cover, seed densities, and total rainfall for control grids (+D + P) for 19 years during 1989-2008.

Phyllotis, *A. olivaceus*) durante los períodos secos, pero no durante los períodos lluviosos o El Niño (Meserve et al. 2001). Dentro del contexto de un sistema de tres niveles tróficos (vegetación, roedores, depredadores), la limitación por alimento implica denso-dependencia resultando en marcadas oscilaciones (Turchin & Batzli 2001). Además, en Aucó donde existe un ensamble de depredadores y micromamíferos similar a Fray Jorge, se ha implicado una relación entre productividad y la longitud de la cadena alimenticia (Arim & Jaksic 2005, Arim et al. 2007). Así, los depredadores pueden estar respondiendo a la lluvia y productividad indirectamente; la abundancia de presas y las respuestas funcionales entre depredadores están también involucradas (Farias & Jaksic 2005).

Adicionalmente, las dinámicas espaciales son importantes para comprender los procesos poblacionales y de la comunidad en este sistema (Milstead 2000, Milstead et al. 2007), incluyendo posiblemente dinámicas fuente-resumidero (sensu Pulliam 1988, Watkinson & Sutherland 1995, Dias 1996). Se conoce que los factores espaciales son importantes en ciclos poblacionales de micromamíferos (Lidicker 1991, 1995) pero, a diferencia de los ciclos poblacionales de roedores arvicolinos, las oscilaciones de las poblaciones de roedores en nuestro sitio parecen estar más afectadas por factores extrínsecos (abióticos) que por regulación intrínseca.

Dada estas observaciones y las complejidades totales de este sistema, hemos ajustado nuestro foco para incluir otras tres áreas de investigación en Fray Jorge. En combinación con el monitoreo de largo-plazo, éstas nos permitirán identificar mejor la importancia de componentes claves tanto como abordar preguntas no examinadas hasta ahora.

1) Modelando dinámicas poblacionales de micromamíferos

Recientemente utilizamos modelos demográficos para obtener conocimientos más profundos sobre nuestros datos de largo-plazo de micromamíferos (Previtali 2006). Nuestra base de datos es única por incluir tres niveles tróficos (plantas-roedores-depredadores), abarcar varios eventos lluviosos o El Niño y por combinar los enfoques experimentales y observacionales. Dadas las notables fluctuaciones por las que han pasado las poblaciones de micromamíferos de Fray Jorge durante 20 años, y teniendo en cuenta el consenso general de que tanto los factores endógenos como los factores exógenos son importantes para explicar la estructura y cambio poblacional, una pregunta básica es: ¿Cuál es el rol relativo de los factores endógenos (estructura de retroalimentación) vs. factores exógenos (cantidad de lluvia asociada al ENOS) en determinar las fluctuaciones numéricas de micromamíferos?

Hemos documentado importantes rasgos en común entre las dinámicas poblacionales de tres especies de

micromamíferos analizadas hasta la fecha –*O. degus*, *Phyllotis* y *A. olivaceus*. Los cambios poblacionales de las dos últimas especies fueron conducidos por el efecto combinado de factores intrínsecos (denso-dependiente) y factores extrínsecos (clima) (Lima et al. 2006), específicamente por competencia intraespecífica y por precipitación actual y retrasada. Sin embargo, el clima influyó la dinámica de estas especies a través de mecanismos muy diferentes. Mientras que la precipitación tuvo un efecto simple aditivo para *A. olivaceus*, el mejor modelo para el crecimiento poblacional de *Phyllotis* fue una versión del modelo de Ricker, con la precipitación influyendo en la capacidad de carga de manera no aditiva, actuando como el denominador en la razón con el tamaño poblacional (Lima et al. 2006).

Recientemente utilizamos parámetros más descriptivos (e.g., depredación y recursos alimenticios) para modelar la variación en la tasa de cambio poblacional de *Phyllotis* y *O. degus* (Previtali et al. 2009). Las dinámicas de ambas especies fueron conducidas por una interacción no-aditiva de competencia intraespecífica y disponibilidad de recursos consistentes con predicciones anteriores (Lima et al. 2006). Sin embargo, la disponibilidad de recursos estuvo mejor representada por el efecto combinado de densidad de semillas y cobertura de plantas herbáceas para *Phyllotis* y por precipitación para *O. degus* (Previtali et al. 2009). Aunque trabajos anteriores sugirieron influencias de la depredación en *O. degus* (e.g., Lagos 1993, Lagos et al. 1995, Meserve et al. 1993b, 1996), el análisis de la serie más larga de tiempo indicó que la depredación no es un conductor clave de las dinámicas poblacionales de *O. degus* o de *Phyllotis*. Así, las fuerzas “bottom-up” tuvieron impactos fuertes en estas dos especies. Para ambas especies, la tasa per cápita de crecimiento poblacional estuvo negativamente relacionada con la razón entre densidad poblacional y recursos actuales y esta razón tubo un alto poder explicatorio (Previtali et al. 2009). Una influencia secundaria fue la del efecto aditivo retrasado de la disponibilidad de recursos del año previo.

En resumen, las dinámicas de tres especies de micromamíferos dominantes en nuestro sitio (*A. olivaceus*, *Phyllotis* y *O. degus*) son conducidas por la variación en recursos mediada por el clima y esto conduce a tres nuevas preguntas que estamos abordando con estos datos. Primero, ¿Cuáles son los mecanismos subyacentes? Segundo, ¿Cuáles serán las consecuencias de alteraciones en los patrones de precipitación causados por el CCG en las dinámicas poblacionales? Tercero, ¿Existen similitudes entre las especies en la manera en que son influenciadas por los cambios en la disponibilidad de recursos mediados por el clima y existen patrones generales similares a aquellos ya documentados?

Estamos también expandiendo el análisis para examinar aspectos de estas dinámicas a intervalos de tiempo más cortos, en vez de reducirlo a una sola observación por año, ahora estamos investigando patrones asociados con variación intra-anual en recursos. Esta escala más fina proveerá de información sobre

procesos que ocurren a escalas de tiempo más cortas, al mismo tiempo nos posibilita obtener una estimación más precisa de los retrasos en las respuestas poblacionales a factores endógenos y exógenos (ver, Lewellen & Vessey [1998]).

Estamos aplicando modelos estocásticos estructurados por estadíos a *O. degus* para hacer predicciones de tendencias prospectivas de cambio en la tasa poblacional. Incorporamos estocasticidad a estos modelos como variación en la precipitación anual, reflejando aumentos pronosticados para el promedio y la varianza de la precipitación anual en respuesta al cambio climático global (mayor frecuencia en los eventos El Niño, ocasionalmente eventos fuertes La Niña). Estamos desarrollando modelos usando el promedio y varianza de parámetros demográficos (sobrevivencia y fecundidad) estimados de datos de 18 años (hasta el 2006; Previtali et al. 2010) y para la validación de los modelos haremos la comparación entre los tamaños poblacionales pronosticados con aquellos observados desde 2006. Este método se ha utilizado para entender los efectos de la variación climática en la dinámica de *Peromyscus maniculatus* (Reed et al. 2007).

Esperamos utilizar métodos cuantitativos similares para el análisis de otras especies del ensamble, en particular *Thylamys* y *A. longipilis*, especies insectívoras con dinámicas muy diferentes (Meserve et al. 1995, 2003). La primera es una “especie central” pero exhibe fuertes fluctuaciones intra-anales, mientras la última es una “especie oportunista”, que desaparece del arbustal espinoso durante los períodos secos, pero mantiene poblaciones en los bosques de neblinas e inmigra al arbustal espinoso durante eventos lluviosos o El Niño. El clima y la disponibilidad de alimentos han sido señalados como conductores demográficos en *Thylamys* (Lima et al. 2001b), mientras que aquellos de *A. longipilis* parecen dominados por procesos de orden más alto, al menos en el sur de Chile (Murúa et al. 2003). El patrón de fluctuaciones observados para *A. longipilis* en Fray Jorge, con aumentos lentos después de años lluviosos seguidos por disminuciones lentas, es típico de dinámicas de segundo orden, aunque las influencias de factores externos cíclicos (e.g., fuerzas climáticas oscilantes) pueden generar patrones aparentes de segundo orden en una dinámica de primer orden (Berryman & Lima 2007). Estamos investigando dinámicas de *A. longipilis* usando enfoques similares a aquellos recientemente aplicados a otras especies en Fray Jorge (Previtali et al. 2009), involucrando análisis de series de tiempo para investigar cambios temporales en densidades de roedores y en la relación entre R_t y densidades en tiempo retrasado. Teniendo en cuenta la predicción de eventos El Niño más frecuentes e intensos, estos análisis son importantes para pronosticar cambios que pueden ocurrir en la comunidad de micromamíferos de Fray Jorge.

Finalmente, esperamos también analizar a la especie oportunista *Oligoryzomys longicaudatus*, aunque sus bajos y esporádicos números hacen que tales análisis sean desafiantes o prácticamente imposibles. En última instancia, estos análisis incluirán a todas las especies

centrales (*O. degus*, *Phyllotis*, *Thylamys*), así como también a las especies semi-centrales (*A. olivaceus*) y oportunistas (*A. longipilis*; sensu Meserve et al. [2003], Milstead et al. [2007]) en el ensamble de micromamíferos. Anticipamos que la caracterización de los patrones demográficos y de los factores conductores conducirá a un entendimiento más comprehensivo de las dinámicas de especies claves de micromamíferos en nuestro sitio y nos permitirá hacer evaluaciones predictivas de las respuestas probables por estos componentes claves de la fauna en respuesta al cambio climático y extrapolarlas a predicciones al nivel de la comunidad.

2) Importancia de otros grupos de consumidores – aves

Hasta hace poco, nuestros esfuerzos se han concentrado en documentar conexiones importantes entre varios subconjuntos importantes de los componentes orgánicos de nuestro sistema de estudio – micromamíferos, plantas (hierbas, semillas) y depredadores vertebrados. Otro grupo importante de consumidores que probablemente tiene conexiones importantes con sus depredadores y/o con sus presas es el de las aves canoras e iniciamos estudios de éstas en el 2002. Sorprendentemente, se ha realizado pocos trabajos en ecología de aves en el norte de Chile, y por lo tanto, iniciamos censos básicos y también documentamos la ecología de forraje para algunas especies seleccionadas. Más recientemente hemos comenzado a caracterizar plumajes de aves en Fray Jorge para distinguir sexos y clases de edad externamente, con esta información esperamos iniciar un monitoreo formal de productividad y sobrevivencia de aves (e.g., MAPS - Monitoring Avian Productivity and Survivorship; DeSante et al. 2008) en un futuro cercano.

Las aves son los granívoros principales en Fray Jorge, seguidas por los micromamíferos (especialmente cuando las poblaciones son altas); las hormigas son sólo consumidores triviales (Kelt et al. 2004a, 2004b, 2004c). Esto contrasta con las altas tasas de consumo de semillas por hormigas (y micromamíferos) en las zonas áridas del Hemisferio Norte (e.g., Brown et al. 1979, Davidson et al. 1980, 1984, 1985, Brown 1987), pero apoya otros estudios recientes que refutan la baja granivoría general sugerida en Sudamérica (Mares & Rosenzweig 1978, Brown & Ojeda 1987, Medel & Vásquez 1994, Medel 1995, Vásquez et al. 1995). Más aún, se ha documentado un extenso banco de semillas y un gremio de granívoros grande en zonas áridas de Sudamérica (e.g., Marone & Horno 1997, López de Casenave et al. 1998, Marone et al. 1998, 2000, Gutiérrez & Meserve 2003). A diferencia de las respuestas numéricas a eventos El Niño documentadas en los micromamíferos, carecemos de tal información para las aves. Sabemos que existen marcados aumentos estacionales en las poblaciones de aves debido a inmigración desde la Cordillera de los Andes y/o desde el sur de Chile en el invierno austral, y recientemente, confirmamos poblaciones transientes de aves migrando

a través del parque en primavera (A. Engilis, datos no publicados). De esta manera, hemos enfocado nuestro trabajo en documentar las respuestas de las aves a fluctuaciones inducidas por los cambios en los niveles de recursos relacionados al ENOS, incluyendo fluctuaciones demográficas anuales y estacionales así como también la variación en los patrones reproductivos y en la productividad (éxito de emplumamiento).

En 2002, verificamos que los conteos por punto de radio-variable fueron los métodos más apropiados para monitorear los números de aves y en 2004 iniciamos censos tri-anales en ocho transectos de 1 km comprendiendo cuatro estaciones separadas por aproximadamente 250 m. Los transectos tienen una orientación este-oeste cruzando el área de estudio y están dispuestos a intervalos de ≥ 1 km (norte-sur) para abarcar la Quebrada de Las Vacas. Usando curvas de detección determinamos que un conteo de ocho minutos era óptimo para censar el hábitat arbustivo del parque. Realizamos conteos durante el período de post-apareamiento (febrero-marzo), a mediados de invierno (julio-agosto) y durante la temporada máxima de apareamiento (octubre-noviembre). Todos los conteos se realizaron desde el amanecer hasta no más allá de las 10:00 horas en días sin viento fuerte o moderado; realizamos todos los censos dos veces (en días separados) para minimizar cualquier resultado espurio. De esta manera, cada censo incluyó 32 puntos de conteo muestreados dos veces por un total de 512 minutos. Determinamos detecciones y abundancia para especies claves (Buckland et al. 2001) usando el programa DISTANCE (Thomas et al. 2006). Los censos conducidos durante la estación de apareamiento no están completos (llevamos sólo tres años analizados y un cuarto año fue recientemente obtenido) así que no son incluidos aquí. A la fecha hemos registrado 49 especies de aves (Tabla 1), con un promedio de 30 especies por censo (Fig. 4).

Considerando solo las aves detectadas dentro de los 50 m del punto de censo, más de la mitad de nuestras detecciones comprendieron a solo cinco especies (Fig. 5) — chincol (*Zonotrichia capensis* [Muller, 1776]; 18 %), yal (*Phrygilus fruticeti* [Kittlitz, 1833]; 12 %), canastero (*Asthenes humilis* [Cabanis, 1873]; 8 %), tapaculo (*Scelorchilus albicollis* [Kittlitz, 1830]; 8 %) y diuca (*Diuca diuca* [Molina, 1782]; 7 %). Los datos de verano e invierno reflejan marcados cambios en la composición faunística. En el verano más del 50 % de las detecciones fueron de chincol (21 %), canastero (14 %), chercán (*Troglodytes aedon* Vieillot, 1809; 9 %) y tapaculo (9 %); en invierno estos incluyeron a yal (21 %), chincol (19 %), diuca (8 %) y tapaculo (7 %). Las relaciones de abundancias de especies son típicas de estos ensamblajes, con pocas especies comprendiendo la mayoría de las observaciones y una larga cola de especies raras observadas de una a pocas veces (Fig. 5).

Seis especies fueron observadas sólo una vez dentro del radio de los 50 m. De estas, tres (aguilucho, *Buteo polyosoma* [Quoy & Gaimard, 1824]; torcaza,

Patagioenas araucana [Lesson, 1827]; picaflor gigante, *Patagona gigas* [Vieillot, 1824]) son comúnmente vistas en Fray Jorge; las dos primeras fueron documentadas frecuentemente a distancias más grandes, y la última fue observada frecuentemente pero no documentada en los puntos de conteo. Otras tres de las especies con rara incidencia son comúnmente observadas en el norte de Chile. Dos de estas, el minero (*Geositta cunicularia* [Vieillot, 1816]) y la dormilona tontita (*Muscisaxicola macloviana* [Garnot, 1829]) no son comunes en el parque ya que estas especies no frecuentan arbustales sino que prefieren suelo abierto o desnudo fuera del parque. La tercera, el mirlo (*Molothrus bonariensis* [Gmelin, 1789]) frecuenta las áreas agrícolas y es raramente observada en el parque.

Nuestros datos confirman que los patrones temporales son específicos para cada especie, pero en general, el ensamble de aves muestra fluctuaciones estacionales dramáticas (Tabla 1). Algunas especies son altamente estacionales en su abundancia (e.g., yal, presente solamente en invierno), mientras que otras no son claramente estacionales (e.g., diuca, tenca [*Mimus thenca* (Molina, 1782)], cachudito [*Anairetes parulus* (Kittlitz, 1830)]) y algunas (e.g., chincol) parecen altamente estacionales en la mayoría de los años, pero notablemente no-estacionales en otros (Fig. 6). La detección es afectada por la conducta de las aves y varía dependiendo en la especie y en la estación; la mayoría de las aves canoras son mucho más detectables en la estación de apareamiento cuando están vocalizando para defender territorios de apareamiento o atraer una pareja. Sin embargo esto no explica la marcada estacionalidad del yal que generalmente deja el parque en verano, posiblemente por áreas en los Andes o en el sur de Chile. El chincol es también más abundante en invierno en nuestro sitio (posiblemente debido a la llegada de individuos no reproductivos), por lo tanto creemos que los patrones representados en la Fig. 6 son válidos. Por otro lado, hasta donde tenemos conocimiento, el tijeral (*Leptasthenura aegithaloides* [Kittlitz, 1830]), el cachudito y el canastero son residentes en el parque y explicar la gran diferencia en los números observados en verano e invierno requiere de mayor investigación. Especulamos que en invierno estos insectívoros pueden juntarse para formar bandadas de especies mezcladas, menos llamativas, y por eso son observadas con menor frecuencia. La tenca (*Mimus thenca*) es también residente todo el año en el parque y los patrones para esta especie fueron similares en ambas estaciones, con un aumento gradual desde 2004 a través del 2005/06 seguido por cierta variabilidad en números en las estaciones subsecuentes. Estos patrones más regulares se podrían explicar por la relación mutualista de la tenca con el muérdago endofítico *Tristerix aphyllus* (Martínez del Río et al. 1996). Sus patrones de distribución en el parque son predecibles debido a su asociación con los cactus que hospedan al muérdago. Se ha observado que la tenca mantiene territorios a través del invierno y vocaliza todo el año (A. Engilis, datos no publicados). Actualmente estamos cuantificando las densidades de

INVESTIGACIÓN DE LARGO PLAZO EN EL PARQUE NACIONAL BOSQUE FRAY JORGE

TABLA 1

Lista de todas las especies de aves registradas en puntos de conteo en el Parque Nacional Bosque Fray Jorge con anotaciones de ocurrencia por sesión durante 2004-2008. En la tabla, la proximidad del ave al punto de censo se indica como 1 = 25 m de radio, 2 = 50 m de radio, 3 = 500 m de radio, 4 = sin límites.
 List of all bird species recorded on point counts in Bosque Fray Jorge National Park with annotations of occurrence by session during 2004-2008. In the table, the proximity of the bird to the survey point is indicated as 1 = 25 m radius, 2 = 50 m radius, 3 = 500 m radius, 4 = no limit.

Familia Family	Especies Species	Nombre común Common name	2004		2005		2006		2007		2008	
			Ver Smr	Inv Wtr	Ver Smr	Inv Wtr	Ver Smr	Inv Wtr	Ver Smr	Inv Wtr	Ver Smr	Inv Wtr
Tinamiidae	<i>Nothoprocta perdicaria</i>	Perdiz chilena		2	1	1	1	1	1	4	4	4
Odontophoridae	<i>Callipepla californica</i>	Codorniz	1	2	1	1	1		1	1	2	2
Threskiornithidae	<i>Theristicus melanopsis</i>	Bandurria						4				
Accipitridae	<i>Buteo polyosoma</i>	Aguilucho	4	4	3	2		4	4			
Accipitridae	<i>Circus cinereus</i>	Vari	4									
Accipitridae	<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	Águila	4	4	4	4	4	4	4	4		
Accipitridae	<i>Parabuteo unicinctus</i>	Peuco	1	4	4	4	4		2	2		
Falconidae	<i>Falco peregrinus</i>	Halcón						4		4		4
Falconidae	<i>Falco sparverius</i>	Cernícalo						4	4			4
Falconidae	<i>Milvago chimango</i>	Tiuque	3	3		4	4	2	4	2		4
Charadriidae	<i>Vanellus chilensis</i>	Queltehue								4		
Columbidae	<i>Columba araucana</i>	Torcaza							1	4		
Columbidae	<i>Zenaidura macroura</i>	Tórtola			2	4			2	4		2
Strigidae	<i>Asio flammeus</i>	Nuco	4									
Strigidae	<i>Athene cunicularia</i>	Pequen		2	2	2	1	2	2	1		
Strigidae	<i>Glaucidium nanum</i>	Chuncho	1	1	2	4	1			4		2
Caprimulgidae	<i>Caprimulgus longirostris</i>	Gallina ciega			4	4	1		1			
Trochilidae	<i>Patagonas gigas</i>	Picaflor grande	1	3	4	4		4	3	4	4	4
Trochilidae	<i>Sephanoides sephanoides</i>	Picaflor chico	2	1	4	1	4	1	1		1	1
Picidae	<i>Colaptes pitius</i>	Pitio							4			
Picidae	<i>Picoides lignarius</i>	Carpinterito	1	1	2	4	1	1	1	1	1	2
Furnariidae	<i>Asthene humilis</i>	Canastero	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Furnariidae	<i>Geositta cunicularia</i>	Minero				2		1				1

TABLA 1 (continuación)

Furnariidae	<i>Geositta rufipennis</i>	Minero cordillerano						2				
Furnariidae	<i>Leptasthenura aegithaloides</i>	Tijeral	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Furnariidae	<i>Upucerthia dumetaria</i>	Bandurilla		1				2		1		2
Rhinocryptidae	<i>Pteroptochos megapodius</i>	Turca	1	2	1	1	1	1	2	1	1	1
Rhinocryptidae	<i>Scelorchilus albicollis</i>	Tapaculo	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Rhinocryptidae	<i>Scytalopus fuscus</i>	Churrin	2	1	2	4	4	3	2	4	2	4
Tyrannidae	<i>Agriornis livida</i>	Mero	2	1	3	1	1	2	4	2	1	
Tyrannidae	<i>Anairetes parulus</i>	Cachudito	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Tyrannidae	<i>Coloramphus parvirostris</i>	Viudita								4		4
Tyrannidae	<i>Elaenia albiceps</i>	Fio fio					4					
Tyrannidae	<i>Muscisaxicola macloviana</i>	Dormilona tontita										2
Tyrannidae	<i>Xolmis pyrope</i>	Diucón	2	2		1	1	2	2	1	1	1
Hirundinidae	<i>Tachycineta meyeri</i>	Golondrina chilena	1	4	4		4	4	2	4	4	4
Troglodytidae	<i>Troglodytes musculus</i>	Chercán	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Mimidae	<i>Mimus tenca</i>	Tenca	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Turdidae	<i>Turdus falklandii</i>	Zorzal		2		4		3			4	2
Emberizidae	<i>Diuca diuca</i>	Diuca	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Emberizidae	<i>Phrygilus alaudinus</i>	Platero	3	1	2	1	2	4	2	1	1	1
Emberizidae	<i>Phrygilus fruticeti</i>	Yal		1	1	1		1	2	1	2	1
Emberizidae	<i>Phrygilus gayi</i>	Cometocino de Gay				1		1	1	1	2	4
Emberizidae	<i>Sicalis luteola</i>	Chirihue							4		4	
Emberizidae	<i>Zonotrichia capensis</i>	Chincol	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Fringillidae	<i>Carduelis barbata</i>	Jilguero			4	4		4				
Icteridae	<i>Curaeus curaeus</i>	Tordo	1	2	2	2	2	2	3	4	2	2
Icteridae	<i>Molothrus bonariensis</i>	Mirlo							2			
Icteridae	<i>Sturnella loyca</i>	Loica	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1
Fringillidae	<i>Carduelis barbata</i>	Jilguero			4	4		4				

otras especies y esperamos comparar grupos de especies ecológicamente relacionadas (e.g., grupos tróficos).

La diversidad de especies (Índice de Shannon-Wiener, H' ; Fig. 7) tendió a ser más alto en el verano que en el invierno (H' promedio = 1.56 vs. 1.45; $t = 1.88$, $P = 0.0621$). Aun cuando este parámetro varió significativamente a través de todos los censos ($F = 291$, $P < 0.0001$), una regresión de segundo orden con el tiempo explicó poco la varianza observada ($r^2 = 0.18$; Fig. 7).

Como indicamos arriba, ahora estamos cuantificando indicadores externos de actividad reproductiva y los usamos para caracterizar patrones reproductivos y determinar la edad de las aves individuales más precisamente. En 2008, utilizamos redes de niebla, marcado y fotografías para documentar el plumaje de 20 especies del parque. Estos datos serán complementados con exámenes de especímenes de museo para desarrollar un manual para determinar el sexo y la edad de especies de aves claves del matorral chileno. Tales datos son actualmente inexistentes para las especies en nuestro ensamble, y nos permitirán cuantificar reclutamiento (y por lo tanto productividad) al nivel de población, que es más posible de ser cuantificado que el reclutamiento basado en individuos (e.g., éxito de emplumamiento en nidos focales) y evita problemas asociados con la alteración de nidos y la posible provisión de claves a depredadores de nidos. El seguimiento de la densidad y de la productividad de

aves nos permitirá cuantificar las respuestas a la disponibilidad de recursos (e.g., precipitación y disponibilidad de semillas en las parcelas control), permitiendo la comparación con nuestros datos de largo-plazo de mamíferos. La historia natural y la ecología descriptiva proveen la base sobre la cual más investigación conceptual puede ser conducida; para este fin, cuantificamos la conducta de forrajeo del cachudito en el matorral costero estepario en Fray Jorge (Engilis & Kelt 2009). Las densidades poblacionales son más altas en Fray Jorge que aquellas reportadas en otros lugares de Chile y Argentina y la abundancia y facilidad de observación nos permitieron documentar 94 combates de forrajeo (77 en verano, 17 en invierno) y 709 capturas de presas. Los Cachuditos forrajeaban frecuentemente en pares, avanzando a saltos, manteniendo contacto con suaves llamados "pirrit". Dieciocho encuentros agonísticos (15 en veranos, tres en invierno) consistieron de un rápido llamado y conductas de desplazamiento, aparentemente relacionadas a territorialidad, una vez que el intruso era expulsado, el par de defensa re-iniciaba el forrajeo. Los cachuditos generalmente forrajeaban en arbustos en proporción a su disponibilidad, aunque nuestros datos sugieren alguna preferencia por *Adesmia*, *Baccharis* o *Porlieria* (76 % de las observaciones, pero comprenden sólo el 58 % de la cobertura basado en los transectos lineales). Ellos localizaban las presas (insectos) visualmente y en promedio realizaron 3.1 ataques por minuto, capturando presas en perchas (47 % de las

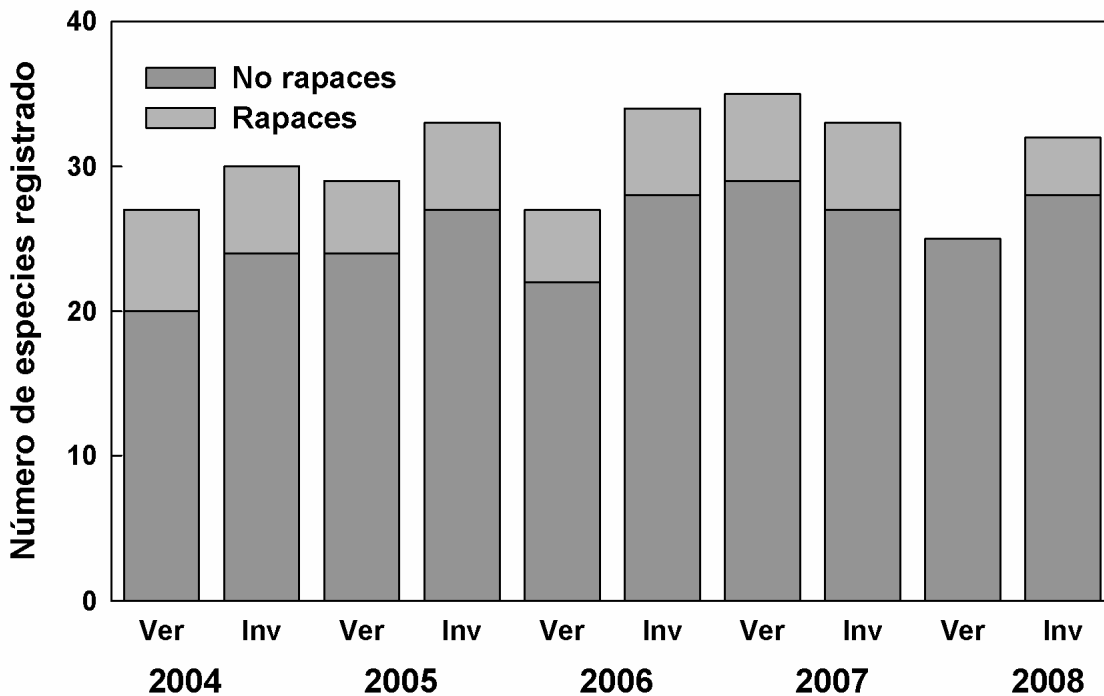


Fig. 4: Número de especies separadas por rapaces vs. no rapaces. La figura incluye todas las aves divisadas, incluyendo "bandadas", potencialmente a gran distancia.

Number of species separated by raptors vs. nonraptors. Figure includes all birds noted, including "flybys", potentially at great distances.

capturas), suspendidos en el aire (31.5 %) y volando (21.5 %).

3) Impactos de especies introducidas vs. nativas en el contexto de condiciones ambientales cambiantes

Las plantas introducidas representan el 18 % de la flora chilena, incluyendo 27 % de plantas herbáceas. Algunas especies naturalizadas (e.g., *Erodium*, *Medicago polymorpha*, *Malva nicaensis*) constituyen hasta un 45 % de la vegetación en el matorral chileno (Arroyo et al.

2000, Figueroa et al. 2004). Cambios en las proporciones de especies exóticas han sido atribuidos a los efectos de herbívoros exóticos (Holmgren 2002) y fuego (Sax 2002, Kunst et al. 2003; pero ver Holmgren et al. 2000a, 2000b). En Fray Jorge, donde el fuego y la mayoría del ganado doméstico ha estado ausente al menos desde 1944, las plantas exóticas comprenden hasta un 21 % de las especies herbáceas y un 19 % de las especies del banco de semillas (Gutiérrez & Meserve

2003). En contraste a las plantas, sólo 24 de las 610 especies de vertebrados en Chile continental (4 %) son introducidas (Jaksic 1998a, Iriarte et al. 2005). Sin embargo, los impactos negativos de los roedores múridos introducidos (*Rattus rattus* [Linnaeus, 1758], *R. norvegicus* [Berkenhout, 1769], *Mus musculus* Linnaeus) y de los lagomorfos (*Oryctolagus cuniculus* [Linnaeus, 1758], *Lepus europaeus* Pallas, 1778) han sido bien documentados (múridos, Lobos et al. 2005, Milstead et al. 2007; lagomorfos, Jaksic 1998b). Jaksic (1998b) describió efectos positivos de conejos y liebres sobre depredadores vertebrados nativos incluyendo pumas, halcones diurnos y lechuzas, pero también notó que los depredadores aparentemente no consumían estas presas en gran cantidad hasta fines de 1980's. En Fray Jorge, las poblaciones de conejos y liebres fueron relativamente bajas hasta recientemente (Meserve et al. observación personal); simultáneo con el evento lluvioso prolongado en 2000-2002 y con una fuerte disminución en los números de zorros causada por un brote de parvo virus, los números de conejos y liebres

Relaciones especies-abundancia

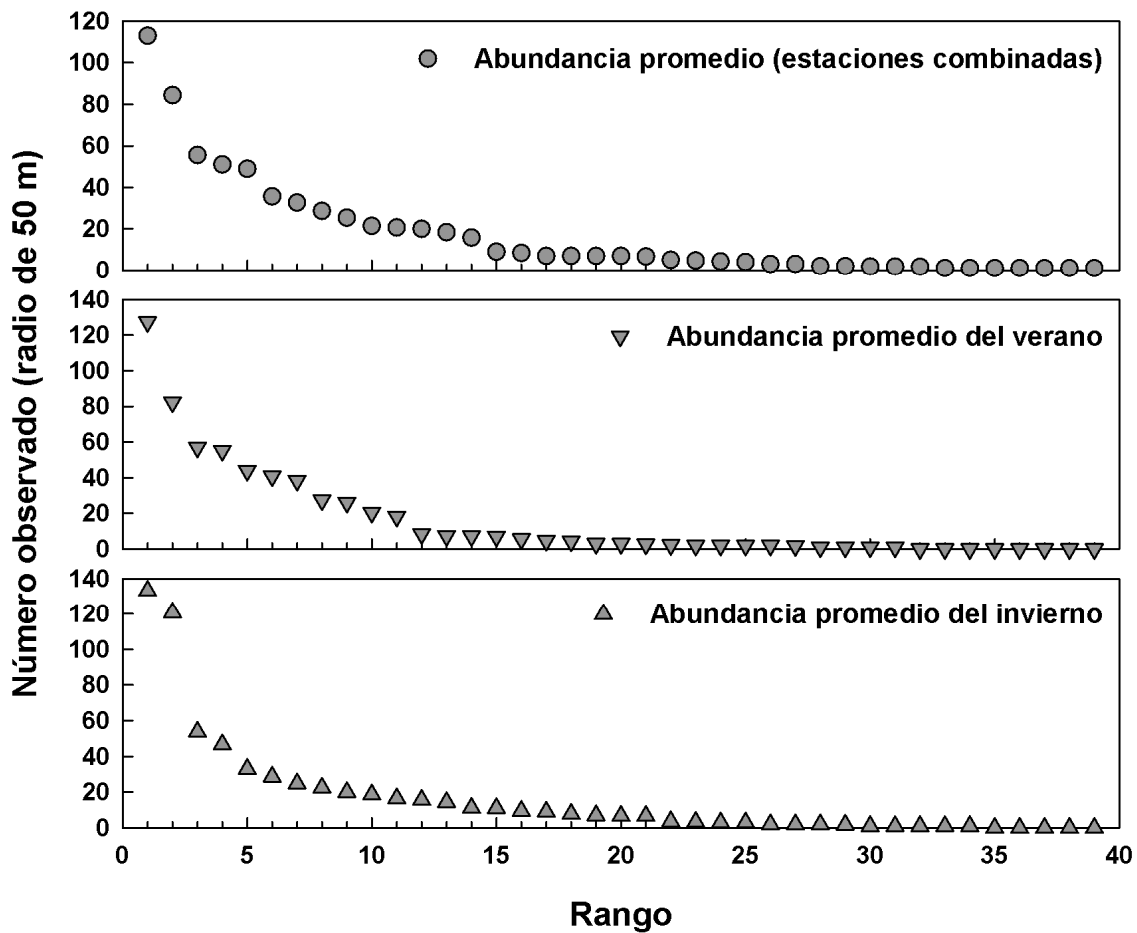


Fig. 5: Ranking de curvas de abundancia de especies para todos los datos de aves, separadamente para verano e invierno en el Parque Nacional Bosque Fray Jorge.

Rank species abundance curves for all bird data, and summer and winter separately in Bosque Fray Jorge National Park.

aumentaron dramáticamente en el parque. Un trabajo experimental inmediatamente al Sur de Fray Jorge demostró efectos significativos de la exclusión de conejos y liebres, incluyendo un aumento de un 90 % en la sobrevivencia de *Prosopis chilensis* (un arbusto arborecente fuertemente explotado en el norte árido de Chile), aumentos en pastos nativos altos (e.g., *Bromus berterianus*) y una disminución en hierbas efímeras rastreras tanto exóticas como nativas (Gutiérrez et al. 2007). La exclusión de herbívoros bajo condiciones de precipitaciones simuladas altas aumentó la productividad total de plantas y favoreció las especies nativas (Manrique et al. 2007). El acceso a lagomorfos redujo la biomasa de pastos nativos y dio ventajas a los pastos invasores; así, la herbivoría por lagomorfos puede afectar la composición y estructura de las comunidades vegetales al influir en la dinámica competitiva entre especies de plantas exóticas y nativas.

Como se señaló anteriormente, en el 2001 convertimos grillas -D-P a tratamiento -SM. Para investigar los posibles efectos de los herbívoros/folívoros introducidos en la comunidad de arbustos espinosos en Fray Jorge, iniciamos en 2007 una serie adicional de exclusiones usando previas exclusiones de degu (-D+P) más otras cuatro grillas experimentales nuevas (ver Fig. 1); como dijimos anteriormente, en las previas grillas -D-P (ahora -SM)

hubo pocos cambios discernibles en la vegetación o en el banco de semillas atribuibles a la exclusión de degus. Convertimos dos grillas -D+P (seleccionadas al azar) más dos grillas experimentales nuevas a exclusión de lagomorfos (-L) mediante la remoción del cerco y la instalación de un cerco de 1.5 m de altura, enterrado ca. 40 cm. Las dos grillas -D+P restantes más dos grillas previas de adición de alimento fueron convertidas a exclusiones de todos los micromamíferos y lagomorfos (-SM -L) a través de la instalación de cercos del mismo diseño de las grillas -SM pero complementada con un cerco de 1.5 m de altura dentro de ella. A fines del 2007 se completó la conversión de las grillas y se inició el trapeo de micromamíferos y muestreo de vegetación y banco de semillas.

Los intentos de monitorear lagomorfos mediante censos con reflectores y con trapeo vivo no fueron exitosos en este arbustal densamente cubierto; en agosto 2007 iniciamos técnicas de monitoreo indirectas para cuantificar los patrones en los números de lagomorfos en nuestro sitio. Establecimos 54 estaciones de conteo de fecas de lagomorfos (Lazo 1992, Diaz 1998, Palomares 2001, Murray et al. 2002, 2005, Mills et al. 2005) en seis líneas de nueve estaciones cada una. Las estaciones están separadas por aproximadamente 100 m y establecidas alrededor del complejo de grillas centrales. Todas las fecas dentro de 1 m de radio de una estaca central fueron removidas y

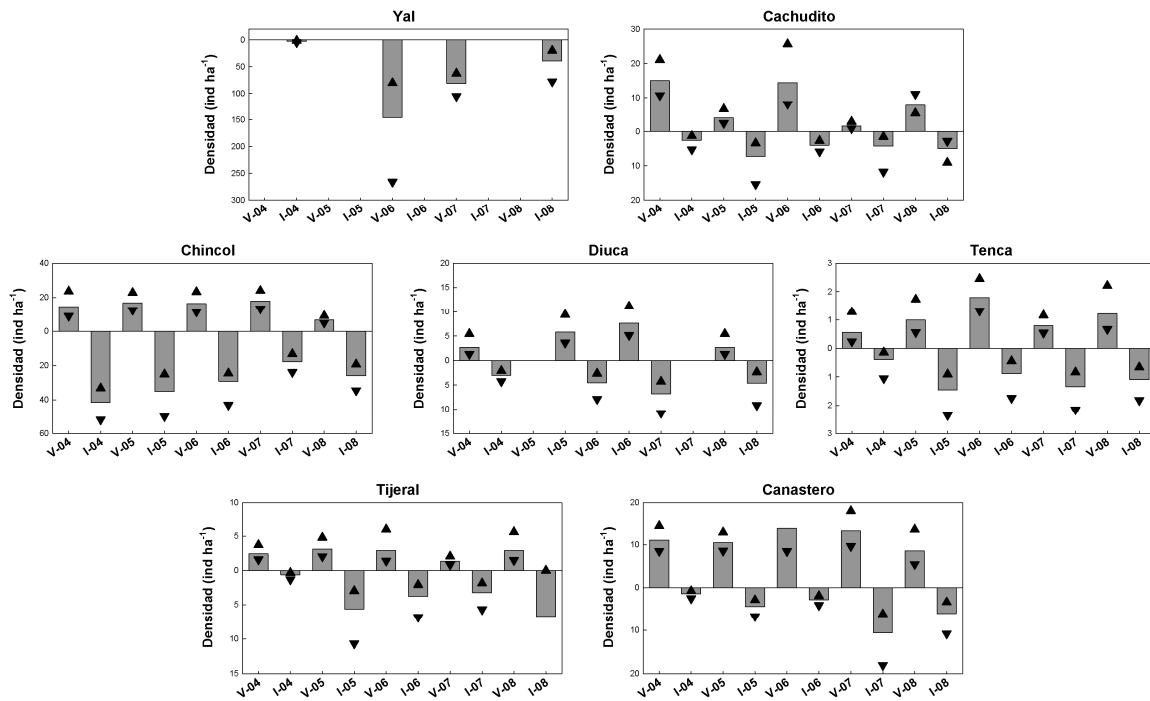


Fig. 6: Patrones temporales de siete especies de aves en Fray Jorge en cuatro años. Valores por verano están presentados arriba de la línea horizontal, mientras que estos por invierno están presentados debajo de la línea. Densidades (barras) y límites de confianza (▲y▼) se calcularon usando el programa Distance (Laake et al. 1993).

Temporal patterns in seven bird species at Fray Jorge over four years. Values for summer are above the horizontal line, whereas those for winter are presented below the horizontal line. Densities (bars) and confidence limits (▲and▼) were calculated using Program Distance (Laake et al. 1993).

todas las fecas nuevas son contadas y removidas a intervalos de seis meses.

Predecimos fuertes respuestas vegetativas a la exclusión combinada de micromamíferos y lagomorfos, particularmente en años de lluvias altas cuando las plantas muestran los aumentos numéricos más fuertes. Esto puede alterar la composición comunitaria así como las interacciones interespecíficas entre los varios grupos de plantas. Un evento La Niña suave en 2007 hizo que el tiempo de iniciación de nuestros estudios de exclusiones de lagomorfos y micromamíferos más lagomorfos fuera auspicioso. Basado en resultados anteriores (Gutiérrez et al 2007, Manrique et al. 2007), la exclusión de herbívoros mamíferos grandes como los lagomorfos debería influenciar la dinámica de la vegetación especialmente en el gremio de plantas herbáceas en el arbustal espinoso. Además, los efectos de lagomorfos y micromamíferos puede ser acumulativo en los tratamientos de exclusión total.

CONCLUSIONES

A través de 20 años de colección constante de datos, muchas de nuestras percepciones iniciales de cómo los componentes de la comunidad semiárida chilena funcionan e interactúan han requerido de una revisión continua. Iniciamos nuestro trabajo con el supuesto de que las interacciones bióticas tendrían un rol fuerte y abrumador, sin embargo los factores abióticos han mostrado tener un rol importante y a menudo determinante. A su vez, los modelos de dinámicas de micromamíferos aquí mencionados resaltan la necesidad de incorporar la heterogeneidad espacial y temporal para comprender la dinámica del ensamble total. Otros componentes del sistema como las aves también pueden ser importantes, pero hasta la fecha estos grupos no se han investigado lo suficiente. Finalmente, debemos interpretar los cambios que están ocurriendo en el sistema con un trasfondo de un componente mayor y sumamente influyente dado por las especies invasoras y por el cambio climático en curso. El último aspecto puede ser el factor individual más importante que necesita ser abordado.

En décadas recientes, la precipitación ha estado disminuyendo en la zona semiárida del norte de Chile,

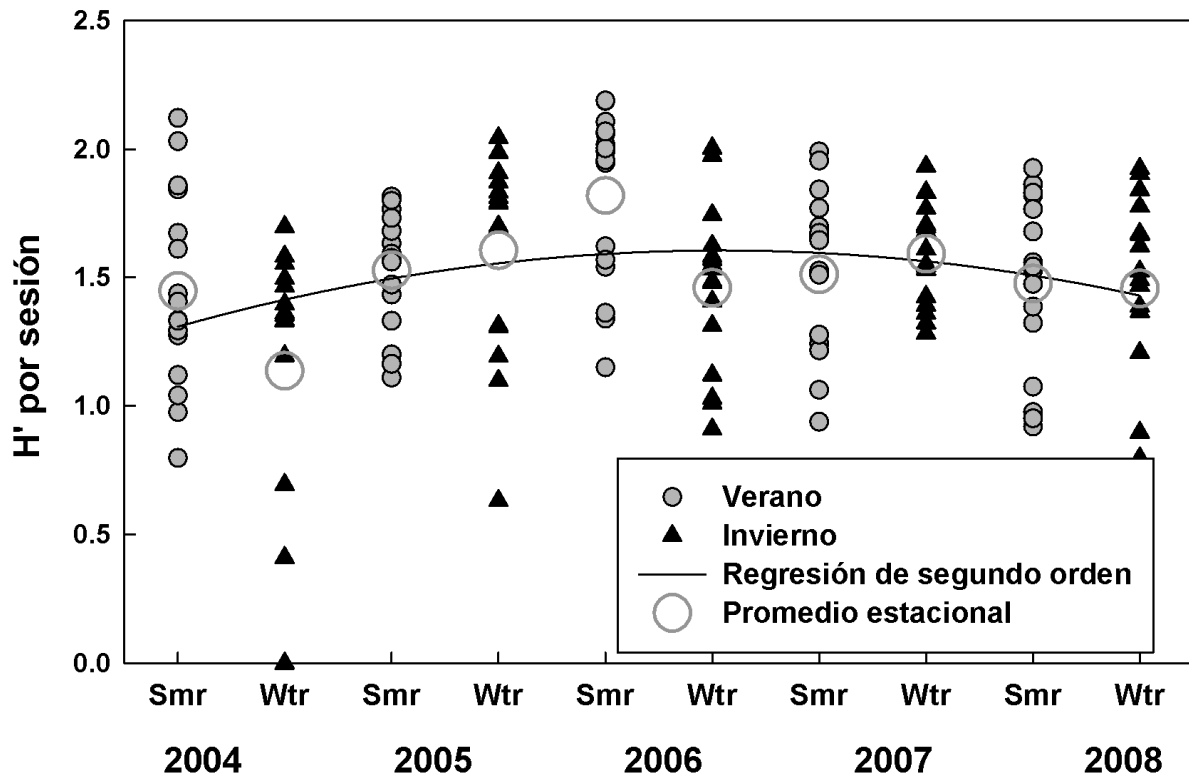


Fig. 7: Diversidad de especies de aves (H') para los períodos de verano e invierno en cinco años en el Parque Nacional Bosque Fray Jorge. La regresión cuadrática ($H' = 1.18 + 1.39x - 0.01x^2$) es altamente significativa ($F_{10,150} = 291$, $P < 0.0001$) pero explica poco de la variación ($r^2 = 0.058$).

Bird species diversity (H') for summer and winter periods over five years at Bosque Fray Jorge National Park. The quadratic regression ($H' = 1.18 + 1.39x - 0.01x^2$) is highly significant ($F_{10,150} = 291$, $P < 0.0001$) but explains little of the variation ($r^2 = 0.058$).

continuando con una tendencia de aridez gradual en los pasados 1,000 años (Bahre 1979, Villalba 1994). Desde el 2000, sin embargo, cinco de los nueve años transcurridos han tenido precipitación por encima del promedio; más aún, los tres eventos El Niño más grades de los 100 últimos años han ocurrido desde 1982 (Gergis & Fowler 2009). Aunque en 50 años aquí han habido pocos cambios en el ensamble de micromamíferos y en la cobertura arbustiva, en otros lugares El Niño ha sido asociado con irrupciones de micromamíferos y con influencias en la agricultura (e.g., Pearson 1975, Péfaur et al. 1979, Fuentes & Campusano 1985, Jiménez et al. 1992, Jaksic 2001, Jaksic & Lima 2003, Holmgren et al. 2006a, 2006b, Sage et al. 2007). Holmgren & Scheffer (2001) y Holmgren et al. (2001, 2006a, 2006b) enfatizaron que los eventos lluviosos o El Niño pueden revertir o aliviar la desertificación general de gran parte del norte-centro semiárido de Chile (Bahre 1979, Schofield & Bucher 1986, Ovalle et al. 1993). Por encima de todo esto, el aumento en la intensidad y frecuencia de los eventos El Niño como una consecuencia del CCG puede alterar notablemente la importancia relativa de las interacciones bióticas y abióticas en sistemas semiáridos. El aumento de las precipitaciones puede tener fuertes impactos tales como alterar los patrones del ciclo de nutrientes y la productividad primaria (e.g., Gutiérrez 1993, 2001, Jaksic 2001, Reich et al. 2006, de la Maza et al. 2009), las interacciones entre especies y la diversidad de la comunidad (e.g., Chesson et al. 2004, Holmgren et al. 2001, 2006a, 2006b), la abundancia de vectores y reservorios de enfermedades y zoonosis (Epstein 1999, 2000, Epstein & Mills 2005) y el impacto de las especies introducidas (e.g., Jaksic 1998, 2001, Logan et al. 2003).

Reconocemos que en esta región puede ocurrir un escenario alternativo de cambio climático; nuestro entendimiento sobre las interacciones entre el calentamiento global y ENOS y, a su vez, entre ENOS y los ambientes locales continua mejorando. Por ejemplo, los aumentos en las precipitaciones durante los eventos El Niño aumentan la productividad en ambientes de baja elevación en esta región, pero no en ambientes de altura debido a las temperaturas más frías (Squeo et al. 2006). Además, la influencia de la neblina desde el Océano Pacífico, un importante contribuyente a la humedad local en esta región semiárida (Kummerow 1962, del-Val et al. 2006), se reduce durante los años El Niño (Garreaud et al. 2008).

Finalmente, reconocemos la incertidumbre presente en cuanto a la fuerza o incluso a la existencia de una relación causal entre los patrones demográficos encontrados y el cambio climático (McCarty 2001), sobre todo debido a un número de restricciones que existen cuando se intenta anticipar los efectos del cambio climático en base al conocimiento de las condiciones actuales (Berteaux et al. 2006). No obstante, nuestro estudio contribuye al número creciente de estudios en este campo que está ayudando a desarrollar un entendimiento más comprehensivo de los efectos potenciales del cambio climático (McCarty 2001). Nuestro estudio es único por implicar al

aumento de lluvias como el conductor del cambio climático, por documentar respuestas claras en parámetros de la comunidad y por revelar influencias climáticas en especies de micromamíferos, todas ellas raramente reportadas en la literatura sobre impactos del cambio climático.

La investigación de largo-plazo de ensambles de micromamíferos en sistemas áridos ha sido productiva en nuestro entendimiento de procesos ecosistémicos. Estudios recientes han enfatizado el rol de la compensación ecológica local y de las “dinámicas de suma cero” dentro del contexto de un pool de especies regionales (e.g., Ernest et al. 2008). Tales dinámicas suponen un pool diverso de especies como potenciales colonizadoras. Chile tiene una diversidad beta relativamente baja de aves y micromamíferos (Cody 1975, Glanz & Meserve 1982) y como tal es improbable que las características espacio-temporales de la ecología terrestre de nuestro sitio sean similares a aquellas documentadas en otros lugares. Para evaluar esta conjetura estamos planeando cuantificar propiedades del ecosistema incluyendo la utilización de energía en las grillas y en el tiempo. En particular, estamos interesados en comparar los ensambles de micromamíferos en grillas de remoción de depredadores y lagomorfos con aquellos de los controles.

Muchos autores han hecho énfasis en la importancia de la escala espacial y temporal en ecología y en la carencia de estudios que abarcan grandes escalas espaciales o temporales (e.g., Wiens et al. 1986, Giller & Gee 1987, Powell 1989, Wiens 1989, Levin 1992, Polis et al. 1996, Schneider 2001). Recientemente, Agrawal et al. (2007) reconocieron que la fuerza y el resultado de las interacciones entre especies depende del contexto biótico y abiótico en las que ellas se encuentran, un hecho claramente apoyado por los resultados de nuestros estudios. Nuestro trabajo, que es la manipulación de campo más larga en el neotrópico templado y que abarca cinco eventos lluviosos o El Niño en 20 años de estudio, ha documentado efectos variables de interacciones bióticas dependiendo del contexto abiótico.

En este contexto, asume gran importancia el rol de los estudios ecológicos de largo plazo tales como el presente. Por ejemplo, desde alrededor del 2000, hemos notado una tendencia en la biomasa de micromamíferos en Fray Jorge hacia ser dominada por el roedor caviomorfo más grande, adaptado a ambientes más mésicos, *O. degus* (Meserve et al. 2009); además, los degus están mostrando mayor sobrevivencia y reclutamiento en los últimos 10 años (Previtali et al. 2010). A su vez, la diversidad de especies de micromamíferos se ha vuelto más estable y menos oscilatoria en nuestro sitio (Meserve et al. 2009). Esto ha ocurrido concomitantemente con el aumento en la precipitación promedio anual desde el 2000 y con una variación inter-anual menos pronunciada (Fig. 3). Sin estudios de largo-plazo como este, no habríamos sido capaces de detectar tales cambios, ni compararlos contra un trasfondo de fluctuaciones poblacionales

principalmente en respuesta a los eventos periódicos de El Niño. Determinar si tales tendencias señalan un cambio significativo en ciertos componentes de los micromamíferos (y en otros grupos bióticos) será solamente factible a través del mantenimiento continuo de esfuerzos de monitoreo de largo plazo en esta parte única de Chile.

AGRADECIMIENTOS

Estamos agradecidos a muchos colaboradores, técnicos, consultores e investigadores independientes, demasiado numerosos para enumerarlos, que han trabajado en esta investigación o contribuido a su éxito. Agradecemos particularmente al personal y a la administración de la Corporación Nacional Forestal (CONAF) por su permiso para usar el Parque Nacional Bosque Fray Jorge como el sitio para nuestro experimento. El apoyo financiero ha sido proveído por varios proyectos de la U.S. National Science Foundation y FONDECYT Chile incluyendo los más recientes, NSF-LTREC DEB-03-19966 a P.L.M. y D.A.K. y FONDECYT No. 1070808 a J.R.G. La investigación de las aves ha sido financiada a través de proyectos y apoyos de la UC Davis Selma Herr Fund for Ornithology y la UC Davis Museum of Wildlife and Fish Biology. La Universidad de La Serena y la Northern Illinois University han proveído de valioso apoyo logístico y financiero además del uso de sus instalaciones a través de la duración de la investigación. Desde el 2008, el apoyo financiero del Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB) y el Fondo Basal PB-23 nos han permitido continuar con la recolección de datos en el campo.

LITERATURA CITADA

- ABRAMS P, BA MENGE, GG MITTELBAACH, D SPILLER & P YODZIS (1996) The role of indirect effects in food webs. In: Polis GA & KO Winemiller (eds) Food webs: Integration of patterns and dynamics: 371-395. Chapman & Hall, New York, NY.
- AGRAWAL AA, DD ACKERLY, F ADLER, AE ARNOLD, C CÁCERES et al. (2007) Filling key gaps in population and community ecology. *Frontier in Ecology and Environment* 5: 145-152.
- ANDREWARTHA HG & LC BIRCH (1954) The distribution and abundance of animals. University Chicago Press, Chicago, IL.
- ARIM M & FM JAKSIC (2005) Productivity and food web structure: Association between productivity and link richness among top predators. *Journal of Animal Ecology* 74: 31-40.
- ARIM M, PA MARQUET & FM JAKSIC (2006) On the relationship between productivity and food chain length at different ecological levels. *American Naturalist* 169: 62-72.
- ARMESTO JJ, PE VIDIELLA & JR GUTIÉRREZ (1993) Plant communities of the fog-free coastal desert of Chile: Plant strategies in a fluctuating environment. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 271-282.
- ARROYO MTK, C MARTICORENA, O MATTHEI & L CAVIERES (2000) Plant invasions in Chile: Present patterns and future predictions. En: Mooney HA & R Hobbs (eds) *Invasive species in a changing world*: 384-421. Island Press, Covelo, CA.
- BAHRE CJ (1979) Destruction of the natural vegetation of north-central Chile. *University of California Publications in Geography* 23: 1-118.
- BENDER EA, TJ CASE & ME GILPIN (1984) Perturbation experiments in community ecology: Theory and practice. *Ecology* 65: 1-13.
- BERLOW EL, A-M NEUTEL, JE COHEN, PC DE RUITER, B EBENMAN et al. (2004) Interaction strengths in food webs: Issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology* 73: 585-598.
- BERRYMAN AA (1999) Principles of population dynamics and their applications. Stanley Thornes Publishers Ltd., Cheltenham, UK.
- BERRYMAN AA & M LIMA (2007) Detecting the order of population dynamics from time series: Nonlinearity causes spurious diagnosis. *Ecology* 88: 2121-2123.
- BERRYMAN AA & P TURCHIN (2001) Identifying the density-dependent structure underlying ecological time series. *Oikos* 92: 265-270.
- BERTEAUX D, MM HUMPHRIES, CJ KREBS, M LIMA, AG MCADAM et al. (2006) Constraints to projecting the effects of climate change on mammals. *Climate Research* 32: 151-158.
- BJØRNSTAD ON, M BEGON, N CHR STENSETH, W FALCK, S SAIT & DJ THOMPSON (1998) Population dynamics of the Indian meal moth: Demographic stochasticity and delayed regulatory mechanisms. *Journal of Animal Ecology* 67: 110-126.
- BLOCK MA & M RICHTER (2000) Impacts of heavy rainfalls in El Niño 1997/98 on the vegetation of the Secura Desert in northern Peru. *Phytocoenologia* 30: 491-517.
- BODKIN DB, H SAXE, MB ARAÚJO, R BETTS, RHW BRADSHAW et al. (2007) Forecasting the effects of global warming on biodiversity. *BioScience* 57: 227-236.
- BOX GEP & JM JENKINS (1976) Time series analyses: Forecasting and control. Holden-Day, Inc., San Francisco, CA.
- BOZINOVIC F (1995) Nutritional, energetic, and digestive responses of an herbivorous rodent (*Octodon degus*) to different levels of dietary fiber. *Journal of Mammalogy* 76: 627-637.
- BROWN JH (1987) Variation in desert rodent guilds: Patterns, processes, and scales. En: Gee JRH & PS Giller (eds) *Organization of communities past and present*: 185-203. Blackwell Sciences Publication, Oxford, England.
- BROWN JH (1998) The granivory experiments at Portal. En: Resetarits WL JR & J Bernardo (eds) *Experimental ecology: Issues and perspectives*: 71-95. Oxford University Press, Oxford.

- BROWN JH & SKM ERNEST (2002) Rain and rodents: Complex dynamics of desert consumers. *BioScience* 52: 979-987.
- BROWN JH & EJ HESKE (1990a) Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science* 250: 1705-1707.
- BROWN JH & EJ HESKE (1990b) Temporal changes in a Chihuahuan Desert rodent community. *Oikos* 59: 290-302.
- BROWN JH & RA OJEDA (1987) Granivory: Patterns, processes, and consequences of seed consumption in two continents. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 337-349.
- BROWN JH, OJ REICHMAN & DW DAVIDSON (1979) Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology & Systematics* 10: 201-227.
- BROWN JH, DW DAVIDSON, JC MUNGER & RS INOUE (1986) Experimental community ecology: The desert granivore system. En: Diamond J & TJ Case (eds) *Community ecology*: 41-61. Harper & Row, New York, NY.
- BUCKLAND ST, DR ANDERSON, KP BURNHAM, JL LAAKE, DL BORCHERS & L THOMAS (2001) *Introduction to distance sampling*. Oxford University Press, New York, NY.
- CASTRO SA, SI SILVA, PL MESERVE, JR GUTIÉRREZ, LC CONTRERAS & FM JAKSIC (1994) Frugivoría y dispersión de semillas de pimienta (*Schinus molle*) por zorros culpeo (*Pseudalopex culpaeus*) en el Parque Nacional Fray Jorge (IV Región, Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 169-176.
- CHESSON P, RLE GEBAUER, S SCHWINNING, N HUNTLEY, K WIEGAND et al. (2004) Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141: 236-253.
- CLIVAR (1992) Climate variability and predictability world climate research programme. A study of climate variability and predictability. World Meteorological Organization, Geneva, Switzerland.
- CODY ML (1975) Towards a theory of continental species diversity: Birds distributions on mediterranean habitat gradients. En: Cody ML & JM Diamond (eds) *Ecology and evolution of communities*: 214-257. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- CODY ML & JA SMALLWOOD (eds) (1996) *Long-term studies of vertebrate communities*. Academic Press, New York, NY.
- COULSON T, EA CATCHPOLE, SD ALBON, BJT MORGAN, JM PEMBERTON, TH CLUTTON-BROCK, MJ CRAWLEY & BT GRENFELL (2001) Age, sex, density, winter weather, and population crashes in soay sheep. *Science* 292: 1528-1531.
- COULSON T, F GUNINESS, J PEMBERTON & TH CLUTTON-BROCK (2004) The demographic consequences of releasing a population of red deer from culling. *Ecology* 85: 411-422.
- CURTIN CG, DA KELT, TC FREY & JH BROWN (2000) On the role of small mammals in mediating biotic and abiotic interactions in structuring southwestern communities and landscapes. *Ecology Letters* 3: 309-317.
- DAVIDSON DW, JH BROWN & RS INOUE (1980) Competition and the structure of granivore communities. *BioScience* 30: 233-238.
- DAVIDSON DW, RS INOUE & JH BROWN (1984) Granivory in a desert ecosystem: Experimental evidence for indirect facilitation of ants by rodents. *Ecology* 65: 1780-1786.
- DAVIDSON DW, DA SAMSON & RS INOUE (1985) Granivory in the Chihuahuan Desert: Interactions within and between trophic levels. *Ecology* 66: 486-502.
- DE LA MAZA M, M LIMA, PL MESERVE, JR GUTIÉRREZ & FM JAKSIC (2009) Primary production dynamics, climate variability, and its ecological consequences in semiarid Chile. *Global Change Biology* 15: 1116-1126.
- DEL-VAL E, JJ ARMESTO, O BARBOSA, DA CHRISTIE, AG GUTIÉRREZ, CG JONES, PA MARQUET & KC WEATHERS (2006) Rain forest islands in the Chilean semiarid region: Fog-dependency, ecosystem persistence and tree regeneration. *Ecosystems* 9: 598-608.
- DESANTE DF, P PYLE, N MICHAEL & D O'GRADY (2003) The 2002 annual report of the monitoring avian productivity and survivorship (MAPS) program at the nature reserve of orange County. The Institute for Bird Populations (Report).
- DESANTE DF, KM BURTON, P VELEZ, D FROEHLICH & D KASCHUBE (2008) MAPS manual: 2008 protocol. Instructions for the establishment and operation of constant-effort bird-banding stations as part of the Monitoring Avian Productivity and Survivorship (MAPS) program. The Institute for Bird Populations, Point Reyes Station, CA (online) URL: <http://www.birdpop.org/maps.htm>.
- DESY EA & GO BATZLI (1989) Effect of food availability and predation on prairie vole demography: A field experiment. *Ecology* 70: 411-421.
- DÍAS PC (1996) Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 326-330.
- DÍAZ A (1998) Comparison of methods for measuring rabbit incidence on grasslands. *Mammalia* 62: 205-212.
- DÍAZ HF, MP HOERLING & JK EISCHEID (2001) ENSO variability, teleconnections and climate change. *International Journal of Climatology* 21: 1845-1862.
- DILLON MO & PW RUNDEL (1990) The botanical response of the Atacama and Peruvian Desert floras to the 1982-83 El Niño event. En: Glynn PW (ed) *Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño event*: 487-504. Elsevier Oceanography Series, New York, NY.
- DUNSON WA & J TRAVIS (1991) The role of abiotic factors in community organization. *American Naturalist* 138: 1067-1091.
- ELLIS AM & E POST (2004) Population response to climatic change: Linear vs. nonlinear modeling approaches. *BMC Ecology* 4, No. 2.

- ENGLIS JR, A & DA KELT (2009) Foraging behavior of the tufted tit-tyrant in semiarid north central Chile. *The Wilson Journal of Ornithology* 121: 585-592.
- EPSTEIN PR (1999) El Niño and health. *Science* 285: 347-349.
- EPSTEIN PR (2000) Is global warming harmful to health? *Scientific American* 282: 50-57.
- EPSTEIN PR & E MILLS (eds) (2005) *Climate change futures: Health, ecological and economic dimensions*. Center for Health and Global Development, Harvard Medical School, Cambridge, MA.
- ERNEST SKM & JH BROWN (2001a) Homeostasis and compensation: The role of species and resources in ecosystem stability. *Ecology* 82: 2118-2132.
- ERNEST SKM & JH BROWN (2001b) Delayed compensation for missing keystone species by colonization. *Science* 292: 101-104.
- ERNEST SKM, JH BROWN & RR PARMENTER (2000) Rodents, plants, and precipitation: Spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos* 88: 470-482.
- ERNEST SKM, JH BROWN, KM TIBAUT, EP WHITE & JR GOHEEN (2008) Zero sum, the niche, and metacommunities: Long-term dynamics of community assembly. *American Naturalist* 172: E257-E269.
- FARIAS AA & FM JAKSIC (2007) Effects of functional constraints and opportunism on the functional structure of a vertebrate predator assemblage. *Journal of Animal Ecology* 76: 246-257.
- FEDOROV AV & SG PHILANDER (2000) Is El Niño changing? *Science* 288: 1997-2002.
- FIELD CB, FS CHAPIN III, PA MATSON & HA MOONEY (1992) Responses of terrestrial ecosystems to the changing atmosphere: A resource-based approach. *Annual Review of Ecology & Systematics* 23: 201-235.
- FIGUEROA JA, SA CASTRO, PA MARQUET & FM JAKSIC (2004) Exotic plant invasions to the mediterranean region of Chile: Causes, history and impacts. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 465-483.
- FORCHHAMMER MC, NCHR STENSETH, E POST & R LANGVATN (1998) Population dynamics of Norwegian red deer: Density-dependence and climatic variation. *Proceedings of the Royal Society London B* 265: 341-350.
- FOX GA (2001) Failure-time analyses: Studying times to events and rates at which events occur. En: Scheiner SM & J Gurevitch (eds) *Design and analysis of ecological experiments*: 235-266. Second edition. Oxford University Press, New York, NY.
- FUENTES ER & C CAMPUSANO (1985) Pest outbreaks and rainfall in the semi-arid region of Chile. *Journal of Arid Environments* 8: 67-72.
- FULK GW (1975) Population ecology of rodents in the semiarid shrublands of Chile. *Occasional Papers, The Museum, Texas Tech University* 33: 1-40.
- FULK GW (1976a) Owl predation and rodent mortality: A case study. *Mammalia* 40: 423-427.
- FULK GW (1976b) Notes on the activity, reproduction, and social behavior of *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy* 57: 495-505.
- GARREAUD R, J BARICHIVICH, DA CHRISTIE & A MALDONADO (2008) Interannual variability of the coastal fog at Fray Jorge relict forests in semiarid Chile. *Journal of Geophysical Research* 113: G04011.
- GERGIS JL & AM FOWLER (2009) A history of ENSO events since A.D. 1525: Implications for future climate change. *Climate Change* 92: 343-387.
- GILLER PS & JHR GEE (1987) The analysis of community organization: The influence of equilibrium, scale and terminology. En: Gee JHR & PS Giller (eds) *Organization of communities past and present*: 519-542. Blackwell Science Publications, Oxford, England.
- GLANZ WE & PL MESERVE (1982) An ecological comparison of small mammal communities in California and Chile. En: Conrad CE & WC Oechel (eds) *Dynamics and management of Mediterranean-type ecosystems*: 220-226. U.S. Forest Service, Pac. SW Forest Range Experimental Station, General Technical Report PSW-58: 1-637. Berkeley, CA.
- GRENFELL BT, K WILSON, BF FINKENSTÄDT, TN COULSON, S MURRAY et al. (1998) Noise and determinism in synchronised sheep dynamics. *Nature* 394: 674-677.
- GUO Q, DB THOMPSON, TJ VALONE & JH BROWN (1995) The effects of vertebrate granivores and folivores on plant community structure in the Chihuahuan desert. *Oikos* 73: 251-259.
- GUTIÉRREZ JR (1993) The effect of water, nitrogen, and human-induced desertification on the structure of ephemeral plant communities in the Chilean coastal desert. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 337-344.
- GUTIÉRREZ JR (2001) Dynamics of ephemeral plants in the coastal desert of north-central Chile. En: Prakash I (ed) *Ecology of desert environments*: 105-124. Scientific Publishers, Jodhpur, India.
- GUTIÉRREZ JR, PL MESERVE, FM JAKSIC, LC CONTRERAS, S HERRERA & H VÁSQUEZ (1993) Dynamics and structure of vegetation in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Acta Oecologica* 14: 271-285.
- GUTIÉRREZ JR, PL MESERVE, LC CONTRERAS, H VÁSQUEZ & FM JAKSIC (1993b) Spatial distribution of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Porlieria chilensis* (Zygophyllaceae) shrubs in arid coastal Chile. *Oecologia* 95: 347-352.
- GUTIÉRREZ JR, PL MESERVE, S HERRERA, LC CONTRERAS & FM JAKSIC (1997) Effects of small mammals and vertebrate predators on vegetation

- in the Chilean semiarid zone. *Oecologia* 109: 398-406.
- GUTIÉRREZ JR & F BOZINOVIC (1998) Diet selection in captivity by a generalist herbivorous rodent (*Octodon degus*) from the Chilean coastal desert. *Journal of Arid Environments* 39: 601-607.
- GUTIÉRREZ JR & PL MESERVE (2000) Density and biomass responses of ephemeral plants to experimental exclusions of small mammals and their vertebrate predators in the Chilean arid zone. *Journal of Arid Environments* 45: 173-181.
- GUTIÉRREZ JR & PL MESERVE (2003) El Niño effects on the soil seed bank dynamics in north-central Chile. *Oecologia* 134: 511-517.
- GUTIÉRREZ JR, G ARANCIO & FM JAKSIC (2000) Variation in vegetation and seed bank in a Chilean semi-arid community affected by ENSO 1997. *Journal of Vegetation Sciences* 11: 641-648.
- GUTIÉRREZ JR, P. MESERVE & FM JAKSIC (2000b) Efectos de la corriente de El Niño en la biota terrestre de ecosistemas áridos de Sudamérica. En: Jimenez-Milon P, C Talavera-Delgado, L Villegas-Paredes, A Ortega-Paredes & F Villasante-Benavides (eds) *Ecología y desarrollo sostenible: Desafío de América Latina para el tercer milenio*: 91-94. Proceedings, IV Congreso Latinoamericano de Ecología, Industria Gráfica Regentus R.S. Ltda., Arequipa, Perú.
- GUTIÉRREZ JR, M HOLMGREN, R MANRIQUE & FA SQUEO (2007) Reduced herbivore pressure under rainy ENSO conditions could facilitate dryland reforestation. *Journal of Arid Environments* 168: 322-330.
- HEDGES LV, J GUREVITCH & PS CURTIS (1999) The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* 80: 1150-1156.
- HERBERT JM & RW DIXON (2002) Is the El Niño phenomenon changing as a result of global warming? *Physical Geography* 23: 196-211.
- HILBORN R, JA REDFIELD & CJ KREBS (1976) On the reliability of enumeration for mark and recapture census of voles. *Canadian Journal of Zoology* 54: 1019-1024.
- HOBBS RJ & HA MOONEY (2005) Invasive species in a changing world: The interactions between global change and invasives. En: Mooney HA, RN Mack, JA McNeely, LE Neville, PJ Schei & JK Waage (eds) *Invasive alien species: A new synthesis*: 310-331. Island Press, Washington, DC.
- HOFFMANN A (1989) *Flora silvestre de Chile: Zona central*. Segunda edición. Ediciones Fundación Claudio Gay, Santiago, Chile.
- HOLMGREN M (2002) Exotic herbivores as drivers of plant invasions and switch to ecosystem alternative states. *Biological Invasions* 4: 25-33.
- HOLMGREN M, MR AVILÉS, L SIERRALTA, AM SEGURA & ER FUENTES (2000) Why have European herbs so successfully invaded the Chilean matorral? Effects of herbivory, soil nutrients, and fire. *Journal of Arid Environments* 44: 197-211.
- HOLMGREN M, AM SEGURA & ER FUENTES (2000b) Limiting mechanisms in the regeneration of the Chilean matorral: Experiments on seedling establishment in burned and cleared mesic sites. *Plant Ecology* 147: 49-57.
- HOLMGREN M & M SCHEFFER (2001) El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems* 4: 151-159.
- HOLMGREN M, M SCHEFFER, E EZCURRA, JR GUTIÉRREZ & GMJ MOHREN (2001) El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 89-94.
- HOLMGREN M, P STAPP, CR DICKMAN, C GRACIA, S GRAHAM et al. (2006a) A synthesis of ENSO effects on drylands in Australia, North America and South America. *Advances in Geosciences* 6: 69-72.
- HOLMGREN M, P STAPP, CR DICKMAN, C GRACIA, S GRAHAM et al. (2006b) Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems. *Frontiers in Ecology & Environment* 4: 87-95.
- INOUE RS (1991) Population biology of desert annual plants. En: Polis GA (ed) *The ecology of desert communities*: 27-54. University of Arizona Press, Tucson, AZ.
- IPCC (2007) Impacts and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment. En: Parry ML, OF Canziani, JP Palutikof, PJ van der Linden, & CE Hanson (eds) *Report of the Intergovernmental Panel on Climatic Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- IRIARTE JA, GA LOBOS & FM JAKSIC (2005) Invasive vertebrate species in Chile and their control and monitoring by governmental agencies. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 143-154.
- JAKSIC FM (1998a) Vertebrate invaders and their ecological impacts in Chile. *Biodiversity Conservation* 7: 1427-1445.
- JAKSIC FM (1998b) *Ecología de los vertebrados de Chile*. Segunda edición. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- JAKSIC FM (2001) Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. *Ecography* 24: 241-250.
- JAKSIC FM, HW GREENE & JL YÁÑEZ (1981) The guild structure of a community of predatory vertebrates in central Chile. *Oecologia* 49: 21-28.
- JAKSIC FM, JE JIMÉNEZ, SA CASTRO & P FEINSINGER (1992) Numerical and functional response of predators to a long-term decline in mammalian prey at a semi-arid Neotropical site. *Oecologia* 89: 90-101.
- JAKSIC FM & I LAZO (1999) Response of a bird assemblage in semiarid Chile to the 1997-1998 El Niño. *Wilson Bulletin* 111: 527-535.
- JAKSIC FM & M LIMA (2003) Myths and facts on ratadas: Bamboo blooms, rainfall peaks and rodent outbreaks in South America. *Austral Ecology* 28: 237-251.

- JAKSIC FM, PL MESERVE, JR GUTIÉRREZ & E TABILO (1993) The components of predation on small mammals in semiarid Chile: Preliminary results. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 305-321.
- JAKSIC FM, SI SILVA, PL MESERVE & JR GUTIÉRREZ (1997) A long-term study of vertebrate predator responses to an El Niño (ENSO) disturbance in western South America. *Oikos* 78: 341-354.
- JAKSIC FM, E SILVA-ARÁNGUIZ & SI SILVA (2004) Fauna del Parque Nacional Bosque Fray Jorge: una revisión bibliográfica. En: Squeo FA, JR Gutiérrez & IR Hernández (eds) *Historia natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge*: 93-114. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.
- JIMÉNEZ JE, P FEINSINGER & FM JAKSIC (1992) Spatiotemporal patterns of an irruption and decline of small mammals in northcentral Chile. *Journal of Mammalogy* 73: 356-364.
- KAREIVA P, JG KINGSOLVER & RB HUEY (eds) (1992) *Biotic interactions and global change*. Sinauer Association, Sunderland, MA.
- KARR JR (1992) Bottom-up versus top-down regulation of vertebrate populations: Lessons from birds and fish. En: Hunter MD, T Ohgushi & PW Price (eds) *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*: 244-286. Academic Press, San Diego, CA.
- KELT DA, JH BROWN, EJ HESKE, PA MARQUET, SR MORTON, JRW REID, KA ROGOVIN & G SHENBROT (1996) Community structure of desert small mammals: Comparisons across four continents. *Ecology* 77: 746-761.
- KELT DA, PL MESERVE, KL NABORS, ML FORISTER & JR GUTIÉRREZ (2004a) Foraging ecology of small mammals in semiarid Chile: The interplay of biotic and abiotic effects. *Ecology* 85: 383-397.
- KELT DA, PL MESERVE, ML FORISTER, LK NABORS & JR GUTIÉRREZ (2004b) Seed predation by birds and small mammals in semiarid Chile. *Oikos* 104: 131-141.
- KELT DA, PL MESERVE & JR GUTIÉRREZ (2004c) Seed removal by small mammals, birds, and ants in semi-arid Chile, and comparisons with other systems. *Journal of Biogeography* 31: 931-942.
- KERLEY GIH & WG WHITFORD (1994) Desert-dwelling small mammals as granivores: Intercontinental variations. *Australian Journal of Zoology* 42: 543-555.
- KERR RA (2004) A few good climate shifters. *Science* 306: 599-601.
- KIRTMAN BP & PS SCHOPF (1998) Decadal variability in ENSO predictability and prediction. *Journal of Climate* 11: 2804-2822.
- KLEEMAN R & SB POWER (2000) Modulation of ENSO variability on decadal and longer time scales. En: Diaz HF & V Markgraf (eds) *El Niño and the Southern Oscillation: Multiscale variability and global and regional impacts*: 413-441. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- KOVATS RS, MJ BOUMA & A HAINES (1999) *El Niño and Health*. World Health Organization, WHO/SDE/PHE/99.4, Geneva, Switzerland.
- KREBS CJ, S BOUTIN, R BOONSTRA, ARE SINCLAIR, JNM SMITH, MRT DALE, K MARTIN & R TURKINGTON (1995) Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science* 269: 1112-1115.
- KRISTOFFERSEN AB, OC LINGJÆRDE, N CHR STENSETH & M SHIMADA (2001) Non-parametric modelling of non-linear density dependence: A three-species host-parasitoid system. *Journal of Animal Ecology* 70: 808-819.
- KUMMEROW J (1966) Contribución al conocimiento de las condiciones climáticas del bosque Fray Jorge. *Boletín Técnico* No. 24: 21-28, Facultad de Agronomía, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- KUNST C, S BRAVO, F MOSCOVICH, J HERRERA, J GODOY & S VÉLEZ (2003) Fecha de aplicación de fuego y diversidad de herbáceas en una sabana de *Elionorus muticus* (Spreng). O. Kuntze. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 105-115.
- LAAKE JL, ST BUCKLAND, DR ANDERSON & K P BURNHAM (1993) *DISTANCE users guide*. Version 2. Colorado Coop. Fish Wildlife Research Unit, Colorado State University, Fort Collins, CO.
- LAGOS VO (1993) Riesgo de predación y temperatura ambiental como determinantes del uso del espacio por *Octodon degus*: Un estudio de campo. Tesis de Magister, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- LAGOS VO, LC CONTRERAS, PL MESERVE, JR GUTIÉRREZ & FM JAKSIC (1995) Effects of predation risk on space use by small mammals: A field experiment with a Neotropical rodent. *Oikos* 74: 259-264.
- LATIF M, D ANDERSON, T BARNETT, M CANE, R KLEEMAN et al. (1998) A review of the predictability and prediction of ENSO. *Journal of Geophysic Research* 103: 14375-14393.
- LAZO A, C DE LE COURT & RC SORIGUER (1992) Evaluation of hare abundance allowed by their use of attraction points. *Z. Säugetierkunde* 57: 373-379.
- LEE ET (1980) *Statistical methods for survival data analysis*. Lifetime Learning Publications, Belmont, CA.
- LEIRS H, NC STENSETH, JD NICHOLS, JE HINES, R VERHAGEN & W VERHEYEN (1997) Stochastic seasonality and nonlinear density-dependent factors regulate population size in an African rodent. *Nature* 389: 176-180.
- LETNIC M, B TAMAYO & CR DICKMAN (2005) The responses of mammals to La Niña (ENSO) - associated rainfall, predation and wildfire in arid Australia. *Journal of Mammalogy* 86: 689-703.
- LETNIC M, CR DICKMAN, M TISCHLER, B TAMAYO & C-L BEH (2004) The responses of small mammals and lizards to post-fire succession and rainfall in arid Australia. *Journal of Arid Environments* 59: 85-114.
- LEWELLEN R H & SH VESSEY (1998) The effect of density dependence and weather on population

- size of a polyvoltine species: The importance of time scale. *Ecological Monographs* 68: 571-594.
- LEVIN SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- LIDICKER WZ JR (1991) In defense of a multifactor perspective in population ecology. *Journal of Mammalogy* 72: 631-635.
- LIDICKER WZ JR (1995) The landscape concept: Something old, something new. En: Lidicker WZ (ed) *Landscape approaches in mammalian ecology and conservation*: 3-19. University of Minnesota Press, Minneapolis, MN.
- LIKENS G (1989) *Long-term studies in ecology*. Springer-Verlag, New York.
- LIMA M (2001) The dynamics of natural populations: Feedback structures in fluctuating environments. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 317-329.
- LIMA M & FM JAKSIC (1998a) Delayed density-dependent and rainfall effects on reproductive parameters of an irruptive rodent in semiarid Chile. *Acta Theriologica* 43: 225-236.
- LIMA M & FM JAKSIC (1998b) Population dynamics of three Neotropical small mammals: Time series models and the role of delayed density-dependence in population irruptions. *Australian Journal of Ecology* 24: 25-34.
- LIMA M & FM JAKSIC (1998c) Population variability among three small mammal species in the semiarid Neotropics: The role of density-dependent and density-independent factors. *Ecography* 21: 175-180.
- LIMA M, JE KEYMER & FM JAKSIC (1999a) El Niño-southern-oscillation-driven rainfall variability and delayed density dependence cause rodent outbreaks in western South America: Linking demography and population dynamics. *American Naturalist* 153: 476-491.
- LIMA M, PA MARQUET & FM JAKSIC (1999b) El Niño events, precipitation patterns, and rodent outbreaks are statistically associated in semiarid Chile. *Ecography* 22: 213-218.
- LIMA M, MR JULLIARD, N CHR STENSETH & FM JAKSIC (2001a) Demographic dynamics of a neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): Feedback structure, predation and climatic factors. *Journal of Animal Ecology* 70: 761-775.
- LIMA M, NC STENSETH, NG YOCCOZ & FM JAKSIC (2001b) Demography and population dynamics of the mouse opossum (*Thylamys elegans*) in semi-arid Chile: Seasonality, feedback structure and climate. *Proceedings of the Royal Society London B* 268: 1-12.
- LIMA M, NCHR STENSETH & FM JAKSIC (2002a) Food web structure and climatic effects on the dynamics of small mammals and owls in semi-arid Chile. *Ecology Letters* 5: 273-284.
- LIMA M, NCHR STENSETH & FM JAKSIC (2002b) The population dynamics of a South American small rodent: Seasonal structure interacting with the role of climate, density-dependence and predator guild effects. *Proceedings of the Royal Society London B* 269: 2579-2586.
- LIMA M, MA PREVITALI & PL MESERVE (2006) Climate and small rodent dynamics in semiarid Chile: The role of lateral and vertical perturbations and intra-specific processes. *Climate Research* 30: 125-132.
- LOBOS G, M FERRES & RE PALMA (2005) Presencia de los géneros invasores *Mus* y *Rattus* en área naturales de Chile: Un riesgo ambiental y epidemiológico. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 113-124.
- LOEUILLE N & M GHIL (2004) Intrinsic and climatic factors in North-American animal population dynamics. *BMC Ecology* 4: 6.
- LOGAN JA, J RÉGNIÈRE & JA POWELL (2003) Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology & Environment* 1: 130-137.
- LÓPEZ DE CASENAVE J, VR CUETO & L MARONE (1998) Granivory in the Monte desert: Is it less intense than in other arid zones of the world? *Global Ecology & Biogeography Letters* 7: 197-204.
- LUBCHENCO J (1986) Relative importance of competition and predation: Early colonization by seaweeds in New England. En: Diamond J & TJ Case (eds) *Community ecology*: 537-555. Harper & Row, New York, NY.
- MANN ME, RS BRADLEY & MK HUGHES (2000) Long-term variability in the El Niño/Southern Oscillation and associated teleconnections. En: Diaz HF & V Markgraf (eds) *El Niño and the Southern Oscillation: Multiscale variability and global and regional impacts*: 357-412. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- MANRIQUE R, JR GUTIÉRREZ, M HOLMGREN & FA SQUEO (2007) Reduced herbivory during simulated ENSO rainy events increases native herbaceous plants in semiarid Chile. *Plant Ecology* 191: 21-31.
- MARES MA & ML ROSENZWEIG (1978) Granivory in North and South American deserts: Rodents, birds, and ants. *Ecology* 59: 235-241.
- MARONE L & ME HORNO (1997) Seed reserves in the central Monte Desert, Argentina: Implications for granivory. *Journal of Arid Environments* 36: 661-670.
- MARONE L, BE ROSSI & J LÓPEZ DE CASENAVE (1998) Granivore impact on soil seed reserves in the central Monte Desert, Argentina. *Functional Ecology* 12: 640-645.
- MARONE L, J LÓPEZ DE CASENAVE & VR CUETO (2000) Granivory in southern South American deserts: Conceptual issues and current evidence. *BioScience* 50: 123-132.
- MARTICORENA C & M QUEZADA (1985) *Catálogo de la flora vascular de Chile*. Gayana Botánica 42: 1-152.
- MARTÍNEZ DEL RÍO C, A SILVA, M HOURDEQUIN & RG MEDEL (1996) Seed dispersers as disease vectors: Bird transmission of mistletoe seeds to plant hosts. *Ecology* 77: 912-921.

- MCCARTY JP (2001) Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology* 15: 320-331.
- MCQUEEN DJ, JR POST & EJ MILLS (1986) Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences* 43: 1571-1581.
- MCQUEEN DJ, MRS JOHANNES, JR POST, TJ STEWART & DRS LEAN (1989) Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecological Monograph* 59: 289-309.
- MEDEL RG (1995) Convergence and historical effects in harvester ant assemblages of Australia, North America, and South America. *Biological Journal of the Linnean Society* 55: 29-44.
- MEDEL RG & RA VÁSQUEZ (1994) Comparative analysis of harvester ant assemblages of Argentinian and Chilean arid zones. *Journal of Arid Environments* 26: 363-371.
- MENGE BA (1995) Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: Patterns and importance. *Ecological Monograph* 65: 21-74.
- MESERVE PL (1981a) Resource partitioning in a Chilean semi-arid small mammal community. *Journal of Animal Ecology* 50: 745-757.
- MESERVE PL (1981b) Trophic relationships among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy* 62: 304-314.
- MESERVE PL & ER LE BOULENGÉ (1987) Population dynamics and ecology of small mammals in the northern Chilean semiarid region. En: Patterson BD & RM Timm (eds) *Studies in Neotropical mammalogy: Essays in honor of Philip Hershkovitz*: 413-431. *Fieldiana Zoology New Series* 39.
- MESERVE PL, RE MARTIN & J RODRÍGUEZ (1983) Feeding ecology of two Chilean caviomorphs in a central mediterranean savanna. *Journal of Mammalogy* 64: 322-325.
- MESERVE PL, RE MARTIN & J RODRÍGUEZ (1984) Comparative ecology of the caviomorph rodent *Octodon degus* in two Chilean mediterranean-type communities. *Revista Chilena de Historia Natural* 57: 79-89.
- MESERVE PL, EJ SHADRICK & DA KELT (1987) Diets and selectivity of two Chilean predators in the northern semi-arid zone. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 93-99.
- MESERVE PL, JR GUTIÉRREZ, LC CONTRERAS & FM JAKSIC (1993a) Role of biotic interactions in a semiarid scrub community in north-central Chile: A long-term ecological experiment. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 225-241.
- MESERVE PL, JR GUTIÉRREZ & FM JAKSIC (1993b) Effects of vertebrate predation on a caviomorph rodent, the degu (*Octodon degus*), in a semiarid thorn scrub community in Chile. *Oecologia* 94: 153-158.
- MESERVE PL, JA YUNGER, JR GUTIÉRREZ, LC CONTRERAS, WB MILSTEAD et al. (1995) Heterogeneous responses of small mammals to an El Niño Southern Oscillation in north-central semiarid Chile and the importance of ecological scale. *Journal of Mammalogy* 76: 580-595.
- MESERVE PL, JR GUTIÉRREZ, JA YUNGER, LC CONTRERAS & FM JAKSIC (1996) Role of biotic interactions in a small mammal assemblage in semiarid Chile. *Ecology* 77: 133-148.
- MESERVE PL, WB MILSTEAD, JR GUTIÉRREZ & FM JAKSIC (1999) The interplay of biotic and abiotic factors in a semiarid Chilean mammal assemblage: Results of a long-term experiment. *Oikos* 85: 364-372.
- MESERVE PL, WB MILSTEAD & JR GUTIÉRREZ (2001) Results of a food addition experiment in a north-central Chile small mammal assemblage: Evidence for the role of "bottom-up" factors. *Oikos* 94: 548-556.
- MESERVE PL, DA KELT, WB MILSTEAD & JR GUTIÉRREZ (2003) Thirteen years of shifting top-down and bottom-up control. *BioScience* 53: 633-646.
- MESERVE PL, DA KELT, WB MILSTEAD & JR GUTIÉRREZ (2004) Una investigación de largo plazo de la interacción de factores bióticos y abióticos en el Parque Nacional Bosque Fray Jorge. En: Squeo FA, JR Gutiérrez & IR Hernández (eds) *Historia natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge, Región de Coquimbo, Chile*: 135-159. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.
- MESERVE PL, JR GUTIÉRREZ, DA KELT, MA PREVITALI, A ENGILIS JR & WB MILSTEAD (2009) Global climate change and biotic-abiotic interactions in the northern Chilean semiarid zone: Potential long-term consequences of increased El Niños. En: Long JA & DS Wells (eds) *Ocean circulation and El Niño: New research*: 139-162. Nova Press, NY.
- MILLS LS, PC GRIFFIN, KE HODGES, K MCKELVEY, L RUGGIERO & T ULIZIO (2005) Pellet count indices compared to mark-recapture estimates for evaluating snowshoe hare density. *Journal of Wildlife Management* 69: 1053-1062.
- MILSTEAD WB (2000) The demographic and genetic structure of arid-land small mammal populations in north-central Chile: Rainfall, refuges and ratadas. Tesis Doctoral, Northern Illinois University, DeKalb, IL.
- MILSTEAD WB, PL MESERVE, A CAMPANELLA, MA PREVITALI, DA KELT & JR GUTIÉRREZ (2007) Spatial ecology of small mammal populations in north-central Chile: Role of precipitation and refuges. *Journal of Mammalogy* 88: 1532-1538.
- MINN AH (2002) Ecology of a reptile assemblage in a semiarid community in north-central Chile. Tesis de Magister, Northern Illinois University, DeKalb, IL.
- MITTELBAACH GG, CW OSENBURG & MA LEIBOLD (1988) Trophic relations and ontogenetic niche shifts in aquatic ecosystems. En: Ebenman B & L Persson (eds) *Size-structured populations*: 219-235. Springer-Verlag, Berlin.

- MORTON SR (1985) Granivory in arid regions: Comparison of Australia with North and South America. *Ecology* 66: 1859-1866.
- MUÑOZ M (1985) Flores del Norte Chico. Dirección de Bibliotecas, Municipalidad de La Serena, La Serena, Chile.
- MUÑOZ PC & E PISANO (1947) Estudio de la vegetación y flora de los Parques Nacionales de Fray Jorge y Talinay. *Agricultura Técnica (Chile)* 2: 71-190.
- MURRAY DL, JD ROTH, E ELLSWORTH, AJ WIRSING & TD STEURY (2002) Estimating low-density snowshoe hare populations using fecal pellet counts. *Canadian Journal of Zoology* 80: 771-781.
- MURRAY DL, E ELLSWORTH & A ZACK (2005) Assessment of potential bias with snowshoe hare fecal pellet-plot counts. *Journal of Wildlife Management* 69: 385-395.
- MURÚA R, LA GONZÁLEZ & M LIMA (2003) Second-order feedback and climatic effects determine the dynamics of a small rodent population in a temperate forest of South America. *Oecologia* 45: 19-24.
- MYSTERUD A, NC STENSETH, NG YOCCOZ, R LANGVATN & G STEINHEIM (2001) Nonlinear effects of large-scale climatic variability on wild and domestic herbivores. *Nature* 410: 1096-1099.
- NICHOLSON AJ (1993) The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 2: 132-178.
- OKSANEN L, SD FRETWELL, J ARRUDA & P NIEMELÄ (1981) Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist* 118: 240-261.
- OKSANEN L & T OKSANEN (2000) The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *American Naturalist* 155: 703-723.
- OSENBERG CW, O SARNELLE & SD COOPER (1997) Effect size in ecological experiments: The application of biological models in meta-analysis. *American Naturalist* 150: 798-812.
- OSTFELD RS & F KEESING (2000) Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 232-237.
- OSTFELD RS, CG JONES & JO WOLFF (1996) Of mice and mast: Ecological connections in eastern deciduous forests. *BioScience* 46: 323-330.
- OVALLE C, J ARONSON, J AVENDAÑO, R MENESES & R MORENO (1993) Rehabilitation of degraded ecosystems in central Chile and its relevance to the arid "Norte Chico". *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 291-303.
- PALOMARES F (2001) Comparison of 3 methods to estimate rabbit abundance in a Mediterranean environment. *Wildlife. Society Bulletin* 29: 578-585.
- PARKER JD, DE BURKEPILE & ME HAY (2006) Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions. *Science* 311: 1459-1461.
- PARMESAN C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climatic change. *Annual Review of Ecology & Systematics* 37: 637-669.
- PEARSON OP (1975) An outbreak of mice in the coastal desert of Peru. *Mammalia* 39: 375-386.
- PÉFAUR JE, JL YÁÑEZ & FM JAKSIC (1979) Biological and environmental aspects of a mouse outbreak in the semi-arid region of Chile. *Mammalia* 43: 313-322.
- PETERS RL & TE LOVEJOY (1992) Global warming and biological diversity. Yale University Press, New Haven, CT.
- POLIS GA (1999) Why are parts of the world green: Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* 86: 3-15.
- POLIS GA, RD HOLT, BA MENGE & KO WINEMILLER (1996) Time, space, and life history: Influences on food webs. En: Polis GA & KO Winemiller (eds) *Food webs: Integration of patterns and dynamics*: 435-460. Chapman and Hall, New York, NY
- POLIS GA, SD HURD, CT JACKSON & F SÁNCHEZ-PIÑERO (1997) El Niño effects on the dynamics and control of an island ecosystem in the Gulf of California. *Ecology* 78: 1884-1897.
- POTVIN C, MJ LECHOWICZ & S TARDIF (1990) The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology* 71: 1389-1400.
- POWELL TM (1989) Physical and biological scales of variability in lakes, estuaries, and the coastal ocean. En: Roughgarden J, RM May & SA Levin (eds) *Perspectives in ecological theory*: 157-176. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- PREVITALI MA (2006) Patterns and mechanisms of population dynamics of small mammals in semiarid Chile: The role of biotic and abiotic factors. Tesis Doctoral, Northern Illinois University, DeKalb, IL.
- PREVITALI MA, M LIMA, PL MESERVE, DA KELT & JR GUTIERREZ (2009) Population dynamics of two sympatric rodent species in a highly variable environment: The influence of rainfall, resource availability, and predation. *Ecology* 90: 1996-2006.
- PREVITALI MA, PL MESERVE, DA KELT, WB MILSTEAD & JR GUTIÉRREZ (2010) Effects of more frequent and prolonged El Niño events on life-history parameters of *Octodon degus*, a long-lived and slow-reproducing caviomorph rodent. *Conservation Biology* 24: 18-28.
- PULLIAM HR (1988) Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.
- RAJAGOPALAN B, U LALL & MA CANE (1997) Anomalous ENSO occurrences: An alternative view. *Journal of Climate* 10: 2351-2357.
- REED AW, GA KAUFMAN & BK SANDERCOCK (2007) Demographic response of a grassland rodent to environmental variability. *Journal of Mammalogy* 88: 982-988.

- REICH PB, BA HUNGATE & Y LUO (2006) Carbon-nitrogen interactions in terrestrial ecosystems in response to rising atmospheric carbon dioxide. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics* 37: 611-636.
- RISSEY PG (1991) Long-term ecological research: An international perspective. SCOPE, Vol. 47. ICSU, Wiley, New York.
- RISSEY PG, T ROSSWALL & RG WOODMANSEE (1988) Spatial and temporal variability of biospheric and geospheric processes: A summary. En: Rosswall T, RG Woodmansee & PG Risser (eds) Scales and global change: 1-10. *Science Communication Prob. Environment (SCOPE)*, J. Wiley & Sons, New York.
- ROUGHGARDEN J & J DIAMOND (1986) Overview: The role of species interactions in community ecology. En: Diamond J & TJ Case (eds) *Community ecology*: 333-343. Harper & Row, New York, NY.
- ROYAMA T (1992) Analytical population dynamics. Chapman and Hall, London, UK.
- SÆTHER B-E, J TUFTO, S ENGEN, K JERSTAD, OW ROSTAD & JE SKATAN (2000) Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird. *Science* 287: 854-856.
- SAGE RD, OP PEARSON, J SANGUINETTI & AK PEARSON (2007) Ratada 2001: A rodent outbreak following the flowering of bamboo (*Chusquea culeou*) in southwestern Argentina. En: Kelt DA, EP Lessa, J Salazar-Bravo & JL Patton (eds) *The quintessential naturalist: Honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson*: 177-224. University of California Publications in Zoology 134, Berkeley, CA.
- SALVATORI V, G VAGLIO-LAURIN, PL MESERVE & L BOITANI (1999) Spatial organization, activity, and social interactions of culpeo foxes in north-central Chile. *Journal of Mammalogy* 80: 711-719.
- SAS[®] INSTITUTE INC (1990a) SAS/STAT[®] User's Guide, Version 6, Volume 1. Cuarta edición. Cary, NC.
- SAS[®] INSTITUTE INC (1990b) SAS/STAT[®] User's Guide, Version 6, Volume 2. Cuarta edición. Cary, NC.
- SAS[®] INSTITUTE INC (1996) SAS/STAT[®] Software. Changes and enhancements through release 6.11. Cary, NC.
- SAX DF (2002) Native and naturalized plant diversity are positively correlated in scrub communities of California and Chile. *Diversity & Distributions* 8: 193-210.
- SCHOENER TW (1986) Mechanistic approaches to community ecology: A new reductionism? *American Zoology* 26: 81-106.
- SCHMITZ OJ, PA HAMBÄCK & AP BECKERMAN (2000) Trophic cascades in terrestrial systems: A review of the effects of carnivore removals on plants. *American Naturalist* 115: 141-153.
- SCHNEIDER DC (2001) The rise of the concept of scale in ecology. *BioScience* 51: 545-553.
- SCHNURR JL, RS OSTFELD & CD CANHAM (2001) Direct and indirect effects of masting on rodent populations and tree seed survival. *Oikos* 96: 402-410.
- SCHOFIELD CJ & EH BUCHER (1986) Industrial contribution to desertification in South America. *Trends in Ecology and Evolution* 1: 78-80.
- SILVA SI, I LAZO, E SILVA-ARÁNGUIZ, FM JAKSIC, PL MESERVE & JR GUTIÉRREZ (1995) Numerical and functional response of burrowing owls to long-term mammal fluctuations in Chile. *Journal of Raptor Research* 29: 250-255.
- SINCLAIR ARE (1989) Population regulation of animals. En: Cherrett JM (ed) *Ecological concepts*: 197-241. Blackwell Scientific Publications, Londres, Inglaterra.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) *Biometry*. Segunda edición. WH Freeman and Company, San Francisco, California, USA.
- SQUEO FA, JR GUTIÉRREZ & IR HERNÁNDEZ (2004) Historia natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.
- SQUEO F A, Y TRACOL, D LÓPEZ, JR GUTIÉRREZ, AM CÓRDOVA & JR EHLERINGER (2006) ENSO effects on primary productivity in southern Atacama desert. *Advances in Geosciences* 6: 273-277.
- S-PLUS (2000) Guide to statistics, Volume 1. Data Analysis Products Division, MathSoft, Seattle, WA.
- STAPP P & GA POLIS (2003) Influence of pulsed resources and marine subsidies on insular rodent populations. *Oikos* 102: 111-123.
- STENSETH NCHR (1999) Population cycles in voles and lemmings: Density-dependence and phase dependence in a stochastic world. *Oikos* 87: 427-461.
- STENSETH NCHR, W FALCK, ON BJØRNSTAD & CJ KREBS (1997) Population regulation in snowshoe hare and Canadian lynx: Asymmetric food web configurations between hare and lynx. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94: 5147-5152.
- STENSETH NCHR, A MYSTERUD, G OTTERSEN, JW HURRELL, K-S CHAN & M LIMA (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297: 1292-1296.
- STENSETH NCHR, G OTTERSEN, JW HURRELL, A MYSTERUD, M LIMA, K-S CHAN, NG YOCCOZ & B ÅDLANDSVIK (2003) Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: The North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society London B* 270: 2087-2096.
- STENSETH NCHR, K-S CHAN, G TAVECCHIA, T COULSON, A MYSTERUD, TH CLUTTON-BROCK & B GRENFELL (2004) Modelling non-additive and nonlinear signals from climatic noise in ecological time-series: Soay sheep as an example. *Proceedings of the Royal Society London, Series B* 271: 1985-1993
- STRAUSS SY (1991) Indirect effects in community ecology: Their definition, study and importance. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 206-210.

- TAITT MJ & CJ KREBS (1983) Predation, cover, and food manipulations during a spring decline of *Microtus townsendii*. *Journal of Animal Ecology* 52: 837-848.
- THOMAS L, JL LAAKE, S STRINDBERG, FFC MARQUES, ST BUCKLAND et al. (2006) Distance 5.0. Release 2. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of Saint Andrews, UK. URL: <http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance/>.
- TIMMERMANN A, J OBERHUBER, A BACHER, M ESCH, M LATIF & E ROECKNER (1999) Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature* 398: 694-697.
- TORRES-CONTRERAS H & F BOZINOVIC (1997) Food selection in an herbivorous rodent: Balancing nutrition and thermoregulation. *Ecology* 78: 2230-2237.
- TURCHIN P (1995) Population regulation: Old arguments and a new synthesis. En: Capuccino N & PW Price (eds) *Population dynamics: New approaches and synthesis*: 19-40. Academic Press, San Diego, CA.
- TURCHIN P (2003) *Complex population dynamics: A theoretical/empirical synthesis*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- TURCHIN P & GO BATZLI (2001) Availability of food and the population dynamics of arvicoline rodents. *Ecology* 82: 1521-1534.
- VALONE TJ & JH BROWN (1996) Desert rodents: Long-term responses to natural changes and experimental manipulations. En: Cody ML & JA Smallwood (eds) *Long-term studies of vertebrate communities*: 555-583. Academic Press, New York, NY.
- VÁSQUEZ RA, RO BUSTAMANTE & JA SIMONETTI (1995) Granivory in the Chilean matorral: Extending the information on arid zones of South America. *Ecography* 18: 403-409.
- VELOSO C & F BOZINOVIC (1993) Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. *Ecology* 74: 2003-2010.
- VELOSO C & F BOZINOVIC (2000) Effect of food quality on the energetics of reproduction in a precocial rodent, *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy* 81: 971-978.
- VIDIELLA PE, JJ ARMESTO & JR GUTIÉRREZ (1999) Vegetation change and sequential flowering after rain in the southern Atacama desert. *Journal of Arid Environments* 43: 449-458.
- VILLALBA R (1994) Climatic fluctuations in mid-latitudes of South America during the last 1,000 years: Their relationships to the Southern Oscillation. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 453-461.
- VON ENDE CN (2001) *Repeated measures analysis: Growth and other time-dependent measures*. En: Scheiner SM & J Gurevitch (eds) *Design and analysis of ecological experiments*: 134-157. Segunda edición, Oxford University Press, New York, NY.
- VUCETICH JA & RO PETERSON (2004) The influence of top-down, bottom-up and abiotic factors on the moose (*Alces alces*) population of Isle Royale. *Proceedings of the Royal Society London B* 271: 183-189.
- WALTHER GR, E POST, P CONVEY, A MENZEL, C PARMESAN et al. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- WALTHER GR, L HUGHES, P VITOUSEK & NCHR STENSETH (2005) Consensus on climate change. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 648-649.
- WARA MW, A RAVELO, AC & ML DELANEY (2005) Permanent El Niño-like conditions during the Pliocene warm period. *Science* 309: 758-761.
- WATKINSON AR & WJ SUTHERLAND (1995) Sources, sinks, and pseudo-sinks. *Journal of Animal Ecology* 64: 126-130.
- WESSMAN CA (1992) Spatial scales and global changes: Bridging the gap from plots to GCM grid cells. *Annual Review of Ecology & Systematics* 23: 175-200.
- WIENS JA (1986) Spatial scale and temporal variation in studies of shrub steppe birds. En: Diamond J & TJ Case (eds) *Community ecology*: 154-172. Harper & Row, New York, NY.
- WIENS JA (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- WIENS JA, JF ADDICOTT, TJ CASE & J DIAMOND (1986) Overview: The importance of spatial and temporal scale in ecological investigations. En: Diamond J & TJ Case (eds) *Community ecology*: 145-153. Harper & Row, New York, NY.
- WHITE GC & KP BURNHAM (1999) Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Studies* 46 (supplement): 120-139.
- WHITFORD WG (1993) Animal feedbacks in desertification: An overview. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 243-251.
- WOLFINGER R & M CHANG (1995) Comparing the SAS[®] GLM and Mixed Procedures for Repeated Measures. *SUGI Proceedings* 1995: 1-11.
- WOODMANSEE RG (1988) Ecosystem processes and global change. En: Rosswall T, RG Woodmansee & PG Risser (eds) *Scales and global change*: 11-27. John Wiley & Sons, New York, NY.
- YUNGER JA, PL MESERVE & JR GUTIÉRREZ (2002) Small mammal foraging behavior: Mechanisms for coexistence and implication for population dynamics. *Ecological Monographs* 72: 561-577.
- YUNGER JA, PL MESERVE & JR GUTIÉRREZ (2007) Effects of biotic interactions on spatial behavior of small mammals in a semiarid community in north-central Chile. En: Kelt DA, EP Lessa, J Salazar-Bravo & JL Patton (eds) *Festschrift in honor of Oliver P. Pearson*: 141-164. University of California Publications in Zoology 134. Berkeley, CA.