

Los ecosistemas del desierto de Atacama y área andina adyacente en el norte de Chile

Ecosystems of the Atacama Desert and adjacent andean area in northern Chile

PABLO A. MARQUET^{1*}, FRANCISCO BOZINOVIC¹, GAY A. BRADSHAW²,
CINTIA CORNELIUS¹, HECTOR GONZALEZ³, JULIO R. GUTIERREZ⁴,
ERNST R. HAJEK¹, JORGE A. LAGOS¹, FRANCISCO LOPEZ-CORTES⁴,
LAUTARO NUÑEZ⁵, EUGENIA F. ROSELLO³, CALOGERO SANTORO³,
HORACIO SAMANIEGO¹, VIVIEN G. STANDEN³, JUAN C. TORRES-MURA⁶
y FABIAN M. JAKSIC¹

¹Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas,
Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile

²Pacific Northwest Research Station, USDA Forest Service, Corvallis, Oregon 97331, U.S.A

³Departamento de Arqueología y Museología, Facultad de Ciencias Sociales,
Universidad de Tarapacá, Casilla 6-D, Arica, Chile

⁴Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, Casilla 599, La Serena, Chile

⁵Instituto de Investigaciones Arqueológicas y Museo, Universidad Católica del Norte, San Pedro de Atacama, Chile

⁶Sección Zoología, Museo Nacional de Historia Natural, Casilla 787, Santiago, Chile

RESUMEN

En este trabajo sintetizamos la información resultante de dos años de investigaciones en el desierto de Atacama y área andina adyacente (Latitud 21°-26° S) en el marco de un proyecto de investigación del Programa Sectorial Biomas y Climas Terrestres y Marinos en el Norte de Chile. En primer lugar se provee de un contexto climático del área resaltando la amplia variabilidad existente en las precipitaciones y en las temperaturas a distintas escalas de tiempo y espacio. De particular importancia es la variabilidad altitudinal en esta variable. Este análisis provee el marco abiótico en el cual caracterizar los ecosistemas de Lomas, Riparianos y Puna presentes en el área de estudio en relación a sus características más relevantes, como son ubicación, condiciones abióticas dominantes, especies componentes y tramas tróficas representativas. En el marco de la variabilidad observada en las condiciones abióticas del área se caracterizan las estrategias fisiológicas presentes en dos especies de roedores que les permitirían hacer frente a un ambiente fluctuante, impredecible y riguroso. En el mismo contexto se sintetiza la información respecto de patrones en la estructura de estos ecosistemas, principalmente en relación a la diversidad y abundancia de roedores, aves, insectos y plantas. Por último, se caracteriza la interacción hombre-ambiente en el área en base a información arqueológica, palinológica y antropológica, distinguiéndose distintos episodios de interacción. En forma detallada se presenta la historia de interacciones para el caso de la localidad de Beter.

Palabras clave: desierto de Atacama, río Loa, Andes, biomas, impacto humano.

ABSTRACT

In this paper we synthesize the information obtained from a research project within the Programa Sectorial Biomas y Climas Terrestres y Marinos en el Norte de Chile carried out during two years in the Atacama Desert and adjacent Andean area (Latitude 21°-26° S). We start by providing a climatic context for the study area emphasizing the high variability observed in rainfall and temperature at different spatial and temporal scales. Of great importance is the altitudinal variability in both variables. We continue by characterizing the Lomas, Riparian and Puna ecosystems within the area, in terms of their location, dominant abiotic conditions, component species and representative food webs. In the context of the observed variability in abiotic conditions within the area, we characterize the physiological strategies of two rodent species that enable them to survive in a fluctuating, unpredictable, and harsh environment. In the same context we synthesize the available information on patterns in ecosystem structure, mainly in relation to species diversity and abundance of rodents, birds, insects, and plants. Finally, we characterize the human-environment interaction in the area based on archeological, palynological, and anthropological data. These data allowed us to distinguish several episodes of interaction. As a detailed study case we present the history of human-environment interactions for the locality of Beter.

Key words: Atacama Desert, Río Loa, Andes, ecosystems, human impacts.

INTRODUCCION

La gran mayoría de los ecosistemas de nuestro planeta se encuentra en distintos grados de degradación, producto de la acción directa e indirecta del hombre (Vitousek 1994, Hannah et al. 1995, Leemans & Zuidema 1995). Parte de esta degradación se verifica en modificaciones sustanciales a la composición, estructura y funcionamiento de los ecosistemas, ligado a problemas tales como la extinción local y global de especies (e.g., crisis de la biodiversidad, Wilson 1992) y la alteración de los ciclos biogeoquímicos producto de un cambio global en el ambiente. Dentro de este contexto, es imperiosa la necesidad de contar con el conocimiento básico de los distintos ecosistemas que permita, por un lado, identificar los componentes y los procesos que dan cuenta de su funcionamiento y variabilidad temporal y espacial, y por otro, diagnosticar y anticipar potenciales situaciones de cambio que podrían devenir en irreversibles de no ser identificadas a tiempo. Lo anterior es especialmente aplicable a los ecosistemas de la II Región en el norte de Chile, dada su extrema fragilidad, producto de condiciones climáticas de temperaturas y aridez extremas, y al largo registro de ocupación humana (más de 10 000 años).

Los ecosistemas del norte de Chile corresponden a ecosistemas desérticos. Estos se caracterizan principalmente por (véase Noy-Meir 1973, 1985): 1) baja productividad, 2) productividad altamente variable y dependiente de las precipitaciones y la disponibilidad de nutrientes, principalmente nitrógeno, 3) alto cociente productividad / biomasa (tasa de recambio o producción relativa), 4) alto cociente entre la biomasa sobre y bajo el suelo, 5) baja eficiencia de utilización de la producción de plantas por parte de los herbívoros, 6) la mayor parte de la biomasa de plantas es removida por erosión física y/o por detritívoros, 7) la riqueza de especies es baja y está correlacionada con las precipitaciones. Aunque es probable que estas generalizaciones acerca

de los ecosistemas desérticos se verifiquen para el caso del norte de Chile, no se conoce hasta el momento cómo estas se manifiestan, cuáles son los componentes más importantes involucrados, ni su grado de importancia relativa en la estructura y funcionamiento del ecosistema. Tal como lo expresara Rauh (1985: p. 260)... "In contrast to other deserts of the world there are no investigations concerning the ecosystems of the Atacama. The ecologists have here a wide open field for their research."

En el presente trabajo se sintetiza la información disponible respecto de la estructura, composición y funcionamiento de los ecosistemas terrestres en un gradiente climático (altitudinal) en el norte de Chile entre las latitudes 21° y 26°S, en la II Región de Antofagasta. Esta información fue obtenida como resultado de un proyecto de investigación en el marco del Programa Sectorial Biomas y Climas Terrestres y Marinos del Norte de Chile.

Los ecosistemas del desierto de Atacama y área andina adyacente: Contexto geográfico climático e histórico

El desierto de Atacama forma parte de una unidad geomorfológica mayor, el desierto costero peruano-chileno. Este desierto se extiende bordeando el Océano Pacífico por más de 3 500 km entre las latitudes 5° y 26°S (véase Rauh 1985 para una descripción general de sus límites). Su existencia es el resultado del establecimiento de la corriente fría de Humboldt, el efecto sombra de lluvia producido por la cordillera de los Andes, y su posición latitudinal (Logan 1968, Solbrig 1976, Weischet 1975). La fisiografía de esta región está compuesta por tres grandes unidades que se disponen en sentido longitudinal, las cuales de Oeste a Este son: la Cordillera de la Costa, la Depresión Intermedia en su zona meridional y el macizo Andino. Disectando estas formaciones se encuentra el río Loa, cuya cuenca exorreica transporta recursos hídricos desde la cordillera hasta el océano Pacífico, con

un cauce de 440 km de longitud y una hoya hidrográfica de 33 570 km² (Niemeyer & Cereceda 1984). Este río y sus tributarios son de gran importancia para la mantención de ecosistemas riparianos y de oasis y representan el sustento de la actividad biológica y humana en el desierto.

En la zona meridional del desierto costero peruano-chileno, zona conocida como el desierto de Atacama, el límite en altura de la zona de aridez experimenta un abrupto incremento en su penetración altitudinal, desde una estrecha franja que asciende hasta los 1 500 m a la latitud de Arica hasta una elevación máxima de 3 000 m a la latitud 24°- 25° Sur. Al sur de la latitud 25° S la aridez decrece nuevamente. La zona de Puna de la II Región se denomina Puna Salada (Troll 1968) y representa uno de los ecosistemas andinos más frágiles e inhóspitos, debido a los efectos combinados de bajas temperaturas y extrema aridez.

A diferencia de la mayoría de las áreas desérticas del mundo, la hiperaridez del desierto de Atacama es aparentemente de gran antigüedad. Aunque no existen datos directos que permitan una reconstrucción paleoclimática exacta, la evidencia geológica sugiere que los climas desérticos del norte de Chile han prevalecido desde al menos el Eoceno Tardío (Mortimer 1973, 1980, Mortimer & Saric 1975) con intermitencia de períodos más húmedos durante el Oligoceno y Mioceno y actividad pluvial durante el Plioceno y Pleistoceno (Alpers & Brimhall 1988). A los eventos glaciales Cuaternarios se encuentran asociadas la creación de extensas fases lacustres que dieron origen a grandes salares (Stoertz & Ericksen 1974, Ericksen 1983), uno de los elementos más conspicuos del paisaje del Norte Grande de Chile. Por último, es necesario considerar que la evolución de las condiciones ambientales en la zona altiplánica de la II Región, desde el Glacial tardío/Holoceno temprano, ha involucrado considerables cambios en los recursos hídricos, animales, suelos y vegetación (Messerli et al. 1993). Estos cambios, de acuerdo a Grosjean et al.

(1995a,b) involucraron una intensificación del Invierno Boliviano (monzón de verano) que significó un aumento en las precipitaciones en la zona altiplánica hasta los 24°S, seguidas de condiciones de aridez extrema, mayores que las actuales, entre los 8 400 a 3 000 a.P. aprox. Esta aridez fue interrumpida por períodos discretos de intensa pluviosidad de origen tropical. Después de los 3 000 a.P. se instauró el régimen actual de precipitaciones que alcanza alrededor de 200 mm anuales en el altiplano (véanse también Graf 1992, Grosjean 1994). Esta secuencia de eventos no sólo afectó profundamente la composición de los actuales ecosistemas presentes en esta área (Villagrán et al. 1983, Moreno et al. 1994, Marquet 1994), la que se caracteriza por una baja diversidad de especies y alto grado de endemismo (Rundel et al. 1991, Moreno et al. 1994), sino que también los patrones de asentamiento, movilidad y uso de recursos por parte del hombre (Núñez 1983a,b, Lynch 1986, Núñez & Santoro 1988).

La zona de estudio se ubica en la II Región (Fig.1). Esta área se caracteriza por una alta variabilidad temporal y espacial en las características físicas del ambiente que condicionan la existencia de distintos ecosistemas y que se asocian a las distintas unidades fisiográficas ya descritas y a la presencia del río Loa. La variabilidad espacial en las características ambientales se expresa principalmente a lo largo del gradiente altitudinal desde costa a cordillera y se caracteriza por un marcada tendencia de incremento en las precipitaciones anuales promedio con la altura (Fig. 2c), desde menos de 2 mm en las zonas bajas hasta 150 mm en las tierras altas, y a un decrecimiento en las temperaturas promedio anuales, temperaturas máximas y temperaturas mínimas (Fig. 2 a,c,d). En términos temporales, estas características son también variables dentro y entre sitios. En la Fig. 3 se muestran las series de tiempo de precipitaciones anuales para cuatro localidades representativas situadas entre los 9 y 2 450 m. Casos extremos en este sentido son las localidades

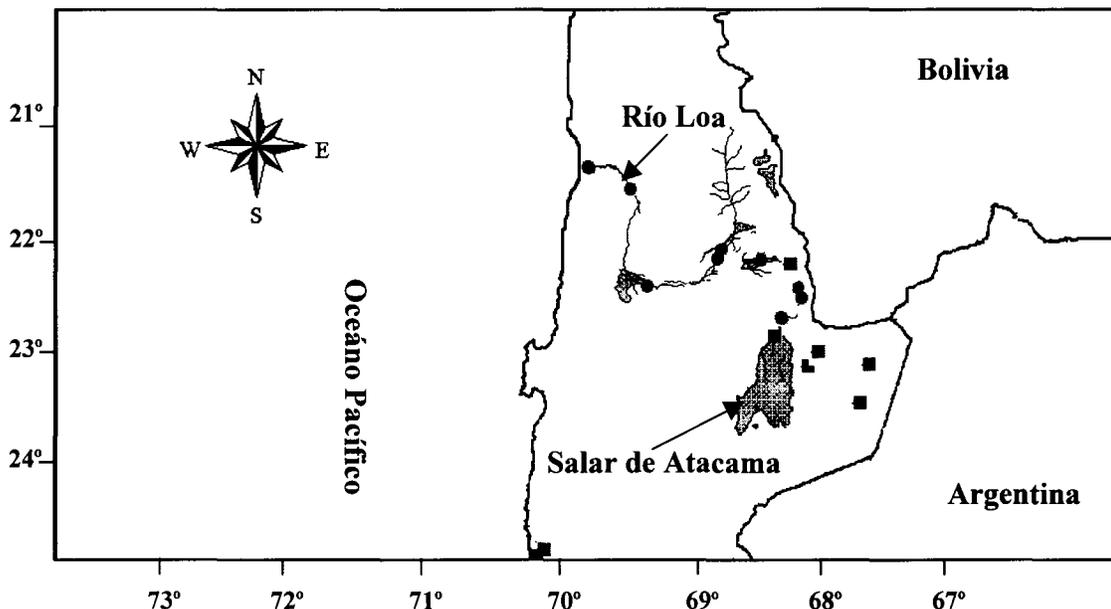


Fig. 1: Área de estudio en la II Región, norte de Chile. Los símbolos representan localidades de muestreo; los círculos corresponden a sitios riparianos a lo largo del río Loa y sus tributarios, los cuadrados corresponden a sitios no-riparianos.

Study area in the II Region, northern Chile. Symbols represent sample sites; circles correspond to riparian sites along the Loa River and tributaries, squares correspond to non-riparian sites.

de Quillagua (802 m, Fig. 3b) y San Pedro de Atacama (2 450 m, Fig. 3d). Para el caso de Quillagua la serie de tiempo en precipitaciones desde 1959 a 1995 muestra la casi total ausencia de precipitaciones y por tanto de variabilidad, que contrasta con la situación de San Pedro de Atacama, donde el régimen de precipitaciones es altamente variable. Una situación similar se observa dentro de cada sitio y a una escala estacional (Fig. 4), donde es aparente que las precipitaciones están concentradas durante el verano, sobre todo en las zonas cordilleras (véanse Caviedes 1973, Weischet 1975, di Castri & Hajek 1976 para una descripción general del clima del área).

En general, podemos afirmar que esta región posee características ambientales altamente variables en el tiempo y en el espacio, que se manifiestan en: 1) la existencia de un gradiente altitudinal que recorre distintas unidades fisiográficas y que afecta variaciones en temperatura y precipitaciones, 2) la existencia del río Loa y tributarios que dan origen a un sistema ripariano y

subsida sistemas de oasis y vegas, a los cuales se circunscribe gran parte de la actividad biológica, y 3) la existencia de variabilidad temporal en las precipitaciones a distintas escalas temporales. Esta variabilidad espacial y temporal en las características ambientales de la región provee el marco básico para entender las características de los sistemas ecológicos en el área.

ECOSISTEMAS Y SUS COMPONENTES A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL

Dada las características del paisaje físico, régimen de precipitaciones y aportes hídricos, y vegetación y fauna dominantes, es posible diferenciar en el área de estudio al menos tres grandes ecosistemas distribuidos a lo largo del gradiente altitudinal.

Ecosistema de Lomas

El área de la costa entre los 8° y 30° S posee una humedad relativa muy alta debi-

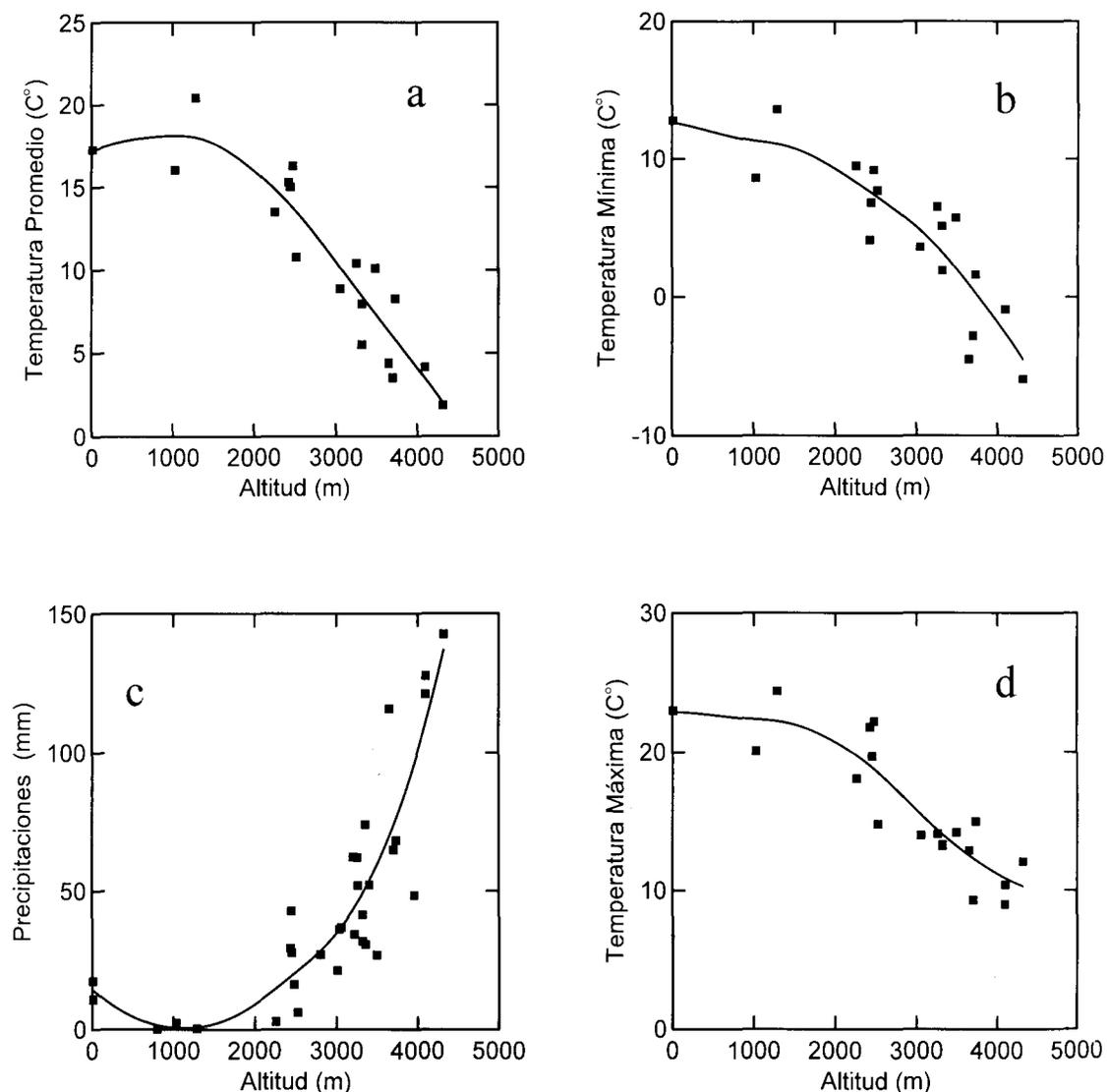


Fig. 2: Cambios en la temperatura promedio (a), temperatura mínima (b), precipitación (c) y temperatura máxima anual (d) en función de la altura.

Changes in average temperature (a), minimum temperature (b), rainfall (c), and maximum annual temperature (d) as a function of altitude.

do a las neblinas mojadoras (garúa o camanchaca), cuyo origen reside en el enfriamiento, sobre las aguas frías de la corriente de Humboldt, de las masas de aire que fluyen hacia el continente. Este enfriamiento se ve acentuado por accidentes topográficos tales como la Cordillera de la Costa y cerros adyacentes, los cuales fuerzan el ascenso de las masas de aire, con lo cual la capacidad de retención de humedad por parte de estas disminuye, creándose un am-

biente lo suficientemente húmedo como para sustentar ecosistemas cuyas comunidades vegetales son relativamente diversas y altamente especializadas a la vida de desierto, denominadas comunidades de Lomas (e.g., Pefaur 1982, Rauh, 1985, Rundel et al. 1991). En la II Región (Antofagasta), estos ecosistemas se desarrollan sobre el perfil de la Cordillera de la Costa, abarcando un rango altitudinal entre los 300 a 800 m (Rundel & Mahu 1976). Las comunida-

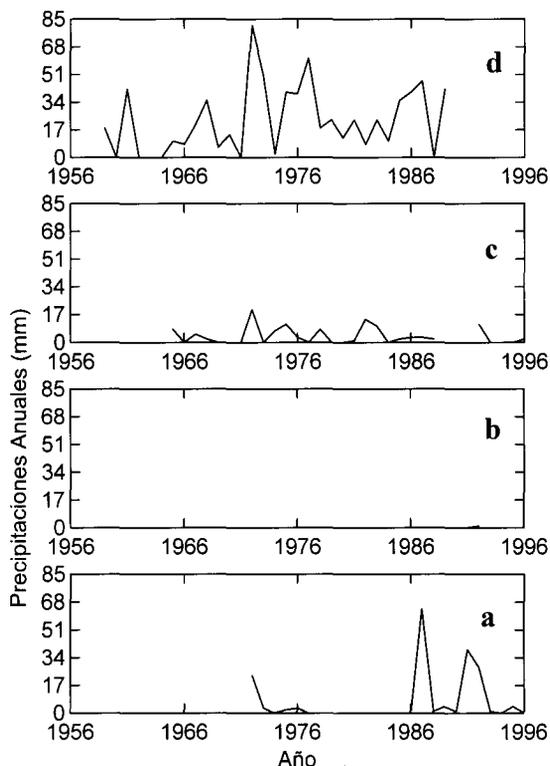


Fig. 3: Series de tiempo de precipitación total por año para sitios localizados a distintas alturas. (a) Taltal, 9 m, (b) Quillagua, 802 m, (c) Calama, 2 260 m, (d) San Pedro de Atacama, 2 450 m.

Time series of total annual rainfall for sites located at different altitudes. (a) Taltal, 9 m, (b) Quillagua, 802 m, (c) Calama, 2 260 m, (d) San Pedro de Atacama, 2 450 m.

des vegetales presentes en los ecosistemas de Lomas son ricas en géneros endémicos de líquenes. Redon (1982) registró 28 especies de líquenes epífitos entre Paposo y Taltal ($25^{\circ} 29' S$) y Follman (1967) registró 144 especies para Cerro Moreno ($24^{\circ} 03' S$). En Sierra Las Tapias ($25^{\circ} 30' S$), es característica la presencia de densas agrupaciones de líquenes fruticulosos, creciendo epífitos sobre los cactus (Rundel 1978). Además de los líquenes, este ecosistema se caracteriza por poseer gran número de herbáceas anuales (*Viola* sp., *Solanum remyanum*, *Oxalis breana*, *Chaetanthera* cf. *moenchioides*, *Palana dissecta* y *Alstroemeria violacea*), arbustos (*Euphorbia lactiflua*, *Oxalis gigantea*, *Balbisia peduncularis*), cactáceas (*Copiapoa haseltoniana*, *Eulychnia iquiquensis*, *Trichocereus coquim-*

banus) y las bromeliáceas *Tillandsia geisei* y *Puya boliviensis*. Uno de nuestros sitios de estudio para este ecosistema corresponde a Paposo ($25^{\circ}00' 27'' S$, $70^{\circ}26' 43'' O$). Este sitio está localizado a 550 m de altura en una zona donde predomina una vegetación con cactáceas (*Eulychnia* sp. y *Trichocereus* sp.) y grandes arbustos de *Euphorbia lactiflua* (Fig. 5a). La composición de especies y las principales relaciones de consumo que existen entre ellas se presenta a modo de una trama trófica en la Fig. 6. Es destacable la alta diversidad de especies de plantas (39 especies) y la relativa simplicidad de esta trama en relación a las de los ecosistemas riparianos y de puna que se describen a continuación.

Ecosistemas riparianos

Este tipo de ecosistemas corresponden a una zona de ecotono o transición entre un ecosistema acuático y uno terrestre, que en nuestro caso corresponde a un desierto absoluto entre los 0 y 3 000 m de altura. Las precipitaciones en esta área son prácticamente inexistentes. Los ecosistemas riparianos son dependientes de la existencia de ríos y gran parte de su dinámica y funcionamiento es afectada por la existencia y magnitud del flujo lateral de estos (Malanson 1993). A nivel de paisaje, los sistemas riparianos funcionan como corredores para elementos de flora y fauna (Forman & Godron 1986) y, para el caso del área de estudio, son los que concentran gran parte de la actividad agropecuaria y por lo tanto están sujetos a una fuerte degradación producto del hombre. Tal es el caso de los sistemas riparianos a lo largo del río Loa y sus tributarios. Uno de estos sitios es Chiu-Chiu ($22^{\circ} 18' 01'' S$, $68^{\circ}38' 26'' O$), que se localiza a 2 534 m de altura, 10 km al Oeste del pueblo de Chiu-Chiu (Fig. 5b). En este sitio existe abundante vegetación y actividad agrícola en el banco del río Loa, que incluye cultivos de alfalfa, zanahoria, lechuga, apio, acelga y ajo. Una práctica común en esta área es la de quemar el estrato herbá-

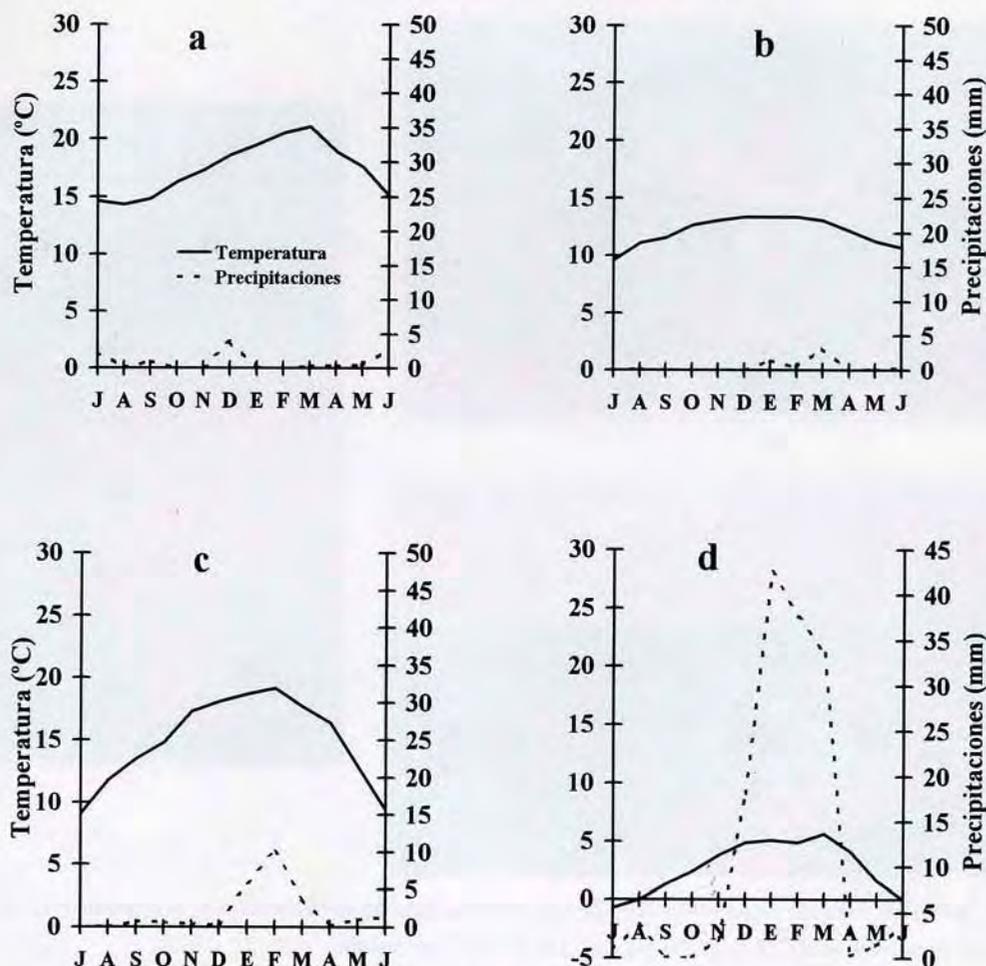


Fig. 4: Variabilidad estacional en la precipitación y temperatura para sitios localizados a distintas alturas. (a) Antofagasta, 10 m, (b) Chiu-Chiu, 2 524 m, (c) San Pedro de Atacama, 2 450 m, (d) El Tatio 4 320 m.

Seasonal variability in rainfall and temperatures for sites located at different altitudes. (a) Antofagasta, 10m, (b) Chiu-Chiu, 2 524m, (c) San Pedro de Atacama, 2 450m, (d) El Tatio 4 320m.

ceo (compuesto principalmente por la hierba *Distichlis spicata* o grama salada) y la cola de zorro (*Cortaderia atacamensis*), liberando tierra para uso agrícola. Una caracterización de los componentes principales de este ecosistema se presenta a modo de una trama trófica basada en nuestras investigaciones para la localidad de Chiu-Chiu (Gutiérrez et al. en prensa, Marquet et al. manuscrito, Jaksic et al. manuscrito, Fig.7).

Ecosistemas de Puna

Este tipo de ecosistema es común en los Andes Centrales y se ubica en las mesetas

desérticas ubicadas por sobre los 3 500 m de altura. Por sus características, la ecoregión puneña, a la cual estos ecosistemas pertenecen, ha sido catalogada por el Biodiversity Support Program et al. (1995) y por Dinerstein et al. (1995) como vulnerable, y de la más alta prioridad para la conservación. La precipitación anual total en la Puna varía entre 150 y 1 000 mm, incrementando en sentido sur a norte desde la latitud 27° a 5° S. Las precipitaciones en esta área se concentran en una única estación (verano) de longitud variable. En la II Región, y debido a la penetración altitudinal del desierto de Atacama (Villagrán et

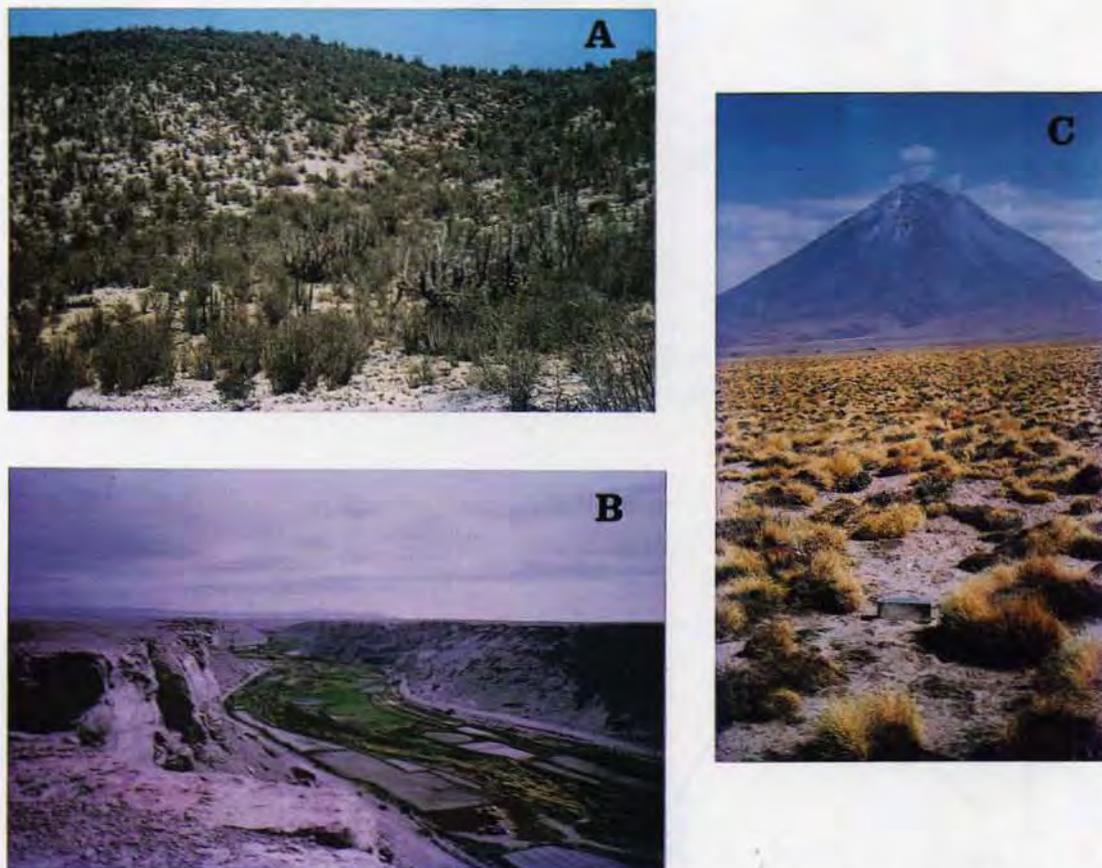


Fig. 5: Sitios de estudio representativos de los ecosistemas de (a) Lomas, (b) Riparianos, (c) Puna. Study sites representative of (a) Lomas, (b) Riparian, and (c) Puna ecosystems.

al. 1983), las precipitaciones son escasas y alcanzan un máximo de 150 mm. Las características del ambiente físico son rigurosas y se caracterizan por (véase Jaksic et al. 1997): (a) baja presión parcial de oxígeno y de dióxido de carbono, baja presión absoluta de vapor, y alta radiación solar; (b) suelos pobremente desarrollados con baja disponibilidad de nutrientes; (c) bajas temperaturas con marcada variación diaria; (d) distribución irregular de precipitaciones con marcados períodos de aridez. Esta zona presenta una vegetación compuesta principalmente de extensos matorrales de arbustos enanos, formaciones vegetacionales abiertas, dominadas por gramíneas cespitosas y plantas en cojín y formaciones azonales de vegas (Troll 1968, Molina & Little 1981, Villagrán et al. 1982). Desde un punto de vista fisonómi-

co, esta área se caracteriza por la existencia de varios cinturones vegetacionales: Prepuneño (con predominio de un matorral de baja cobertura y con abundantes cactáceas), puneño (con predominio de grandes extensiones arbustivas ("Tolares")), altoandino (con dominancia de gramíneas cespitosas y plantas en cojín) y subnival (prácticamente sin vegetación) (Villagrán et al. 1981, 1982, 1983, Arroyo et al. 1988). Uno de los sitios de estudio dentro de este ecosistema corresponde a Arroyo Coya ($22^{\circ} 16' 37''$ S, $68^{\circ} 13'$ O). Este sitio se encuentra a 3 782 m de altura. La vegetación dominante corresponde a formaciones arbustivas dominadas por *Parastrephia lucida* y *P. quadrangularis* (Fig. 5c). Una trama trófica representativa de esta localidad, basada en nuestras investigaciones en el área, se presenta en la Fig. 8.

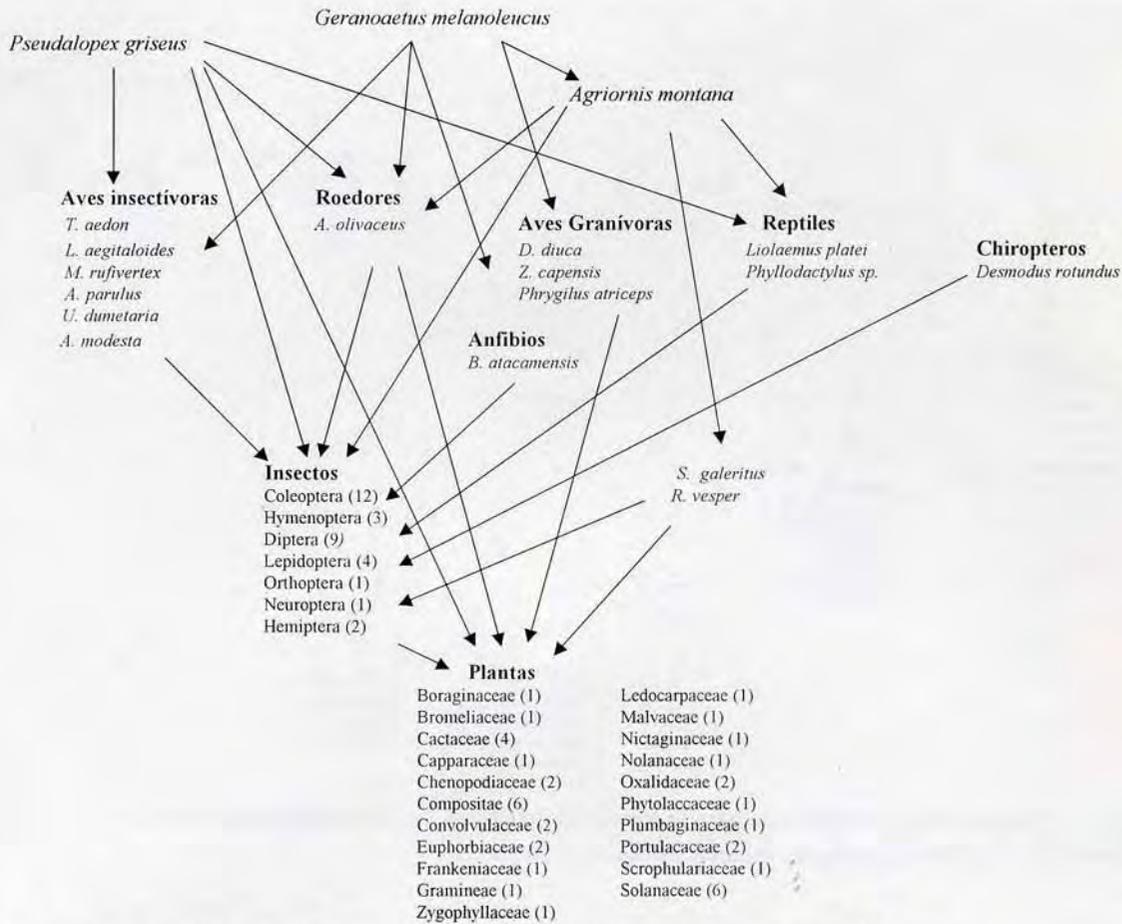


Fig. 6: Trama trófica simplificada para la localidad de Paposo (ecosistema de Lomas).

Simplified trophic web for the locality of Paposo (Loma ecosystem).

Otro ecosistema importante dentro del área de estudio corresponde a ecosistemas de lagunas y salares. Estos no serán abordados en el presente trabajo. Tal como se señala en la descripción de los ecosistemas presentes en el área, las condiciones abióticas en las cuales estos ecosistemas se desarrollan son extremas. En este contexto es esperable encontrar que las especies componentes de los ecosistemas del área presenten características fisiológicas que les permita hacer frente a ambientes rigurosos, principalmente en relación a la disponibilidad de agua, cantidad y calidad de recursos y temperaturas extremas (e.g., Bozinovic & Marquet 1991). A continuación se resumen nuestras investigaciones a este respecto, centradas en pequeños roedores.

Patrones ecofisiológicos de roedores: bioenergética en un gradiente altitudinal árido

La variabilidad geográfica intraespecífica es característica de rasgos ecológicos y de historia de vida (Roff 1992). Esto se debe a que, en parte, las poblaciones naturales están expuestas y responden a gradientes ambientales. Algunos autores han demostrado que los pequeños mamíferos pueden incrementar su capacidad de soportar ambientes estresantes, desarrollando mecanismos fisiológicos que les permitan sobrevivir en dichos ambientes (e.g., Schmidt-Nielsen 1990, MacMillen 1983, MacMillen & Hinds 1983). Esta capacidad de aumentar su resistencia a ambientes desfavorables está dada por una variación genética y/o fenotípica en el intercambio de

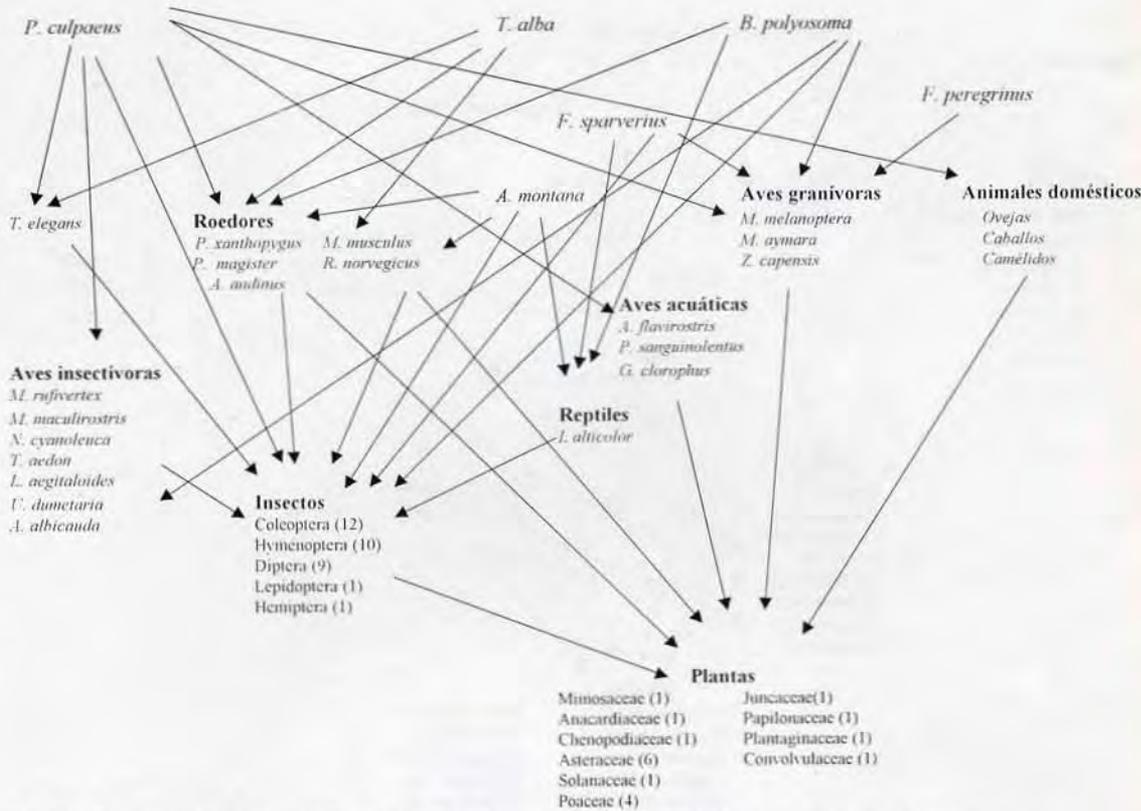


Fig. 7: Trama trófica simplificada para la localidad de Chiu-Chiu (ecosistema Ripariano).
Simplified trophic web for the locality of Chiu-Chiu (Riparian ecosystem).

la energía. En efecto, una tasa metabólica baja implica una baja tasa de producción de calor y de esta manera los animales pueden conservar el agua requerida para disipar el calor, lo cual sería ventajoso para la sobrevivencia en ambientes áridos. Asimismo, la capacidad termorregulatoria de los endotermos a diferentes temperaturas ambientales depende del balance entre la tasa de producción y pérdida de calor. Una baja tasa de metabolismo energético implica una reducción en la demanda por alimento (Degen & Kam 1986, Haim & Izhaki 1995). Además, para roedores que habitan ambientes poco productivos, tales como desiertos (Marquet 1994), la eficiencia de los procesos digestivos del alimento pueden afectar las tasas de sobrevivencia (Rickelfs 1996). De esta manera, una alta tasa metabólica basal (BMR) y una baja conductancia térmica (C), que implica una regulación continua de la temperatura corporal (T_b), probablemente es

ventajosa para la sobrevivencia en ambientes fríos (McNab 1992).

El estudio de poblaciones de la misma región geográfica, pero de diferentes hábitats, puede proveer de una herramienta efectiva para el entendimiento de la variabilidad de características fisiológicas que permiten la sobrevivencia en ambientes estresantes, tales como ambientes muy áridos, de altura, o muy fríos. Hasta el momento, prácticamente no se han llevado a cabo estudios en hábitats sudamericanos, tomando en consideración la variabilidad fisiológica entre poblaciones que habitan diferentes hábitats en el mismo rango geográfico (Mares 1985, Bozinovic et al. 1995).

Como parte de este proyecto del Programa Sectorial Biomas y Climas Terrestres y Marinos del Norte de Chile, estudiamos la ecología fisiológica de diferentes poblaciones del roedor Sigmodontino *Phyllotis xanthopygus* (Rodentia) a lo largo de un gra-

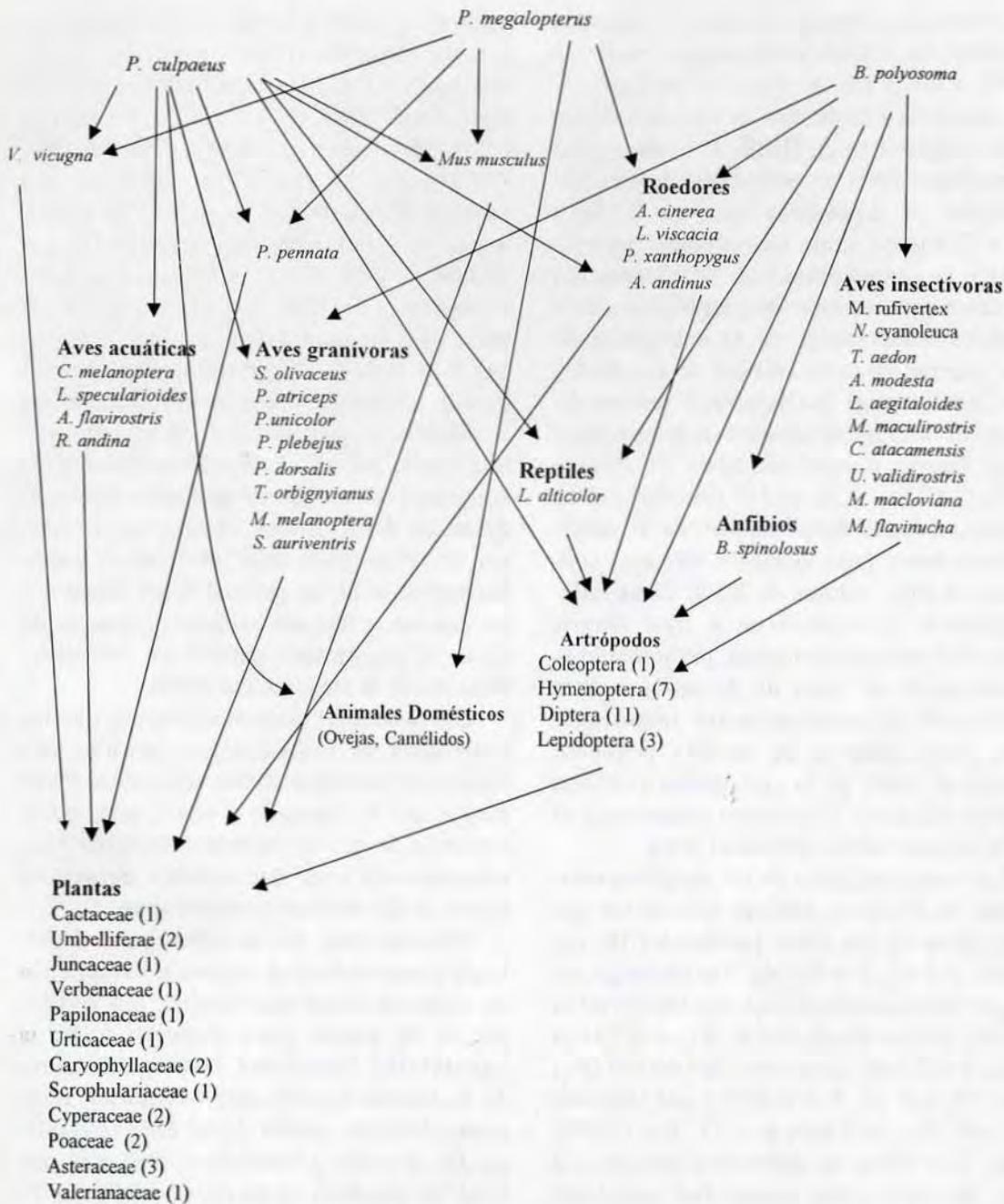


Fig. 8: Trama trófica simplificada para la localidad de Arroyo Coya (ecosistema de Puna).
Simplified trophic web for the locality of Arroyo Coya (Puna ecosystem).

diente altitudinal en el desierto de Atacama y área andina adyacente, que difiere en grados de aridez y características de hábitat. Además examinamos la variabilidad espacial y temporal en la energética del ratón andino (*Abrothrix andinus*) en diferentes

poblaciones a lo largo de este gradiente (véase Bozinovic et al. en prensa). Así, para el caso de *Phyllotis* medimos diferencias en masa corporal, tasa metabólica de reposo, ingesta de energía digerible y la masa de los órganos metabólicamente acti-

vos (corazón, hígado, riñones e intestino delgado) en cuatro poblaciones entre los 2 500 a los 3 100 m. Para las poblaciones de *Abrothrix* estudiamos la variabilidad en masa corporal (m_b), BMR, C y capacidad termorregulatoria en individuos de tres poblaciones de *A. andinus* entre los 2 500 a los 4 200 m de altura (variabilidad geográfica) y la comparamos con la información de datos previamente documentados sobre cambios estacionales en la energética de esta especie en la Cordillera de los Andes de Chile central (variabilidad temporal). Como el diferencial mínimo de temperatura entre cuerpo y ambiente (T_m) es igual a BMR/C ($^{\circ}C$) = $3.42 m_b^{0.25}$ (McNab 1979), predecimos que bajos valores de C masa-independiente (alta aislación térmica) acoplados a altos valores de BMR masa-independiente contribuirían a una mayor capacidad termorregulatoria, permitiendo la conservación de calor en *A. andinus*. Esta predicción es especialmente importante para estas especies de tamaño pequeño, porque el costo de la endotermia continua es más alto para los cuerpos pequeños y el ratón andino habita ambientes fríos.

Las comparaciones de las variables estudiadas en *Phyllotis*, indican diferencias significativas en m_b entre localidades ($F_{1,3} = 7.287$, $n = 11$, $P = 0.006$). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en ingesta de energía digerible ($F_{1,3} = 2.234$, $n = 11$, $P = 0.142$), peso seco de corazón ($F_{1,3} = 1.159$, $n = 11$, $P = 0.369$) y del intestino delgado ($F_{1,3} = 2.243$, $n = 11$, $P = 0.379$), entre individuos de diferentes hábitats. La tasa metabólica de reposo fue marginalmente significativa ($F_{1,3} = 3.191$, $n = 11$, $P = 0.066$). Además, para los órganos metabólicamente activos, tales como el hígado, se encontraron diferencias significativas entre los individuos ($F_{1,3} = 4.676$, $n = 11$, $P = 0.024$), pero no para el caso de los riñones ($F_{1,3} = 2.904$, $n = 11$, $P = 0.083$). Dado que todas las variables estudiadas son funciones alométricas de m_b (Peters 1983) y encontramos diferencias en m_b entre los individuos, realizamos relaciones de esca-

lamiento ("scaling") entre BMR, ingesta digerible, masa de órganos y m_b . No se encontraron diferencias significativas para los residuos de BMR ($F_{1,3} = 2.101$, $n = 11$, $P = 0.158$), de ingesta de energía digerible ($F_{1,3} = 0.410$, $n = 11$, $P = 0.749$), masa seca del corazón ($F_{1,3} = 10.532$, $n = 11$, $P = 0.669$), masa seca del intestino delgado ($F_{1,3} = 20.087$, $n = 11$, $P = 0.965$), masa seca del hígado ($F_{1,3} = 2.799$, $n = 11$, $P = 0.089$) ni masa seca de los riñones ($F_{1,3} = 0.290$, $n = 11$, $P = 0.832$). Algo similar se observó para *A. andinus* donde a pesar de encontrarse diferencias significativas en m_b entre poblaciones, no se encontraron diferencias significativas en los valores masa-independiente de BMR, valores de C, o en los valores de ΔT_m (para más información véase Bozinovic et al. en prensa). Cabe hacer notar que no se han encontrado evidencias de sopor o hipotermia natural en *Abrothrix* (Bozinovic & Rosenmann 1988).

Los resultados permiten concluir que los individuos de los diferentes hábitats son buenos termorreguladores, poseen un BMR mayor que lo esperado y una C menor a la esperada, lo que les permite sobrevivir a las temperaturas frías que ocurren durante la noche en los hábitats cordilleranos.

Clásicamente, los estudios en ecofisiología comparada dan énfasis a los análisis de especies como una unidad. Sin embargo, se ha puesto poca atención sobre la variabilidad fisiológica entre poblaciones de la misma especie que habitan en diferentes hábitats dentro de un área geográfica. De acuerdo a Ricklefs (1996), hay dos modelos posibles en la regulación del presupuesto de energía. Por una parte, determinaciones de orden descendente de gasto de energía por consideraciones de oferta de energía; por otra, determinaciones ascendentes dadas por requerimientos de energía. Sin embargo, ambas, oferta y demanda de energía determinarían el balance de energía de los animales y su éxito ecológico, aunque la magnitud de la oferta y de la demanda de energía pueden cambiar en el tiempo y en el espacio. En este senti-

do, no se observaron diferencias en ingesta de energía digerible entre diferentes poblaciones de *Phyllotis*, tampoco hubo diferencias en la masa del intestino delgado (sitio de proceso el alimento y absorción de nutrientes/energía). Postulamos que dada una adecuada disponibilidad ambiental de recursos, mayores masas de órganos permiten altos gastos de energía metabólica, lo que a su vez determinaría una mayor independencia a las condiciones físicas del ambiente, aunque con costos energéticos altos. Por otro lado, también postulamos que animales con bajos gastos de energía metabólica requieren menos alimento y podrían sobrevivir en ambientes improductivos, pero con bajas tasas reproductivas. Animales que habitan ambientes pobres podrían reducir sus costos energéticos gracias a masas bajas de órganos metabólicamente activos. Observamos que los residuos de la relación entre BMR y m_b no fueron significativamente diferentes entre *Phyllotis* en los hábitat estudiados. Además, residuos de la relación entre m_b y la mayoría de los órganos metabólicamente activos no fueron significativamente diferentes entre hábitats.

La ausencia de diferencias en las variables medidas entre poblaciones, podría estar dada por la similitud en las condiciones microclimáticas de los microhábitat seleccionados por los roedores. Basado en estos resultados, podemos hipotetizar que: 1) La observación de respuestas fisiológicas están dadas por una aclimatación a microambientes que no son microclimáticamente diferentes dentro del rango geográfico estudiado. Esto es, poblaciones que son expuestas a similares factores ambientales causarían similares rendimientos fisiológicos. 2) A pesar de las diferencias en hábitat, la inercia filogenética no permitiría detectar diferencias fisiológicas o cambios microevolutivos entre poblaciones de *Phyllotis*. Un fenómeno similar se observó al estudiar *Abrothrix*, donde las poblaciones de este género en un gradiente altitudinal en la Cordillera de los Andes

muestran altas tasas de metabolismo basal masa-independiente y baja conductancia térmica masa-independiente, con poca variación intraespecífica en el nivel al cual ΔT_b es regulada. Aún no se sabe si la endotermia rígida (según McNab 1992) observada en esta especie es genéticamente fija o representa una aclimatización a hábitats fríos. La evidencia muestra que la energética de *Abrothrix*, así como la de *Phyllotis*, no varían en respuesta a diferentes condiciones del gradiente climático estudiado, favoreciendo la hipótesis de que es un carácter fijo, probablemente reflejando un ancestro común de origen andino con radiación adaptativa a lo largo de la Cordillera de los Andes (Reig 1987).

PATRONES EN LA ESTRUCTURA DE LOS ECOSISTEMAS

En la presente sección se sintetizan nuestros resultados respecto a las variaciones en la estructura de los ecosistemas presentes en el área. Por estructura entendemos a ciertas características de los componentes de los ecosistemas, a saber, su diversidad, su abundancia y su distribución tanto en el espacio como en el tiempo.

Mamíferos

El análisis de la fauna de mamíferos se restringió a las especies de pequeños roedores y a los marsupiales. Estas fueron muestreadas en grillas de 48 trampas Sherman colocadas en terreno por tres noches consecutivas y cebadas con avena. Para el registro del número de especies presentes se colocaron además líneas de trampas Sherman. En total se capturaron 8 especies (incluyendo dos especies introducidas, *Mus musculus* y *Rattus norvegicus*). La riqueza de especies por sitio varió entre una y cinco especies. En relación a la abundancia, las especies que alcanzaron mayor abundancia localmente fueron *Eligmodontia puerulus* con 26 individuos en la localidad de Toconce

(3 412m) y *Phyllotis xanthopygus* con 21 individuos en la localidad de Beter (2 380 m). En general, la diversidad de especies no estuvo correlacionada con la altura. Sin embargo, esta fue máxima a alturas intermedias, en la localidad de Chiu-Chiu (2 534 m). De manera similar, la abundancia total por sitio no fue afectada por la altura. En general no se observó diferencias en diversidad ni en abundancia al comparar ecosistemas riparianos y de puna. En el ecosistema de lomas, y a pesar de la alta diversidad de plantas presentes, no se capturaron roedores.

Aves

El muestreo de la avifauna se basó principalmente en la realización de transectos de 300 m de longitud y 50 m de ancho realizados durante tres mañanas consecutivas. En total se realizaron 52 transectos en 17 sitios. Adicionalmente, en seis sitios se realizaron muestreos con redes de niebla. En total se registraron 39 especies de aves (excluidas las acuáticas), variando localmente entre dos y 13 especies por sitio. En general, la riqueza de especies de aves tendió a incrementarse con la altura, aunque esta relación no fue significativa (Marquet et al. manuscrito). Al incluir otras variables en el análisis, mediante un procedimiento de regresión paso a paso, sólo la altitud y la cobertura de plantas resultaron significativas, explicando en conjunto un 90% de la varianza (Marquet et al. manuscrito). Sin embargo, se observó una relación positiva y significativa entre la diversidad de especies y la altura para el caso de los sistemas riparianos asociados al río Loa. En relación a la abundancia, esta no se correlacionó con la altura, ni varió en función del tipo de ecosistema (ripariano vs no-ripariano), sin embargo, al distinguir las especies de acuerdo a grupo trófico (consumidores primarios vs secundarios) se observó que las especies consumidoras secundarias (principalmente insectívoras) alcanzaron mayor abundancia en sistemas riparianos.

Insectos

La abundancia relativa de insectos se evaluó en 11 sitios por medio de dos transectos de 20 metros de longitud, a lo largo de los cuales cada arbusto interceptado fue golpeado en cinco puntos distintos del dosel con una red entomológica. Adicionalmente, se utilizó una línea de diez trampas Barber colocadas por un lapso de tres días. Cada insecto capturado fue transferido a un frasco y llevado al laboratorio para su identificación. En total se capturaron 97 especies de insectos. La abundancia de insectos decreció significativamente con la altura ($F_{1,9} = 7,549$, $P = 0,023$, Fig. 9), en tanto que la riqueza de especies fue una función no lineal de esta, con un máximo a alturas intermedias (Fig.10).

Flora, vegetación y suelos

Se realizó un análisis exhaustivo de la flora y vegetación en las localidades muestreadas. En cada sitio se realizaron muestreos de cobertura vegetal, inventarios del total de especies de plantas vasculares en una área de

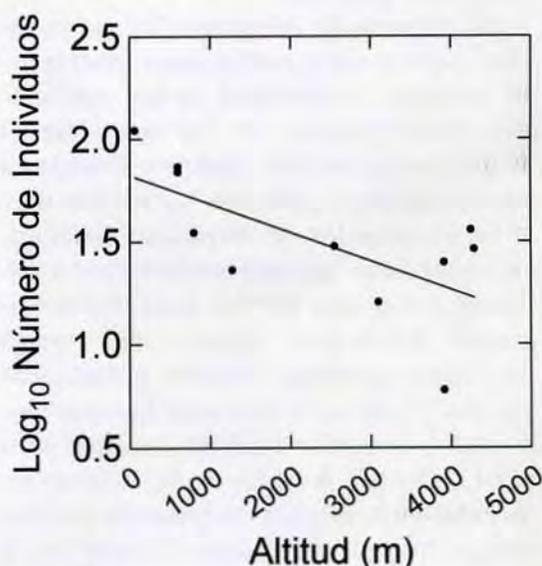


Fig. 9: Relación entre la abundancia de insectos, expresada como número de individuos, y la altura.

Relationship between insect abundance, expressed as number of individuals, and altitude.

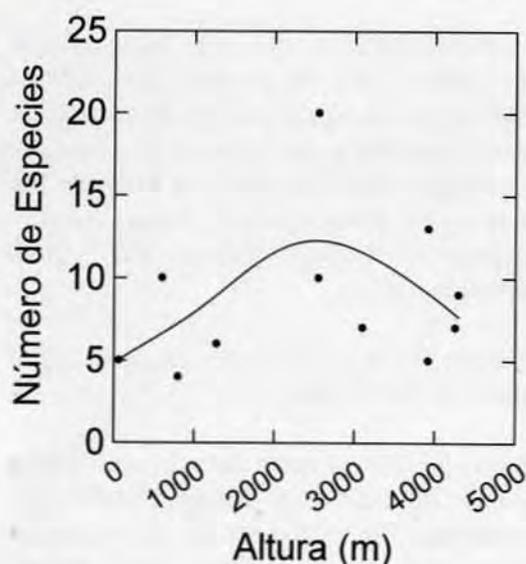


Fig. 10: Relación entre la riqueza de especies de insectos y la altura.

Relationship between insect species richness and altitude.

aproximadamente dos km², y mediciones de productividad. En forma paralela se realizaron caracterizaciones de la composición química del suelo para seis localidades a lo largo del gradiente altitudinal (Gutiérrez et al. en prensa). Utilizando estas seis localidades a lo largo del río Loa, entre los 39 a 3 782 m, se observó que la riqueza total de especies de plantas vasculares tiende a incrementarse con la altura. Sin embargo, el número de especies introducidas y malezoides se mantiene relativamente constante, aunque la razón entre estas y el número total de especies es mayor para las localidades bajas, alcanzando un máximo en la localidad de Chiu-Chiu, el sitio más perturbado por actividades agrícolas. Por otro lado, se observa que la riqueza de especies muestra una relación no lineal cuadrática con las precipitaciones, con un máximo a precipitaciones intermedias. En general, la riqueza de especies mostró una correlación negativa con todas las variables que caracterizan la composición química del suelo, siendo marginalmente significativa sólo para el caso del potasio (Gutiérrez et al. en prensa). En relación a la cobertura, esta fue > 50% en los sitios bajos (< 2 600 m) en tanto que en los dos sitios de altura esta fue

< 40%. Las especies dominantes en los sitios bajos fueron la hierba perenne *Distichlis spicata* y el subarbusto herbáceo *Pluchea absinthioides*. En los sitios de altura dominaron los arbustos *Fabiana densa*, *Parastrephia lucida* y *P. quadrangularis*.

Respecto a las características químicas de los suelos, las concentraciones de calcio, boro y magnesio decrecieron a medida que aumentaba la altura, con un máximo en las localidades de Quillagua y Chiu-Chiu. Utilizando los sitios de altura como referencia, las concentraciones de estos elementos son un orden de magnitud (dos para el caso del boro) mayor en las zonas bajas (principalmente Chiu-Chiu). Un patrón similar se observa para el potasio, con concentraciones extremadamente altas (> 1 000 ppm) en los suelos de los sitios bajos, y también para el litio. En relación al arsénico, las concentraciones fueron menores a 50 µg x kg⁻¹ en los sitios de altura, pero alcanzaron valores mayores en los sitios bajos, con un máximo de 3 000 µg x kg⁻¹ en Quillagua.

EL HOMBRE Y SU EFECTO SOBRE LOS ECOSISTEMAS EN EL AREA

Tal como se planteara en la introducción, el hombre ha sido y continúa siendo un componente de gran importancia en los ecosistemas del desierto de Atacama (Rauh 1985) y área andina adyacente (e.g., Winterhalder & Thomas 1978, Molina & Little 1981, Little 1981, Bustos & Veloso 1982, Gunderman 1984, Gutte 1988), sin embargo, su rol como modificador de la composición, estructura y funcionamiento del ecosistema no ha sido caracterizado hasta el momento. Esta caracterización pasa primero por considerar al hombre como componente del ecosistema y, segundo, por asumir que para comprender su rol en afectar la estructura y función de los ecosistemas es necesario desarrollar y hacer explícito el contexto histórico en que tales cambios han ocurrido (Cronon 1983, McDonnell & Pickett 1993, Russell 1997). Desde esta perspectiva, la

historia de interacciones entre el hombre y el ambiente puede proveer información muy importante para comprender patrones ecológicos actuales y para prever futuros cambios y respuestas a nivel de paisajes y ecosistemas. Esta es la aproximación que a continuación desarrollamos, basada en información arqueológica obtenida de excavaciones estratigráficas en cinco sitios (Tulan-82, Tulan 83, Beter-1, Beter-2, Beter-3) y en información antropológica obtenida en terreno.

Secuencia de interacciones hombre-ambiente en el área

La secuencia de asentamientos humanos y culturales del norte de Chile y el área de estudio ha sido el foco de gran número de trabajos (e.g., Le Paige 1965, Núñez 1965a,b, Núñez & Varela 1967-1968, Núñez 1971, Núñez et al. 1975, Núñez & Dillehay 1978, Núñez 1980, 1983a,b, Sinclair 1985, Jackson & Benavente 1994). Durante los últimos 10 000 años de ocupación humana y de interacción entre el hombre y los sistemas ecológicos presentes en el norte de Chile, se han detectado diversos episodios caracterizados por distintos modos de interacción hombre-ambiente condicionados por contextos paleoambientales contrastantes (e.g., Núñez 1970, 1981, 1992a,b, Pollard & Drew 1975, Druss 1977, Hesse 1982 a,b, Lavalle 1985, Lynch 1986, Wing 1986, Fernández et al. 1991, Núñez & Grosjean en prensa). Estos se pueden resumir en los siguientes:

Episodio 1: Caza-recolección arcaica (10 000-5 000 a.P.)

La desaparición de la megafauna pleistocénica y sus recursos asociados y la aparición y dominancia de fauna y vegetación holocénica orientaron a las poblaciones humanas hacia la caza y consumo de camélidos silvestres (Fernández 1985), recurso que fue complementado con aves, roedores y frutos (Núñez & Santoro 1988). En la medida que el régimen de aridez redujo la provisión de recursos, las poblaciones huma-

nas se desplazan a cotas más bajas para el aprovechamiento de ecorrefugios, advirtiéndose la sobreexplotación de camélidos en los depósitos arqueológicos de esta época ubicados entre los 2 300 a 3 500 m de altura en las fases arcaicas Tuina, Tulán y Puripica (Grosjean & Núñez 1994, Núñez et al. manuscrito).

Episodio 2: Caza-recolección-domesticación arcaica (5 000-4 000 a.P.)

En este período se estructura un nuevo modelo de interacción hombre-ambiente con un manejo diversificado de los recursos (Druss 1977, Hesse & Hesse 1979, Núñez 1981), incorporándose al ciclo anual transhumántico, cacerías intensas de camélidos adultos (Cartajena en prensa), producción de alimentos cárneos en paralelo con los hábitos de caza menor y recolección. El uso de fauna silvestre menor (roedores y aves), como complemento de la dieta, se ve intensificado durante este período y se entiende como una adaptación propia a la Puna Salada (Hesse 1984, 1986, Yacobaccio 1984-1985, Olmos 1985, Núñez & Grosjean en prensa). Estas prácticas arcaicas preagropecuarias condujeron a la obtención de recursos más confiables con menor desgaste de energía y movilidad.

Episodio 3: Pastoralismo, caza, recolección y horticultura formativa (4 000-2 000 a.P.)

Las ocupaciones arcaicas tardías tienden a localizarse en ecorrefugios (i.e., loci de productividad excepcionales) a alturas moderadas que gradualmente transitan de un régimen de aridez regional (3 000 a.P.) a un clima con mayor humedad (Núñez et al. manuscrito). La explotación de áreas forrajeras entre las tierras medias (Loa medio y borde de la cuenca de Atacama) a las tierras altas (alta Puna 4 000 a 4 500 m) acentúan la crianza de camélidos domésticos, caza alternativa e inicio de prácticas hortícolas y recolección especializada en las quebradas intermedias y oasis piemontanos.

La población es más densa, tiende a la sedentarización y se incrementa la producción de alimentos (Núñez 1992a,b).

Episodio 4: Agricultura intensiva, pastoralismo especializado y caza recolección complementaria (2 000 a.P. - S. XVI)

El manejo de técnicas de regadío y uso de suelos entre los 2 000 a 3 000 m de altura permitió un desarrollo agrícola en las cuencas del Loa y Atacama (Núñez 1970), combinada con prácticas pecuarias de crianza de llamas y alpacas entre los 2 500 a 3 500 m de altura. Sobre los 3 500-4 000 m de altura la actividad humana se limitó a ocupaciones estacionales. De esta manera, durante este período, la mayor concentración demográfica precolombina habría ocurrido en los loci fluviales donde actualmente se localizan los asentamientos de tradición Atacameña, a base del cultivo especializado de maíz y pastoreo de camélidos.

Episodio 5: Interacción europea-indígena (S. XVI- S. XVIII) y episodio industrial (S. XIX y XX)

En sólo 300 años la colonización europea del área impuso un cambio sustancial en el uso de los suelos (véase Crosby 1972 para una discusión general). El complejo indígena de cultivos semitropicales (e.g., maíz, cucurbitáceas, *Phaseolus*, *Chenopodium quinoa*, *Capsicum*) es interferido por los cultivos dominantes de trigo, alfalfa, cebada y frutas de Castilla. La fauna local mayor (camélidos) fue reemplazada por equinos, caprinos, ovinos, bovinos, porcinos y aves de corral. En forma paralela se generaron nuevos patrones de manejo de recursos y usos de la tierra que llevaron a la sobreexplotación de las praderas, una intensificación en el cultivo de alfalfa (para alimentar a la gran masa de herbívoros introducidos), sobreexplotación y drástica reducción de las poblaciones de árboles y arbustos nativos (e.g., *Prosopis spp*, *Polylepis*) usados

en fundiciones mineras, construcciones y cocinas.

Desde finales del siglo pasado hasta la década de los cuarenta, los efectos anteriores se intensifican con la demanda generada por las nuevas ciudades del desierto, las oficinas salitreras, expresado en el tránsito y comercialización del ganado en pie, y la regresión de las vegas y bofedales debido a la captación de aguas para la explotación minera. A ello posteriormente se agrega el abandono de tierras y actividades agrícolas por la crisis relacionada al término de las remesas de ganado que pasaban por el área y la emigración del componente indígena a consecuencia de la atracción generada por los centros urbanos.

UN CASO DE ESTUDIO: EL AYLLO DE BETER

La localidad de San Pedro de Atacama ha estado constituida históricamente por varios ayillos o sectores independientes de residencia y cultivo (Fig. 11a), habitados por los descendientes de los antiguos indígenas atacameños que hablaban la lengua conocida como kunza (Núñez 1992a). Actualmente se reconocen los ayillos de Cuchabrache, Catarpe, Tambillo, Guachar, Quito, Condeduque, Larache, Solcor, Yaye, Checar, Sequitor, Solor, Coyo, Cucuter, Calar, Vilama, Poconche, Beter y Tulo. El poblado de San Pedro, alrededor del cual se ubican estos ayillos, en su crecimiento urbanístico ha abarcado terrenos de los ayillos Condeduque, Solor y Larache. Los ayillos más relevantes, tanto en términos demográficos como productivos, son los de Quito y Condeduque, ubicados al norte del poblado de San Pedro, y Solcor, Larache, Yaye, Checar, Sequitor, Solor y Coyo, al sur del mismo. Los ayillos menos importantes son los más alejados, que tienen muy pocos o ningún residente permanente y han visto disminuir notoriamente su superficie de cultivo. En esta situación se encuentran cuatro ayillos ubicados al norte por el cajón que forma el río San Pedro (Cuchabrache, Ca-

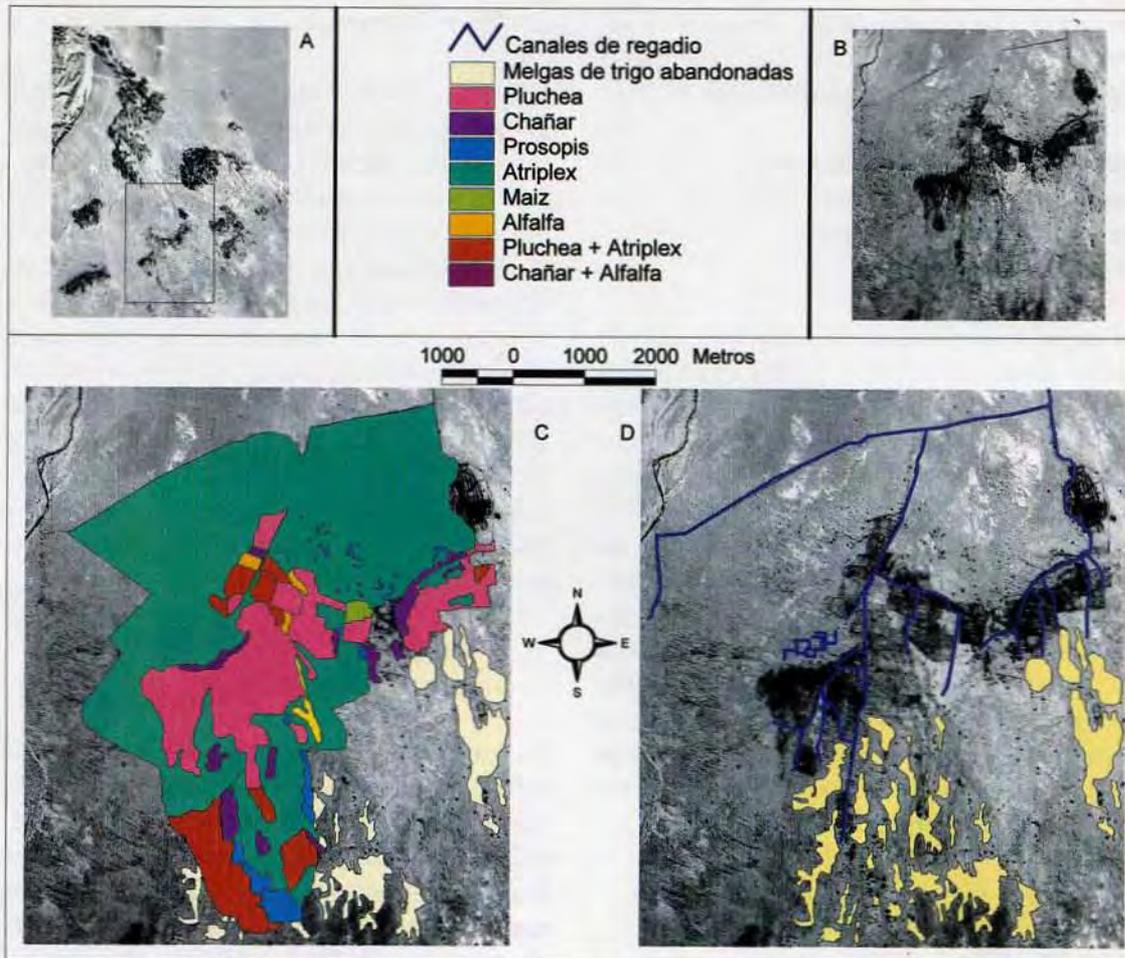


Fig. 11: Heterogeneidad del paisaje para el ayllu de Beter, representada por medio de un Sistema de Información Geográfica (SIG). a) Vista panorámica del área de San Pedro de Atacama y ayillos; en el recuadro se muestra el ayllu de Beter. b) Ayllu de Beter. c) Estructura del paisaje y uso del suelo en el ayllu de Beter. d) Sistemas de canales y melgas de trigo.

Landscape heterogeneity for the ayllu of Beter, represented by means of a Geographic Information System (GIS). a) Panoramic view of the San Pedro area and ayillos; the inset shows the ayllu of Beter. b) The ayllu of Beter. c) Landscape structure and land use at the ayllu of Beter. d) Channel systems and wheat beds.

tarpe, Tambillo y Guachar); dos al noreste, en el curso del río Vilama (Calar y Vilama); y cuatro ayillos que se ubican al sur, entre los cuales se encuentra Beter (junto a Cúcuter, Poconche y Tular). En la actualidad, la mayoría de los ocupantes de estos ayillos marginales residen en los ayillos más importantes o en el mismo poblado de San Pedro, desde donde acuden a trabajar sus predios.

El ayllu de Beter se ubica en un típico ambiente de oasis afectado en la actualidad por fuerte erosión y la acción de la deposición de arenas eólicas que han cubierto

parcialmente el poblado con dunas de varios metros de alto y de extensión. A pesar de su abandono actual, este ayllu fue escenario de una serie de eventos de interacción hombre-ambiente, manifiestos en la presencia de ocupaciones precolombinas, coloniales y recientes.

Las sociedades pre y poshispánicas adoptaron distintos sistemas de organización política, económica y social, cuyos cambios a través del tiempo afectaron la estructura del paisaje y el funcionamiento de sus ecosistemas. Por ejemplo, la expansión

de territorios dedicados a la agricultura intensiva, con regadío superficial, debió afectar procesos ecosistémicos y la diversidad y abundancia de especies nativas, acelerando los procesos de desertificación y erosión de los suelos. Por otro lado, los cambios climáticos asociados a un franco proceso de desertización ocurrido en los últimos 3 000 años (Grosjean et al. 1995) fueron un importante factor de transformación de las condiciones naturales, con efectos gatillantes en las economías y sistemas de vida de las poblaciones locales, dependientes de una base de recursos que se hacía cada vez más inestable.

Con el objeto de evaluar las variaciones en el uso del espacio y de los recursos bióticos y abióticos, en los ambientes áridos del Salar de Atacama, se practicaron una serie de excavaciones arqueológicas e indagaciones antropológicas en los asentamientos catastrados en esta área. Las pesquisas arqueológicas estuvieron orientadas a determinar, sobre la base de dataciones radiocarbónicas, la profundidad cronológica de la ocupación de Beter, la filiación cultural de los grupos que habitaron el lugar, su ámbito espacial de interacción social (redes de intercambio) y los cambios ocurridos en sus modos de vida a través del tiempo. En el distrito de Beter se inventariaron tres localidades arqueológicas contiguas: (a) Beter 1, colonial y republicano, (b) Beter 2, prehispánico, al oeste de Beter 1, y (c) Beter 3, prehispánico, al norte de Beter 1. Estos sitios forman parte de una extensa área poblacional que encierra actividades humanas desde el siglo XII-XIII de nuestra era, hasta comienzos del siglo XX, cuando el lugar es prácticamente abandonado por emigración de sus residentes, produciéndose la invasión de las arenas eólicas en ciertos sectores.

El área recibe escasa pluviosidad, por lo tanto depende casi exclusivamente de irrigación artificial para generar una agricultura intensiva. Este riego tecnificado corresponde a una compleja red de canales de regadío (Fig. 11d), cuyo canal matriz se co-

necta con el río San Pedro, a unos 25 km de Beter, hasta 1965 y posteriormente con la red que viene del río Vilama. El sistema de regadío suma varios kilómetros de largo y encierra varias etapas de expansión, vinculadas a la incorporación de nuevos y más alejados campos de cultivos, dependientes de las fluctuaciones en el curso del río San Pedro y la napa freática. A base de las evidencias arqueológica, antropológica y palinológica recopilada en terreno y fuentes etnohistóricas, se puede postular la siguiente secuencia de eventos de interacción hombre-ambiente en el área de Beter.

Evento prehispánico

Los resultados radiocarbónicos de excavaciones estratigráficas en Beter-3, señalan un clímax ocupacional en el período intermedio tardío. Los asentamientos debieron integrar áreas de cultivos ubicadas en áreas aledañas, que corresponderían al ayllu actual y eventualmente el sector donde se localiza Beter-1 (poblado hispano-indígena). El cultivo predominante fue el maíz, complementado con la recolección de frutos de *Prosopis* sp. La ocupación debió iniciarse con la canalización de agua de regadío desde el río San Pedro. La alta densidad de fragmentos de cerámica superficial (Beter-3 y Beter-2) señala que la ocupación poblacional cubrió una extensa área.

El análisis palinológico del perfil de Beter-3, revela la dominancia de Chenopodiaceas (aff. *Atriplex*), Poaceae (aff. *Distichlis*), y la presencia discontinua de Mimosaceas (aff. *Prosopis*), Asteraceas y Poaceas. Esto revela la existencia de un régimen climático árido similar al actual, puntuado por eventos más húmedos, que permitieron la presencia de Poaceas y Asteraceas, probablemente asociados a una intensificación de la precipitación convectiva de invierno y/o a crecidas del río San Pedro. En términos vegetacionales se infiere una vegetación similar a la actual, probablemente dominada por *Atriplex*, *Distichlis* y *Prosopis*.

Evento hispánico-indígena

Aunque el estudio de Casassas (1974) no señala la existencia del ayllu de Beter durante el siglo XVII, es muy probable que desde fines de ese siglo hasta los años 1770-1775 (Hidalgo 1978), se haya desarrollado como "pueblo de indios", siguiendo un patrón arquitectónico español. A través de este tipo de asentamiento, bajo una autoridad indígena, se introducían los cambios socioeconómicos, culturales y religiosos que impulsaba el sistema colonial. A fines del siglo XVIII se urbaniza San Pedro de Atacama, imponiéndose una política obligada de centralización demográfica orientada a acercar las poblaciones de los ayllos al nuevo centro poblado.

Durante el desarrollo colonial de Beter, las excavaciones señalan la presencia de la mayoría de los cambios introducidos por los europeos, en donde el trigo comenzó a reemplazar la producción maicera, con una prolongación de la canalización aguas abajo del ayllu actual de Beter (Fig. 11d). Las siguientes innovaciones guardan relación con la modificación del paisaje y de la cultura local: 1) La presencia de más de seis grandes hornos para la fundición de metales y eventualmente carbón de leña, señalaría la explotación de los bosques aledaños de Algarrobos y chañares, iniciándose así un proceso de degradación del paisaje y el avance de las dunas en ciertos sectores. 2) La presencia de basuras de fundición, escorias, municiones, minerales de cobre, moldes, incluyendo obras de orfebrería cívica y religiosa, demostraría un intenso uso de combustible de madera, paralelo al surgimiento de oficios no agrícolas de carácter artesanal (uso constatado de plomo, fierro y cobre). 3) La presencia de paja de trigo en todas las construcciones de adobe y tapiaduras habla a favor de un intenso cultivo de trigo (que reemplaza en importancia al maíz) en el ayllu actual y en los campos de melgas hoy observados al sur de Beter (Fig. 11d).

La implantación de este esquema hispano, aparte de la dominancia de la produc-

ción triguera, marca también otras dimensiones de la vida cotidiana (inferida a través de la presencia de cuentas de collares de vidrio, cerámica esmaltada, botones metálicos de origen o ancestro europeo) y económica (restos de aves, caballos, vacunos, frutales y otros cultivos importados).

Para incrementar el cultivo triguero en los sectores aledaños se utilizaron aguas de "avenidas" aluvionales y crecidas esporádicas del río. Este sistema se favorece por la resistencia de la variedad de trigo utilizada, a un régimen de menos turnos de riego. Cuando ocurrían estos eventos, se reactivaban los canales que regaban los campos de melgas ubicados entre el ayllu de Beter y el borde del salar. La importancia productiva de esta modalidad de cultivo se expresa en su extensión, un cálculo estimativo del área cubierta por los campos de melgas al sur de los ayllos de San Pedro de Atacama podría quintuplicar las 143 ha que tiene, por ejemplo, el actual ayllu de Larache.

Esta experiencia de expansión agrícola triguera hacia sectores de desagüe de río con aprovechamiento de aguas aluvionales, registrado para el período colonial y republicano en esta zona, permite plantear la hipótesis que este sistema pudo tener un origen precolombino para la siembra de maíz y otros productos del complejo indígena de cultivos semitropicales, siendo aplicable a otras áreas del norte de Chile, donde se repita este fenómeno (por ejemplo, Pampa Iluga). Estos amplios espacios, incultos por largos períodos de tiempos y, por tanto, no sujetos a un control territorial explícito como ocurría en los sectores de cultivo permanente en valles, oasis y quebradas, debieron transformarse en áreas de convivencia de grupos locales y foráneos durante las fases esporádicas de activación productiva generadas por eventos climáticos de aumento de las precipitaciones sobre la curva normal, en un posible marco de complementariedad (Murra 1972).

Evento republicano

El abandono del patrón residencial nucleado habría ocurrido a fines del siglo XVIII, des-

articulándose la única aldea estructurada colonial al sur de San Pedro. Con posterioridad, siglos XIX y XX, se instala un esquema de asentamiento disperso, con viviendas junto a las tierras de cultivo. Entre finales del S. XIX y prácticamente la primera mitad del S. XX, el área vivió un período de gran actividad económica, vinculada al desarrollo minero de la pampa salitrera.

El ayllu de Beter estuvo sembrado con alfalfa, para sostener el ganado local y, especialmente, las remesas de ganado vacuno en tránsito desde el noroeste argentino hacia las salitreras y centros urbanos. Dentro de los cultivos anuales, el trigo tenía la mayor importancia, aumentando su volumen de producción ocasionalmente cuando las condiciones climáticas permitían la activación de las áreas de melgas ubicadas al sur y regadas con aguas de avenidas. La crisis salitrera, la inauguración del ferrocarril a Argentina y la atracción migracional ejercida por el enclave minero cuprífero de Chuquicamata, produjeron una crisis agrícola y demográfica que afectó a toda la zona, y especialmente a los ayllos más marginales como Beter, iniciándose un proceso de abandono de este ayllu y el traslado de sus habitantes a sectores agrícolas más cercanos al poblado de San Pedro. Finalmente, el año 1965 cambia el sistema de riego de San Pedro y estos ayllos empiezan a regarse con aguas del río Vilama, de peor calidad, lo que termina por agudizar esta situación.

Durante su período activo, Beter sufrió la sobreexplotación de sus suelos, debido al incremento de la fauna doméstica europea que llevó asociado una política de imposición de cultivos de alfalfa, lo que también afectó la pradera natural, en la medida que el sistema de manejo también incluía el aprovechamiento de la oferta de forraje natural. A partir de su abandono productivo y de la disminución de su población, se inaugura un proceso de desertización y el área es afectada por densas acumulaciones de dunas favorecidas por la nula oposición de la actividad humana.

Los eventos señalados se verifican en la heterogeneidad del paisaje existente en el Beter actual (Fig. 11c), que representa una matriz seminatural donde existen diversas especies de vertebrados tales como roedores (3 especies) y aves (13 especies). Dada las condiciones actuales, y el contexto histórico que las sustentan, un escenario probable de cambio a nivel de paisaje en esta área es hacia una eventual agudización de las condiciones de desertización por efecto del avance de las dunas.

La historia de interacciones descritas para Beter pone de manifiesto la fragilidad de estos sistemas, su susceptibilidad a procesos degradativos como son el avance de las dunas asociados a la sobreexplotación de especies vegetales arbóreas y la introducción de especies exóticas. Sin embargo, lo importante de este análisis es que hace explícita la compleja trama de interacciones que han afectado históricamente a los ecosistemas del norte de Chile. Todo lo anterior hace suponer que el actual contexto de desarrollo social y económico, donde el agua es cada vez más un recurso limitante debido al incremento de las demandas por la actividad minera y turística, merece un escrutinio científico de sus potenciales efectos sobre los frágiles ecosistemas del área (e.g., Jaksic et al. 1997).

Proyecciones de la investigación

Una característica del proceso de conocimiento científico reside en su carácter acumulativo y provisorio. Para nuestro caso, estamos lejos aún de haber acumulado una base sólida de información acerca del funcionamiento de los ecosistemas en el norte de Chile. Se requieren más estudios, orientados a procesos ecosistémicos y que abarquen sitios tipos y por períodos de tiempo que permitan caracterizar adecuadamente la variabilidad de estos. Con lo que actualmente contamos es un catastro de los componentes de los ecosistemas y sus características de distribución y abundancia. Conocemos los grandes patrones en la estructura de es-

tos ecosistemas y tenemos una idea preliminar de su funcionamiento, incluyendo al hombre como componente. Sin embargo, existen aspectos que debieran ser considerados en futuros estudios en el área y para los cuales nuestro trabajo, resumido en esta contribución, representa un primer intento. Entre estos es necesario señalar:

a) Como resultado de este proyecto se cuenta con diversos sitios de estudio distribuidos en distintos ecosistemas y para los cuales existe información básica respecto de sus especies de flora y fauna componentes, así como características químicas de sus suelos. Sería deseable que futuros estudios en el área consideren estos sitios para, de esta manera, poder establecer tendencias temporales respecto de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas del área. Actualmente se reconoce en el monitoreo ecosistémico una herramienta necesaria para establecer tendencias y anticipar efectos negativos sobre los sistemas ecológicos.

b) Si bien es cierto nuestros estudios proveen información respecto de las tramas tróficas características de los distintos ecosistemas, es necesario profundizar este conocimiento resolviendo con mayor detalle las interacciones de transferencia de materia y energía en estos sistemas. La relativa simplicidad de estas representa una buena oportunidad para investigaciones futuras. De hecho, en Chile no se ha documentado a la fecha una trama trófica completa de un sistema terrestre.

c) La larga historia de ocupación humana de los ecosistemas del área, sumado a la gran cantidad de información arqueológica y antropológica disponible, ofrecen una oportunidad inmejorable para estudiar y profundizar las consecuencias de esta interacción hombre-ambiente y sus actuales efectos sobre la biodiversidad regional, especialmente considerando el panorama actual de cambios sociales y económicos que anticipan conflictos ambientales de proporciones en relación al uso del agua.

d) Los resultados de este estudio nos han permitido conocer mejor las especies

de flora y fauna presentes en el área. Sin embargo, aún desconocemos aspectos básicos de los factores que regulan sus poblaciones naturales y sus interacciones. Este representa un campo abierto para futuras investigaciones.

e) Finalmente, es necesario consignar que esta iniciativa de investigación sectorial, en la cual se reúne a un grupo de investigadores en diversas disciplinas para estudiar una región particular de nuestro territorio, debiera ser expandida e iterada al menos a través de las distintas ecoregiones presentes en Chile, considerando, en lo posible, sitios comunes para las distintas investigaciones, estableciéndose de esta manera sitios claves de investigación y futuro monitoreo.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue financiado por el proyecto FONDECYT 5960011, Programa Sectorial Biomasa y Climas Terrestres y Marinos en el Norte de Chile. Agradecemos en particular la ayuda prestada por CONAF II Región y especialmente por Alejandro Santoro. Se agradece además la colaboración en terreno de Gina Arancio, Hernán Cofré, Claudio Latorre, Paula Minear y Roberto Néspolo.

LITERATURA CITADA

- ALPERS CN & GH BRIMHALL (1988) Middle Miocene climatic change in the Atacama desert, northern Chile: evidence from supergene mineralization at La Escondida. *Geological Society of America Bulletin* 100: 1640-1656.
- ARROYO MTK, F SQUEO, JJ ARMESTO & C VILLAGRAN (1988) Effects of aridity on plant diversity on the northern Chilean Andes: Results of a natural experiment. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:55-78.
- BIODIVERSITY SUPPORT PROGRAM, CONSERVATION INTERNATIONAL, THE NATURE CONSERVANCY, WILDLIFE CONSERVATION SOCIETY, WORLD RESOURCES INSTITUTE, AND WORLD WILDLIFE FUND (1995). A regional analysis of geographic priorities for biodiversity conservation in Latin America and the Caribbean. Biodiversity Support Program, Washington, D.C. xxiii+116 pp.
- BOZINOVIC F & M ROSENMAN (1988) Comparative energetics of South American cricketid rodents.

- Comparative Biochemistry and Physiology 91A:195-202.
- BOZINOVIC F & PA MARQUET (1991) Energetics and torpor in the Atacama desert dwelling rodent *Phyllotis darwini rupestris*. *Journal of Mammalogy* 72:734-738.
- BOZINOVIC F, M ROSENMAN, FF NOVOA & RG MEDEL (1995) Mediterranean type of climatic adaptation in the physiological ecology of rodent species. En: Kalin-Arroyo MT, PH Zedler & MD Fox (eds) *Ecology and biogeography of mediterranean ecosystems in Chile, California, and Australia*: 347-362. Springer-Verlag, New York. 455 pp.
- BOZINOVIC F, JA LAGOS & PA MARQUET (en prensa) Geographic energetics of the Andean mouse *Abrothrix andinus*. *Journal of Mammalogy*.
- CARTAJENA I (en prensa) Determinación de restos de camélidos en los yacimientos del Loa Medio (II Región). *Estudios Atacameños*.
- CASASSAS JM (1974) La región Atacameña en el siglo XVII. Datos históricos socioeconómicos sobre una comarca de América Meridional. Universidad del Norte, Antofagasta.
- CAVIEDES CN (1973) A climatic profile of the north Chilean desert at latitude 20° South. En: Amiran DHK & AW Wilson (eds) *Coastal deserts, their natural and human environments*: 115-121. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- CRONON W (1983) Changes in the land: Indians, colonists, and the ecology of New England. Hill and Wang, New York.
- CROSBY AW (1972) *The Columbian exchange: Biological and cultural consequences of 1492*. Greenwood Press, Westport, Connecticut.
- DEGEN AA & M KAM (1986) Energy expenditure and water flux in three sympatric desert rodents. *Journal of Animal Ecology* 55:421-429.
- DI CASTRI F & E HAJEK (1976) *Bioclimatología de Chile*. Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago 107 pp.
- DINERSTEIN E, DM OLSON, DJ GRAHAM, AL WEBSTER, SA PRIMM, MP BOOKBINDER & G LEDER (1995) A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. WWF Fund and The World Bank, Washington, D.C. xvii+129 pp.
- DRUSS M (1977) Environment subsistence economy and settlement pattern of the Chiu-Chiu complex ca. 2700 to 1600 B.C. at the Atacama Desert, northern Chile. Ph.D. Dissertation Columbia University.
- ERICKSEN GE (1983) The Chilean nitrate deposits. *American Scientist* 71:366-374.
- FERNANDEZ J (1985) Reemplazo del caballo americano (*Perissodactyla*) por camélidos (*Artiodactyla*) en estratos del límite Pleistocénico-Holocénico de Barro Negro, Puna de Jujuy, Argentina. Implicaciones Paleambientales, faunísticas y ecológicas. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 16:137-152.
- FERNANDEZ J, V MARKGRAF, HO PANARELLO, M ALBERO, FE ANGIOLINI, S VALENCIO & M ARRIAGA (1991) Late Pleistocene/Early Holocene environments and climates, fauna, and human occupation in the Argentine Altiplano. *Geoarchaeology* 6:251-272.
- FOLLMAN G (1967) Die Flechtenflora de nordchilenischen Nebeloase Cerro Moreno. *Nova Hedwigia* 14:215-281.
- FORMAN RTT & M GODRON (1986) *Landscape ecology*. Wiley, New York.
- GRAF K (1992) Pollendiagramme aus den Anden. Eine Synthese zur Klimageschichte und Vegetationsentwicklung seit der letzten Eiszeit. *Schriftenreihe Physische Geographie* 34:1-138.
- GROSJEAN M (1994) Paleohydrology of Laguna Lejía (north Chilean Altiplano) and climatic implications for Late-glacial times. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109:89-100.
- GROSJEAN M & L NUÑEZ (1994) Lateglacial, early, and Middle Holocene environments, human occupation, and resource use in the Atacama (northern Chile). *Geoarchaeology* 9:271-286.
- GROSJEAN M, B MESSERLI, C AMMANN, MA GEYH, K GRAF, B JENNY, K KAMMER, L NUÑEZ, H SCHREIER, U SCHOTTERER, A SCHWALD, B VALERO-GARCES & M VUILLE (1995a). Holocene environmental changes in the Atacama Altiplano and paleoclimatic implications. *Bulletin de l'Institut Français des Etudes Andines* 24:585-594.
- GROSJEAN M, MA GEYH, B MESSERLI & U SCHOTTERER (1995b) Late glacial and early Holocene lake sediments, groundwater formation and climate in the Atacama Altiplano 22-24°S. *Journal of Paleolimnology* 14:241-252.
- GUNDERMANN H (1984) Ganadería Aymara, ecología y forrajes: evaluación regional de una actividad productiva andina. *Revista Chungará* 12:99-124.
- GUTIERREZ JR, F LOPEZ-CORTES & PA MARQUET (en prensa) Vegetation in an altitudinal gradient along the Río Loa in the Atacama Desert of northern Chile. *Journal of Arid Environments*.
- GUTTE P (1988) Der anthropogene Einfluss in der Puna-Region Zentralperu. *Flora* 180:31-36.
- HAIM A & I IZHAKI (1995) Comparative physiology of thermoregulation in rodents: adaptations to arid and mesic environments. *Journal of Arid Environments* 31:431-440.
- HANNAH L, JJ CARR & A LANKERANI (1995) Human disturbance and natural habitat: A biome level analysis of a global data set. *Biodiversity and Conservation* 4: 128-155.
- HESSE B (1982a) Animal domestication and oscillating climates. *Journal of Ethnobiology* 2:1-15.
- HESSE B (1982b) Archeological evidence for camelid exploitation in the Chilean Andes. *Saugetierkundliche Mitteilungen* 30:201-211.
- HESSE B (1984) Archaic exploitation of small mammals and birds in northern Chile. *Estudios Atacameños* 7:42-61.
- HESSE B (1986) Buffer resources and animal domestication in prehistoric northern Chile. *Archaeozoologia* 1986: 73-85.
- HESSE B & O HESSE (1979) *Archaic animal exploitation in inland northern Chile*. Smithsonian Institution, Washington D.C.
- HIDALGO, J (1978) Incidencias de los patrones de poblamiento en el cálculo de la población del Partido de Atacama desde 1752 a 1804. Las revisitas inéditas de 1787-1792 y 1804. *Estudios Atacameños* 6:53-111.
- JACKSON D & A BENAVENTE (1994) Secuencia, cambios y adaptación de los cazadores-recolectores de la microcuena de Chiu-Chiu, Provincia del Loa. *Chungará* 26:49-64.
- JAKSIC FM, PA MARQUET & H GONZALEZ (1997) Una perspectiva ecológica sobre el uso del agua en el Norte Grande. *Estudios Públicos* 68: 171-195.
- LAVALLEE D (1985) L'occupation préhistorique des hautes terres andines. *L'Anthropologie (Paris)* 89:409-430.
- LEEMANS R & G ZUIDEMA (1995) Evaluating changes in land cover and their importance for global change. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 76-81.
- LE PAIGE G (1965) San Pedro de Atacama y su zona. *Anales de la Universidad del Norte* 4. Antofagasta.

- LOGAN RF (1968) Causes, climates, and distribution of deserts. En: Brown Jr. GW (ed) *Desert Biology*: 21-50. Academic Press, New York.
- LYNCH TF (1986) Climate change and human settlement around the Late-Glacial Laguna de Punta Negra, northern Chile: The preliminary results. *Geoarcheology* 1:145-162.
- MACMILLEN RE (1983) Adaptive physiology of heteromyid rodents. *Great Basin Naturalist Memoirs* 7:65-76.
- MACMILLEN RE & D HINDS (1983) Water regulatory efficiency in heteromyid rodent: A model and its application. *Ecology* 64:52-164.
- MALANSON GP (1993) *Riparian landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge. x+296 pp.
- MARQUET PA (1994) Diversity of small mammals in the Pacific Coastal Desert of Peru and Chile and in the adjacent Andean area: Biogeography and community structure. *Australian Journal of Zoology* 42:527-542.
- MCDONNELL MJ & STA PICKETT eds (1993) *Humans as components of ecosystems. The ecology of subtle human effects and populated areas*. Springer-Verlag, New York. xxi+364 pp.
- McNAB BK (1979) Climatic adaptation in the energetics of heteromyid rodents. *Comparative Biochemistry and Physiology A. Comparative Physiology* 62:813-820.
- McNAB BK (1992) The comparative energetics of rigid endothermy: the Arvicolidae. *Journal of Zoology* London 227:585-606
- MESSERLI B, M GROSJEAN, G BONANI, A BURGI MA GEYH, K GRAF, K RAMSEYER, H ROMERO, U SCHOTTERER, H SCHREIER & M VUILLE (1993) Climate change and natural resource dynamics of the Atacama altiplano during the last 18,000 years: A preliminary synthesis. *Mountain Research and Development* 13:117-127.
- MOLINA EG & AV LITTLE (1981) Geoecology of the Andes: the natural science basis for research planning. *Mountain Research and Development* 1:115-144.
- MORENO PI, C VILLAGRAN, PA MARQUET & LG MARSHALL (1994) Quaternary paleobiogeography of northern and central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 487-502.
- MORTIMER C (1973) The Cenozoic history of the southern Atacama Desert. *Journal of the Geological Society (London)* 129: 505-526.
- MORTIMER C (1980) Drainage evolution in the Atacama Desert of northernmost Chile. *Revista de Geología de Chile* 11: 3-28.
- MORTIMER C & N SARIC (1975) Cenozoic studies in northernmost Chile. *Geologische Rundschau* 64: 395-420.
- MURRA J (1972) El control vertical de un máximo de pisos ecológicos en la economía de las sociedades andinas. En: Instituto de Estudios Peruanos (ed) *Formaciones económicas y políticas del mundo andino*: pp. 234-248. Instituto de Estudios Peruanos, Perú.
- NIEMEYER H & P CERECEDA (1984) *Hidrografía. Tomo VIII. Colección Geografía de Chile*. Instituto Geográfico Militar, Santiago. 320 pp.
- NOY-MEIR I (1973) Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:25-51.
- NOY-MEIR I (1985) Desert ecosystems structure and function. En: M. Evenari M, I Noy-Meir & DW Goodall (eds) *Hot deserts and arid shrublands*: 93-103. Elsevier, Amsterdam.
- NUÑEZ L (1965a) Prospección arqueológica en el norte de Chile. *Estudios Arqueológicos* 1. Universidad de Chile, Antofagasta.
- NUÑEZ L (1965b) Desarrollo cultural prehispánico del norte de Chile. *Estudios Arqueológicos* 1:37-85.
- NUÑEZ L (1970) *Agricultura prehistórica en los Andes meridionales*. Editorial Orbe, Santiago.
- NUÑEZ L (1971) Secuencia y cambio de los asentamientos humanos en la desembocadura del río Loa en el norte de Chile. *Boletín de la Universidad de Chile* 112:3-24.
- NUÑEZ L (1980) Cazadores tempranos en los Andes meridionales. *Evaluación cronológica de las industrias líticas del norte de Chile*. *Boletín de Antropología Americana* 2:87-120.
- NUÑEZ L (1981) Asentamiento de cazadores-recolectores tardíos de la Puna de Atacama: Hacia el sedentarismo. *Chungará* 8:137-167.
- NUÑEZ L (1983a) Paleoindian and Archaic cultural periods in the arid and semiarid regions of northern Chile. *Advances in World Archeology* 2:161-203.
- NUÑEZ L (1983b) Paleo-indio y arcaico en Chile: Diversidad, secuencias y procesos. Ediciones Cuicuilco, México.
- NUÑEZ L (1992a) *Cultura y conflicto en los oasis de San Pedro de Atacama*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- NUÑEZ L (1992b) *Ocupación arcaica en la puna de Atacama: secuencia, movilidad y cambio*. En: Meggers B (ed) *Prehistoria sudamericana. Nuevas perspectivas*: 283-317. Taraxacum, Washington, D.C.
- NUÑEZ L & J VARELA (1967-1968) Sobre los recursos de agua y el poblamiento prehispánico de la costa del norte de Chile. *Estudios Arqueológicos* 304:7-41.
- NUÑEZ L & T DILLEHAY (1978) *Movilidad giratoria, armonía social y desarrollo en los Andes meridionales: Patrones de tráfico e interacción económica*. Universidad del Norte, Antofagasta.
- NUÑEZ L & C SANTORO (1988) Cazadores de la puna seca y salada del área centro-sur andina (norte de Chile). *Estudios Atacameños* 9:11-60.
- NUÑEZ L & M GROSJEAN (en prensa) Ambiente glacial tardío, holoceno temprano y medio, ocupaciones humanas y uso de recursos en la cuenca de Atacama (norte de Chile). *Estudios Atacameños*.
- OLMOS OF (1985) Análisis de fauna arqueológica: Un indicador cultural de adaptación humana al desierto. *Chungará* 15:45-58.
- PEFAUR JE (1982) Dynamics of plant communities in the lomas of southern Peru. *Vegetatio* 49:163-171.
- PETERS RH (1983) *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge. 329 pp.
- POLLARD GC & IM DREW (1975) Llama herding and settlement in prehispanic northern Chile: Application of an analysis for determining domestication. *American Antiquity* 40:296-305.
- RAUH W (1985) The Peruvian-Chilean deserts. En: M. Evenari M, I Noy-Meir & DW Goodall (eds) *Hot deserts and arid shrublands*: 239-266. Elsevier, Amsterdam.
- REDON J (1982) Lichens of arid South America. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 53:337-339.
- REIG OA (1987) An assessment of the systematics and evolution of the akodontines, with the description of new fossil species of *Akodon* (Cricetidae: Sigmodontinae). *Fieldiana Zoology New Series* 39: 347-400.
- ROFF DA (1992) *The evolution of life histories. Theory and analysis*. Chapman & Hall, New York. 535 pp.
- RICKLEFS RE (1996) Avian energetics, ecology and evolution. En: Carey C (ed) *Avian energetics and nutritional ecology*: 1-30. Chapman & Hall, New York. 542 pp.
- RUNDEL P (1978) Ecological relationships of desert fog zone lichens. *Bryologist* 81:277-93.

- RUNDEL PW & M MAHU (1976) Community structure and diversity of a coastal fog zone in northern Chile. *Flora* 165:493-505.
- RUNDEL PW, MO DILLON, B PALMA, HA MOONEY, SL GULMON & JR EHLERINGER (1991) The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso* 13:1-49.
- RUSSELL, EWB (1997) *People and the land through time*. Yale University Press, New Haven. xx+306.
- SCHMIDT-NIELSEN K (1990) *Animal physiology: adaptation and environment*. Fourth edition. Cambridge University Press, Cambridge. 602 pp.
- SINCLAIR C (1985) Dos fechas radiocarbónicas del alero Chulqui, río Toconce: noticia y comentario. *Chungará* 14:71-80.
- SOLBRIG OT (1976) The origin and floristic affinities of South American temperate deserts and semideserts. En: Goodall DW (ed) *Evolution of desert biota*:7-50. University of Texas Press.
- STOERTZ GE & GE ERICKSEN (1974) Geology of salars in northern Chile. US Geological Survey Professional Paper 811: 1-65.
- TROLL C (1968) Geo-ecology of the mountain regions of the tropical Americas. *Colloquium Geographicum*, vol. 9. Geographisches Institut der Universität, Bonn.
- VELOSO A & E BUSTOS-OBREGON editores (1982) *El ambiente natural y las poblaciones humanas de los Andes del Norte Grande de Chile* (Arica, Lat. 18° 28' S). Volumen I. ROSTLAC, Montevideo. 327 pp.
- VILLAGRAN C, JJ ARMESTO & MTK ARROYO (1981) Vegetation in a high Andean transect between Turi and Cerro León in northern Chile. *Vegetatio* 48:3-16.
- VILLAGRAN C, JJ ARMESTO & MTK ARROYO (1982) La vegetación en los Andes del Norte de Chile (18 - 19 Sur). En: Veloso A & E Bustos-Obregón (eds) *El ambiente natural y las poblaciones humanas de los Andes del Norte Grande de Chile* (Arica, Lat. 18° 28' S). Volumen I:13-69. ROSTLAC, Montevideo.
- VILLAGRAN C, MTK ARROYO & C MARTICORENA (1983) Efectos de la desertización en la distribución de la flora andina de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 56:137-157.
- VITOUSEK PM (1994) Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology* 75:1861-1876.
- WEISCHET W (1975) Las condiciones climáticas del desierto de Atacama como desierto extremo de la tierra. *Norte Grande* 1: 363-373.
- WILSON EO (1992) *The diversity of life*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.
- WING ES (1986) Domestication of Andean mammals. En: Vuilleumier F & M Monasterio (eds) *High altitude tropical biogeography*: 246-264. Oxford University Press, New York.
- WINTERHALDER B & RB THOMAS (1978) Geocology of southern highland Peru: A human adaptation perspective. University of Colorado, Institute of Arctic and Alpine Research. Occasional Paper 27.
- YACOBACCIO HD (1984-1985) Una adaptación regional de cazadores-recolectores en los Andes centro-sur. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 16:165-173.