

Umbrales de germinación de plantas anuales de la Prepuna y su respuesta a diferentes niveles de precipitación simulada

Germination thresholds of annual plants in the Prepuna and their response to different levels of simulated precipitation

Ramiro Pablo López

Herbario Nacional de Bolivia
Cota Cota, calle 27, Campus Universitario, s/n
Correo electrónico: rplopez@ceibo.entelnet.bo
La Paz - Bolivia

Resumen

En un experimento de germinación anterior se había establecido un umbral de germinación de 40 mm y la no existencia de correlación entre la fracción de germinación y la cantidad de lluvia para el caso de plantas anuales de verano prepuneñas. Sin embargo, observaciones de campo y resultados de otros estudios apuntan a que estas dos variables sí parecen estar correlacionadas y el primer resultado podría haberse debido a un artefacto experimental. Así, se llevaron a cabo dos ensayos de germinación con condiciones experimentales mejoradas para verificar los resultados mencionados. En uno de los ensayos se emplearon cinco especies que fueron sometidas a niveles de lluvia simulada de 25, 40 y 70 mm. En el otro ensayo se utilizaron suelos traídos de la Prepuna, a los que se aplicaron cinco niveles de riego: 15, 25, 40, 60 y 90 mm. El umbral de respuesta parece situarse en torno a los 40 mm, como ya lo sugería el experimento anterior. Un umbral de germinación alto parece ser la respuesta adecuada de las especies anuales de verano a su ambiente, visto que germinan en la época caliente del año. Además, los resultados obtenidos sugieren que la fracción de germinación sí está correlacionada con la cantidad de lluvia y que existe una respuesta al agua que en general es especie-específica. Estas dos últimas constataciones experimentales están de acuerdo con observaciones de campo y con las respuestas de los bancos de semillas de otros ambientes áridos del planeta. Una respuesta especie-específica y la posesión de una reserva de semillas más o menos grande en el suelo son atributos que facilitan la coexistencia de diferentes especies de anuales de ambientes áridos, ya que permiten la ocupación de distintos nichos temporales.

Palabras clave: Umbrales de germinación, fracción de germinación, anuales de verano.

Abstract

In a previous germination experiment it was established that Prepuna summer annual species had a response threshold of 40 mm and that germination fraction and amount of rainfall were not correlated. However, field observations and results of other studies suggest that such correlation really exists, and thus the first results could have been experimental artifacts. Consequently, it was decided to carry out two different germination assays but with improved experimental conditions in order to test the previous results. In one of the assays, five species were employed which were subjected to three levels of simulated precipitation: 25, 40, and 70 mm. In another germination assay, five irrigation levels were applied to

Prepuna surface soils: 15, 25, 40, 60, and 90 mm. The response threshold seems to be located around 40 mm, as was established in a previous experiment. A high germination threshold seems to be the proper response to their environment in the case of summer annuals, since they germinate in the hot season. Furthermore, these results suggest that germination is positively correlated with the amount of rainfall and that there is a species-specific response to water. This agrees with field observations and with the response to water of soil seed banks from other deserts. A species-specific response and the possession of a seed reserve in the soil are attributes that enable the coexistence of different species of desert annuals by allowing them to preempt different temporal niches.

Key words: Germination thresholds, germination fraction, summer annuals.

Introducción

Las plantas anuales de ambientes áridos germinan sólo como respuesta a cantidades de lluvia que alcanzan un cierto límite. Este límite se conoce como el umbral de germinación o de respuesta. Sus valores van desde los 10 hasta los 40 mm (Went 1948, 1949; Tevis 1958; Mott 1972, 1974; Beatley 1974, Freas & Kemp 1989, Vidiella & Armesto 1989, Vidiella *et al.* 1999).

Para el caso de uno de los ambientes semiáridos de Bolivia, la Prepuna, en un primer ensayo se estableció preliminarmente que el umbral de germinación se situaba en 40 mm (López 1999). Además, los resultados del mismo ensayo indicaron que aparentemente no había un incremento en la fracción de germinación (i.e., la proporción de la reserva de semillas que germina) con el aumento en la cantidad de precipitación, una vez superado el umbral germinativo. Sin embargo, observaciones de campo sugieren otra cosa. Noté que en años más lluviosos, la cobertura de hierbas (anuales, principalmente) era mayor. Además, diferentes estudios señalan que existe correlación entre la cantidad de lluvia registrada y la fracción de germinación (p. ej., Freas & Kemp 1989, Polis *et al.* 1997, Gutiérrez *et al.* 2000). Todo esto me llevó a pensar que las condiciones del experimento mediante el cual establecí esas conclusiones preliminares pudieron haber influido en el resultado. De hecho, las macetas empleadas en el ensayo fueron muy poco profundas (4 cm) y tenían drenaje. Ello no permitió que la capacidad de campo, condición importante para la germinación

de las semillas (Mott 1974), se mantuviera durante todo el ensayo. Esto muy probablemente impidió que la dinámica del agua de los suelos en condiciones naturales se reprodujera más o menos fielmente. De este modo, pensé en llevar a cabo dos ensayos de germinación pero con condiciones experimentales que recreasen mejor la dinámica natural del agua, uno con semillas de algunas especies y otro con suelos traídos de la región de interés.

El objetivo de este trabajo fue corroborar el umbral de germinación de las anuales prepuneñas y monitorear su respuesta ante cantidades de lluvia cada vez mayores.

El trabajo se insertó en el marco de tres hipótesis: 1) El umbral de respuesta de las anuales de desiertos con lluvias de verano es mayor que el que se produce en desiertos con lluvias invernales, debido a que la germinación se produce en la estación caliente; 2) la fracción de germinación aumenta con el incremento en la precipitación, y 3) las especies responden de manera individualista, del mismo modo en que lo hacen cuando se consideran otros aspectos de su historia vital.

Métodos

Los dos ensayos que se describen a continuación se llevaron a cabo en la zona sur de la ciudad de La Paz (16° 30' S, 68° 15' W, 3360 m), el primero en noviembre de 1999 y el segundo en octubre de 2000, es decir, en meses calientes. La germinación de las semillas de las anuales prepuneñas se produce en la época más caliente del año.

Ensayo con especies

Las especies con las cuales se trabajó fueron *Pectis sessiliflora* (Less.) Sch.Bip., *Heterosperma tenuisecta* (Griseb.) Cabrera (ambas Compositae), *Aristida adscensionis* L., *Eragrostis nigricans* (Kunth) Steud. (Gramineae) y *Lepidium aletes* J.F. Macbr., una Cruciferae. En lo sucesivo se emplean predominantemente sólo los nombres genéricos para referirse a las especies. Las semillas se recolectaron de plantas situadas en distintas localidades de la Prepuna superior (ca. 3.000 m). Nótese que al trabajarse con semillas recién producidas, estamos tratando con el banco de semillas transitorio (*sensu* Thompson & Grime 1979). La Prepuna boliviana es una comunidad vegetal de afinidades chaqueñas y ha sido descrita en otros artículos (López 2000, López & Beck, en prensa). Se eligieron estas especies simplemente porque se trataba de anuales que ya contaban con frutos maduros en el momento de la recolección. Las anuales son el componente más importante de las reservas de semillas del suelo.

Se impuso a las semillas un tratamiento de frío de -1°C por 6-7 horas cada día durante 30 días consecutivos. Posteriormente, las semillas fueron sometidas a un tratamiento de calor entre octubre y noviembre, que consistió en dejarlas a la intemperie, en torno al mediodía, 3-4 horas por 21 días no consecutivos a temperaturas de 30 o más grados a nivel del suelo. Este procedimiento apuntó a recrear de alguna manera las condiciones naturales a las que se ven expuestas las semillas de la Prepuna luego de su dispersión. El resto del tiempo las semillas se mantuvieron a temperaturas de 15-18 $^{\circ}\text{C}$.

Se emplearon tres tratamientos de riego: 25, 40 y 70 mm. Estos se eligieron porque en varios desiertos el umbral de germinación es de 25 mm, y 40 mm fue la cantidad mínima de agua que indujo germinación en semillas de la Prepuna en el primer ensayo (López 1999). La cantidad de 70 mm permitiría verificar la influencia sobre las semillas de cantidades de precipitación superiores al umbral de germinación.

Las semillas se sembraron en suelo arenoso contenido en macetas plásticas de 8 cm de diámetro

por 12 cm de profundidad, esto es, tres veces más profundas que las macetas utilizadas en el primer ensayo de este tipo (López 1999); además, las macetas carecían de poros de drenaje de modo que se mantuvo toda el agua añadida. De esta manera, se simuló mejor la recarga natural de humedad de los horizontes de suelo superficiales. Adicionalmente, el color blanco de las macetas minimizó el calentamiento lateral.

El agua de riego trató de aplicarse, tanto como se pudo, en un único evento de lluvia simulada, para imitar el efecto de lluvias naturales individuales con valores de precipitación equiparables a los empleados en este experimento y para evitar ciclos húmedos-secos de la superficie del suelo. Esto fue posible para el tratamiento de 25 mm, pero para los de 40 y 70 se necesitaron tres y cinco eventos, respectivamente, en igual número de días, ya que los suelos se saturaban de agua. Sin embargo, entre riego y riego el suelo permaneció cerca de la capacidad de campo, lo que impidió el desecamiento de su superficie.

Para el caso de *Pectis sessiliflora* hubo cuatro réplicas, cada una con 20 semillas. Para *Heterosperma tenuisecta* y *Aristida adscensionis* se emplearon tres réplicas con 15 semillas cada una; solamente dos réplicas, cada una con 16 semillas, para *Eragrostis nigricans* y dos repeticiones, cada una de las cuales contenía 11 semillas, en el caso de *Lepidium aletes*.

Las macetas se dispusieron en siete columnas y seis filas. La ubicación de cada recipiente se obtuvo al azar. El número de plantas emergidas (criterio que clasificó a una semilla como germinada) se registró hasta el quinto día posterior a la finalización del riego respectivo. Después de ese momento no hubo emergencias.

Para determinar la existencia de diferencias en la germinación entre los diferentes niveles de precipitación simulada, se utilizó el análisis de varianza no paramétrico de una vía (prueba de Kruskal-Wallis, Zar 1974) en vista de la escasa replicación. Pruebas *a posteriori* para casos no-paramétricos (Zar 1974) se efectuaron cuando se obtuvieron resultados significativos.

Ensayos con muestras de suelo

En marzo de 2000 se tomaron muestras de suelo de diferentes localidades de la Prepuna superior las cuales se mezclaron completamente. Las semillas contenidas en los suelos representaban el banco persistente (*sensu* Thompson & Grime 1979), ya que fueron tomadas después del período de germinación del año en cuestión. En 50 macetas de las mismas características del ensayo anterior, sobre un sustrato de arena se colocaron los suelos, cuya altura o espesor se fijó en cinco centímetros. Se establecieron cinco tratamientos: 15, 25, 40, 60 y 90 mm de lluvia simulada, que se dispusieron en un diseño de bloques completamente al azar. Hubo 10 réplicas por tratamiento. El riego se aplicó en dosis diarias que mantuvieron el suelo cerca de su capacidad de campo. Las observaciones se realizaron hasta cinco días después de la conclusión de cada tratamiento, después de lo cual no se verificaron nuevas emergencias. Las diferencias entre tratamientos se evaluaron mediante análisis de varianza paramétrico, pero con previa transformación raíz cuadrada de los datos, la cual tiende a normalizarlos, añadiendo la cantidad 0,5 a cada uno de los mismos antes de extraerles la raíz

(Sokal & Rohlf 1969). Se prefirió en este caso un análisis paramétrico dada la mayor cantidad de replicación respecto al ensayo anterior y la mayor robustez de este tipo de análisis comparado con los noparamétricos.

Resultados

Ensayo con especies

Las especies del experimento parecen responder de modo distinto al riego (Tabla 1). Para el caso de *Pectis* se produjeron diferentes fracciones de germinación (prueba de Kruskal-Wallis: $H=9.22$; $P < 0.05$). El tratamiento de 70 mm produjo una mayor proporción de germinación mientras que si bien hay diferencia entre los tratamientos de 25 y 40, ésta no es estadísticamente significativa ($q = 2.654$ vs. $q_{0.05,\infty,p} = 2.772$). Se registró un umbral de respuesta muy leve en torno a los 25 mm. La fracción de germinación aumentó con los tratamientos mayores, pero a 40 mm ya un 30% de las semillas había germinado.

Para *Heterosperma* se registró también una diferencia significativa entre los niveles del tratamiento ($H=7.35$; $P < 0.05$), y las pruebas *a posteriori* muestran que todos los niveles difieren

Tabla 1: Número de plántulas emergidas en respuesta a tres tratamientos de riego. Cada valor se refiere a una réplica. El número en paréntesis que acompaña al nombre de cada especie representa el total de semillas por réplica. El número en paréntesis colocado en cada casilla indica la fracción de germinación, expresada en porcentaje, de las cinco especies en cada uno de los niveles del tratamiento. Este valor se obtuvo combinando las réplicas.

Especies	Tratamiento (riego, en mm)		
	25	40	70
<i>Pectis sessiliflora</i> (20)	5, 0, 0, 2 (8,75)	3, 8, 7, 5 (28,7)	11, 13, 13, 13 (62,5)
<i>Heterosperma tenuisepta</i> (15)	2, 2, 1 (11,1)	7, 9, 6 (48,9)	11, 10, 11 (71,1)
<i>Aristida adscensionis</i> (15)	0, 1, 1 (4,4)	5, 6, 6 (37,8)	4, 7, 6 (37,8)
<i>Eragrostis nigricans</i> (16)	0, 0	0, 2 (6,2)	2, 1 (9,4)
<i>Lepidium aletes</i> (11)	0, 0	0, 0	8, 8 (72,7)

entre sí. De cualquier modo, esta respuesta es análoga a la de *Pectis*, aunque a 40 mm ya se produjo emergencia del 50% de las semillas de *Heterosperma*.

En el caso de *Aristida* no hay diferencia al nivel de significación del 5% pero sí al de 10% ($H=5.57$; $P < 0.10$). Esto sugiere que su umbral de respuesta se localiza alrededor de 40 mm y que no hay diferencias ante lluvias mayores. Esta respuesta semeja a la encontrada en el banco de semillas del primer ensayo germinativo de este tipo (López 1999).

Eragrostis no mostró diferencias entre los tres niveles de riego ($H=2.61$; $P > 0.10$). Esta especie parece no presentar un umbral de germinación en el rango de precipitación utilizado, o bien podría mostrar latencia innata (*sensu* Harper 1977), mediante la cual una fracción constante pero pequeña del banco de semillas germina independientemente de la cantidad de lluvia. A este respecto, es interesante mencionar que

Eragrostis nigricans es uno de los componentes más importantes del banco de semillas persistente de la Prepuna boliviana.

Finalmente, para *Lepidium* existen diferencias significativas al nivel de significación de 10% ($H=5.04$; $P < 0.10$). Esta crucífera parece tener una respuesta del tipo “todo o nada”, produciendo una alta fracción de germinación una vez que se alcanza su umbral de germinación.

Ensayo con suelos

El umbral de germinación observado parece quedar claramente delimitado a partir de los 40 mm. Debajo de esa cantidad no se produjo emergencia alguna (Tabla 2a). Por otro lado, la aplicación de los distintos niveles de riego provocó diferencias significativas en la respuesta de la reserva de semillas: a mayor precipitación hubo más emergencias (Tabla 2b). El tratamiento con 90 mm difiere estadísticamente de todos los demás

Tabla 2: a) Número de plántulas y error estándar cinco días después de la finalización del riego en cada uno de los niveles del tratamiento. Valores de densidad extrapolados a plántulas por metro cuadrado. Letras distintas indican diferencias significativas (análisis de Tukey). Una muestra mayor habría seguramente detectado significación estadística entre 40 y 60 mm y entre 40 y los niveles más bajos de riego. b) Análisis de varianza.

a)

Precipitación (mm)	15 (a)	25 (a)	40 (a)(b)	60 (b)	90 (c)
Plántulas/m ² (media)	0	0	80	278	577
Error estándar	0	0	32.5	89.9	140.3

b)

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F
Tratamiento (riego)	4	8.281	2.070	18.16 **
Bloques	9	1.305	0.145	1.27 NS
Error	36	4.094	0.114	
Total	49	13.68		

$$F_{0,05(4,36)} = 2,63$$

** = muy significativo

NS = no significativo

(prueba de Tukey; $\alpha = 0,05$; Tabla 2a) y, aunque no hay diferencia significativa entre 60 y 40 mm (posiblemente una muestra mayor sí la habría detectado), se aprecia que la tendencia es a un aumento de la fracción de germinación con el aumento en la cantidad de agua añadida.

Discusión

Parecen existir diferencias en las respuestas al agua de las especies estudiadas (Tabla 1). Para el caso de *Pectis*, los resultados sugieren que ya a partir de 40 mm se alcanza una proporción germinada importante. Otro tanto ocurre con *Heterosperma*, que ya con 40 mm produjo una fracción de germinación del 50%. En cuanto a *Aristida*, la proporción de germinación no fue importante ni siquiera con 70 mm. *Eragrostis* mostró la respuesta menos sensible, siendo la emergencia en todos los casos muy pequeña. La mayor parte de las semillas de *Lepidium* germinaron con 70 mm. No podemos estar seguros de que las respuestas al agua de las especies estudiadas sean precisamente las obtenidas, dado el bajo nivel de replicación. Sin embargo, los resultados sugieren que sí existe una respuesta especie-específica. Esto es compatible con observaciones hechas en terreno y con resultados de otros estudios (p. ej., Pake & Venable 1996, Gutiérrez *et al.* 2000).

Por otro lado, parece ser que el umbral de germinación de las anuales de la Prepuna se ubica por encima de los 25 mm y en realidad en torno a los 40 mm, como lo demuestran el primer ensayo germinativo mencionado (López 1999) y el experimento con suelos del presente estudio. Pese a que puede ocurrir incipiente germinación en algunas especies (e.g., *Heterosperma* y *Pectis*) ya a los 25 mm, es recién a partir de los cuarenta mm que aparentemente se produce una importante fracción germinativa. Es posible que las semillas que responden a estímulos hídricos muy por debajo de 40 mm (algo que se puede esperar dada la gran variabilidad fenológica y genotípica de las plantas) no lleguen a formar individuos adultos. De esta manera, este estudio respalda ulteriormente la hipótesis de que en la Prepuna (y probablemente

en otros desiertos con lluvias de verano) las plantas anuales tienen umbrales de germinación relativamente altos.

Naturalmente, el umbral de germinación en torno a los 40 mm, que en este caso estamos generalizando a las anuales de la Prepuna, tiene lugar más concretamente en las especies que poseen el umbral de respuesta más bajo (como las dos compuestas en el caso del ensayo con especies de este estudio). Cada especie responde de manera individualista a los diferentes desafíos de su existencia, y el umbral de germinación no parece ser una excepción.

Ahora bien: ¿cómo se interpreta este umbral de germinación de 40 mm en términos naturales? En la Prepuna son muy raras las precipitaciones individuales que alcanzan esa magnitud. Ello supone que la reserva de semillas necesita dos o más precipitaciones para atingir el umbral. Las lluvias no deben estar separadas unas de otras por períodos muy largos, ya que los períodos sin lluvia suelen ser muy calurosos y consiguientemente el déficit de presión de vapor muy elevado. De esta manera, una gran cantidad de agua retorna a la atmósfera y no puede ser aprovechada por la planta. En consecuencia, un umbral de germinación alto permite a las semillas del banco germinar sólo cuando los horizontes del suelo han sido recargados de humedad tanto como para permitir el reabastecimiento de la superficie del suelo, donde se encuentra la mayor parte del banco de semillas, aún en períodos posteriores muy calientes.

Finalmente, parece que el banco de semillas prepuneño reacciona con una respuesta de tipo predictivo (*sensu* Cohen 1967, Venable & Lawlor 1980), es decir, existe correlación entre la fracción de germinación y la calidad del ambiente que albergará a los individuos adultos. Manteniendo otras variables constantes, la calidad del ambiente es mayor en años más lluviosos. No obstante, también influyen la temperatura (que en este caso fue adecuada) y los factores bióticos (densidad de los individuos adultos). La mayor cantidad de individuos que emergen ante precipitaciones mayores no solamente proviene de más semillas germinadas de especies que ya respondieron a valores de lluvia menores, sino también, y

probablemente de manera predominante, de semillas de especies con umbrales de germinación más altos (como *Lepidium* en el ensayo con especies). Estos resultados son consistentes con observaciones de campo y con la mayoría de los estudios y observaciones que parecen apuntar a una respuesta de tipo predictivo (e.g., Freas & Kemp 1989; Gutiérrez et al. 1993, 2000; Polis et al. 1997, Marone et al. 2000).

De esta manera, se puede adelantar (*cf.* Gutiérrez et al. 2000) que en años con diferentes intensidades lluviosas encontraremos una composición florística distinta de plantas anuales. Parece posible que una respuesta diferencial de las especies de anuales a las lluvias, unida a la posesión de una reserva de semillas persistente, favorece su coexistencia en un mismo ambiente (Gutiérrez & Whitford 1987, Chesson & Huntly 1989; Pake & Venable 1995, 1996). Sería muy productivo llevar a cabo estudios de la fisiología de la germinación de anuales de nuestros ambientes áridos para conocer qué mecanismos explican estas respuestas (con toda probabilidad más de uno) y cuál de ellos predomina.

Referencias

- Beatley, J.C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystems. *Ecology* 55: 856-863.
- Chesson, P. & N. Huntly. 1989. Short-term instabilities and long-term community dynamics. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 293-298.
- Cohen, D. 1967. Optimizing reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between the conditions at the time a choice has to be made and the subsequent outcome. *Journal of Theoretical Biology* 16:1-14.
- Freas, K.E. & P.R. Kemp. 1989. Some relationships between environmental reliability and seed dormancy in desert annual plants. *Journal of Ecology* 71: 211-217.
- Gutiérrez, J.R. & W.G. Whitford. 1987. Responses of Chihuahuan Desert herbaceous annuals to rainfall augmentation. *Journal of Arid Environments* 12: 127-139.
- Gutiérrez, J.R., G. Arancio & F.M. Jaksic. 2000. Variation in vegetation and seed bank in a Chilean semi-arid community affected by ENSO 1997. *Journal of Vegetation Science* 11: 641-648.
- Gutiérrez, J.R., P.L. Meserve, F.M. Jaksic, L.C. Contreras, S. Herrera & H. Vásquez. 1993. Structure and dynamics of vegetation in a Chilean arid thornscrub community. *Acta Oecologica* 14: 271-285.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, Londres. 892 p.
- López, R.P. 1999. Cantidad mínima de lluvia que induce la germinación en un semidesierto andino, la Prepuna (Potosí, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 33: 63-73.
- López, R.P. 2000. La Prepuna boliviana. *Ecología en Bolivia* 34:45-70.
- López, R.P. & S. Beck. (En prensa). Phytogeographical affinities and life form composition of the Bolivian Prepuna. *Candollea*.
- Marone, L., M.E. Horno & R. González. 2000. Post-dispersal fate of seeds in the Monte desert of Argentina: patterns of germination in successive wet and dry years. *Journal of Ecology* 88: 940-949.
- Mott, J.J. 1972. Germination studies on some annual species from an arid region of western Australia. *Journal of Ecology* 60: 293-304.
- . 1974. Factors affecting seed germination of three annual species from an arid region of western Australia. *Journal of Ecology* 62: 699-709.
- Pake, C.E. & D.L. Venable. 1995. Is coexistence of Sonoran Desert annuals mediated by temporal variability in reproductive success? *Ecology* 76:246-261.
- Pake, C.E. & D.L. Venable. 1996. Seed banks in desert annual: implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology* 77:1427-1435.
- Polis, G.A., S.D. Hurd, C.T. Jackson & F. Sánchez. 1997. El Niño effects on the dynamics and

- control of an island ecosystem in the gulf of California. *Ecology* 78: 1884-1897.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1969. *Biometry*. W.H. Freeman and Company, San Francisco. 776 pp.
- Tevis, L. 1958. Germination and growth of ephemerals induced by sprinkling a sandy desert. *Ecology* 39: 681-688.
- Thompson, K. & J.P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67: 893-921.
- Venable, D.L. & L. Lawlor. 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia* 46: 272-282.
- Vidiella, P.E. & J.J. Armesto. 1989. Emergence of ephemeral plant species from soil samples of the Chilean coastal desert in response to experimental irrigation. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 99-107.
- Vidiella, E.P., J.J. Armesto & J.R. Gutiérrez. 1999. Vegetation changes and sequential flowering after rain in the southern Atacama Desert. *Journal of Arid Environments* 43: 449-458.
- Went, F.W. 1948. *Ecology of desert plants. I. Observations on germination in the Joshua Tree National Monument, California*. *Ecology* 29: 242-253.
- . 1949. *Ecology of desert plants. II. The effect of rain and temperature on germination and growth*. *Ecology* 30: 1-13.
- Zar, J.H. 1974. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall. Englewood, New Jersey. 620 pp.

Artículo manejado por: Renate Seidel

Recibido en: Octubre de 2001.

Aceptado en: Febrero de 2002.