

## **Cantidad mínima de lluvia que induce la germinación en un semidesierto andino, la Prepuna (Potosí, Bolivia)**

Minimum amount of rain inducing germination in an Andean semidesert, the Prepuna (Potosí, Bolivia)

**Ramiro Pablo López**

Herbario Nacional de Bolivia  
Campus Universitario, calle 27 s/n, Cota Cota  
Casilla 35121, Correo Electrónico: rplopez@ceibo.entelnet.bo  
La Paz, Bolivia

### **Resumen**

Llevé a cabo experimentos de germinación para determinar la cantidad mínima de agua que suscita la germinación (umbral de respuesta) del banco de semillas persistente de un semidesierto andino con lluvias estivales, la Prepuna, y también para conocer la respuesta de las semillas a diferentes niveles de precipitación simulada, todo ello en el ámbito de las teorías sobre el comportamiento de la reserva de semillas en ambientes áridos y semiáridos. Los experimentos fueron efectuados en pequeñas macetas que distribuí en un diseño de bloques aleatorizados. Hubo seis tratamientos de riego: 0 (control), 15, 25, 40, 80 y 160 mm, que se adicionaron de manera acumulativa (dosis de 5 mm). El umbral de respuesta detectado fue de 40 mm. Los riegos superiores al umbral de germinación no produjeron resultados significativamente diferentes de los observados con 40 mm, lo que apunta a que la fracción de germinación es constante, y posiblemente relativamente alta, una vez superado el umbral de respuesta. El comportamiento de este banco de semillas tiene sentido si se considera el peculiar clima semidesértico de la Prepuna: lluvias estivales relativamente más confiables que las de otros desiertos.

Palabras clave: umbral de respuesta, Prepuna, banco de semillas persistente, anuales.

### **Abstract**

Germination experiments were carried out to determine the minimum water quantity that triggers germination (response threshold) of the persistent seed bank in an Andean semidesert with summer rains, the Prepuna, and also to know seed response to different levels of simulated precipitation, all in the context of theories about seed bank behavior in arid and semiarid environments. The experiments were done in small pots arranged in a randomized block design. There were six irrigation treatments: 0 (control), 15, 25, 40, 80 and 160 mm, that were added cumulatively (5 mm events). The response threshold detected was 40 mm. The irrigation above the germination threshold did not produce significantly different results from those observed with 40 mm, and that suggests the existence of a constant germination fraction, and possibly relatively high, once the response threshold is surpassed. The response of this seed bank makes sense if the peculiar semidesert climate of the Prepuna is considered: summer rains more reliable than those in other deserts.

Keywords: response threshold, Prepuna, persistent seed bank, annuals.

## Introducción

En los desiertos, las lluvias suelen ser infrecuentes, discretas e impredecibles (Noy-Meir 1973). En general, mientras menos precipitación anual se produzca en una localidad dada, menos confiable y predecible es la llegada de las lluvias. Algunas de las precipitaciones pueden ocurrir aisladas temporalmente y ser seguidas de prolongados períodos secos. Ello sería letal para una plántula en la eventualidad de que respondiera a ese estímulo hídrico.

Las plantas anuales (también conocidas como terófitas o efímeras) son las más sensibles a estas contingencias climáticas, pues durante la estación desfavorable existen sólo como semillas y corren el riesgo de desaparecer de una comunidad si reaccionan ante el estímulo equivocado. Por ello, son los principales componentes del banco de semillas persistente, característico de las zonas áridas. Éste se define como el conjunto de semillas capaz de perdurar en el suelo, por lo menos hasta la segunda estación de germinación posterior al momento de su liberación de la planta madre (Baskin & Baskin 1998).

Debe existir, en consecuencia, una cantidad mínima de lluvia que garantice a la planta la posibilidad de crecer y reproducirse. ¿Cuál debe ser, por tanto, la magnitud de las precipitaciones que induzca la germinación?

Esta cantidad mínima de lluvia se denomina "umbral de respuesta" (Vidiella & Armesto 1989). No son muchos los estudios que enfocan este problema. En el desierto de Mohave (Estados Unidos), se requiere por lo menos 25 mm de lluvia para inducir una germinación importante en la flora de anuales (Went 1948, 1949; Beatley 1974). Un nivel de precipitación equivalente (25 mm) fue necesario para producir la emergencia de algunas terófitas del sector occidental del también norteamericano desierto de Sonora (Tevis 1958). En estos dos desiertos existe un régimen bimodal de precipitaciones (verano e invierno), y consecuentemente están presentes anuales en ambas

estaciones. El umbral de respuesta de 25 mm resultó válido para los dos gremios.

Sin embargo, dadas las grandes diferencias de temperatura entre verano e invierno, las tasas de evapotranspiración difieren entre las dos estaciones. Se esperaría, entonces, que en realidad existiesen umbrales de respuesta diferentes. De hecho, Mott (1972, 1974) encontró, en el oeste de Australia (donde también existen lluvias y plantas anuales invernales y estivales), que 15 mm de lluvia desataban la germinación de las anuales de invierno, y que las anuales de verano requerían 25 mm. Por su parte, en un experimento de germinación que involucró a tres especies del desierto de Sonora, Freas & Kemp (1989) encontraron que el umbral de respuesta de una anual de verano difería del de otras dos anuales de invierno. La inducción de la germinación en aquélla se producía con sólo 15 mm de riego; en las anuales de invierno se requirieron 25 mm (exactamente lo inverso del caso anterior). Además, en la anual de verano (*Pectis angustifolia*) se produjo, en algunos casos, 100 % de germinación. Los resultados de Freas & Kemp parecen más bien reflejar la influencia de condiciones artificiales y/o el comportamiento particular de esas especies y no la tendencia general. Experimentos de germinación que involucren más especies pertenecientes a ambos gremios posiblemente reproducirían el patrón encontrado por Mott en Australia.

No obstante, otros resultados parecen apuntar a que los umbrales de germinación pueden ser distintos de 15 o 25 mm. En experimentos a cielo abierto, Vidiella & Armesto (1989) observaron que en un desierto costero chileno con lluvias invernales, las plantas nativas tuvieron un umbral de respuesta de al menos 40 mm; asimismo, ante el aumento del riego de 10 a 180 mm, el número de semillas germinadas se incrementó proporcionalmente. Por su parte, algunas anuales introducidas respondieron ante precipitaciones simuladas de tan solo 10 mm. El aumento de plántulas con los incrementos en el riego se debió a que algunas especies tenían umbrales de respuesta mayores a 40 mm.

Empero, en experimentos realizados en cámaras de crecimiento, Vidiella & Armesto (1989) encontraron que gran parte de las plántulas tenían un umbral de respuesta de alrededor de 15-20 mm y que la proporción de germinación de las especies consideradas individualmente no aumentaba ante riegos superiores a esa cantidad (respuesta del "todo o nada") (Vidiella & Armesto 1989; Armesto et al. 1993). Las diferencias las atribuyeron principalmente a la alternancia de estados mojados (después del riego) y más o menos secos (entre riegos) de las macetas situadas al abierto, lo que habría alterado el comportamiento germinativo de las plantas.

Según algunas observaciones, las semillas responden a pulsos de lluvia individuales más que cantidades acumuladas en varios eventos lluviosos (Mott 1972; Beatley 1974; Gutiérrez & Whitford 1987; Armesto et al. 1993). Sin embargo, los datos que avalen esa opinión son todavía escasos, y en su mayor parte se refieren a terófitas invernales. En realidad, los estudios en zonas con lluvias estivales son más bien escasos; en la Prepuna, son inexistentes.

Este estudio se inscribe en el ámbito de las teorías sobre el comportamiento del banco de semillas en ambientes áridos. Éstas abordan el problema de la fracción óptima de germinación en lugares con severas limitaciones de agua. Así, se conjeturan estrategias tales como (1) la latencia innata, con la existencia de fracciones de germinación constantes de año a año (Cohen 1966; Harper 1977); (2) la germinación predictiva (Cohen 1967; Venable & Lawlor 1980; Venable et al. 1993; Pake & Venable 1995, 1996), mediante la cual las plantas reconocerían ciertas señales ambientales que indicarían el advenimiento de condiciones adecuadas para la germinación, establecimiento, crecimiento y reproducción; (3) diferencias en las respuestas germinativas entre anuales de verano e invierno (Freas & Kemp 1989); y, finalmente, (4) los ya mencionados umbrales de germinación.

Con este trabajo quiero abordar específicamente el problema de los umbrales de respuesta de las semillas de un semidesierto

con lluvias de verano, la Prepuna. Se trata de un semidesierto en el cual la llegada de la estación lluviosa es más confiable que la de otros ecosistemas áridos: puede haber años con muy poca lluvia, pero, en general, hay precipitaciones todos los años. Se postula que el umbral de germinación de las semillas de esta formación es elevado (quizás superior a 25-40 mm), en razón de que así se evitaría el riesgo de germinación como respuesta a algunas lluvias tempranas que suelen ser seguidas por períodos calientes y secos, lo que resultaría letal para las plántulas. Parecería más plausible pensar que las anuales de verano necesitan más agua de lluvia para germinar que sus correspondientes invernales, pues las tasas de evaporación en el estío son muy altas, y una misma cantidad de lluvia es más efectiva para las plantas en invierno, pues queda disponible en el suelo más tiempo (p. ej., véase Mott 1974).

Por otro lado, se desea conocer el comportamiento germinativo de las plantas de este ecosistema ante el aumento de las lluvias una vez superado el umbral de respuesta. De los estudios realizados con algunas anuales de invierno, se conoce que la fracción de germinación se incrementa con el aumento de la precipitación (Mott 1974; Freas & Kemp 1989; Vidiella & Armesto 1989). Con las anuales de verano, parece ser que cantidades de agua que superen el umbral no generan fracciones de germinación mayores (véase Tevis 1958; Mott 1974). Incluso se reportan proporciones de germinación del 100% (Freas & Kemp 1989).

Podría también esperarse, en consecuencia, que una vez superado el umbral de respuesta se produjese, en las anuales de semidesiertos con estación lluviosa relativamente confiable, una proporción germinativa alta y más o menos constante, independiente de la cantidad de lluvia recibida adicionalmente. Esto tiene sentido: si las lluvias son hasta cierto punto "confiables", a su llegada convendría optimizar la germinación en vez de mantener un banco de semillas abundante, que en esas condiciones no sería adaptativo. Tampoco sería necesaria una respuesta predictiva, lo que supondría la

inversión de recursos en mecanismos de monitoreo ambiental, innecesarios si el ambiente ofrece ciertas seguridades.

### Área de estudio

El nombre Prepuna alude a una provincia fitogeográfica según Cabrera (1951, 1976). Para Morello (1958), esta zona es una de las formaciones (el cardonal) de uno de los tipos de vegetación (estepa de arbustos) que él reconoce en la provincia fitogeográfica del Monte. En realidad, la Prepuna es más que sólo el cardonal; tiene otros tipos de vegetación (Cabrera 1976). En cualquier caso, ambos la sitúan en las laderas montañosas del norte argentino, entre 1000-2000 y 3000-3400 m sobre el nivel del mar, dependiendo de la latitud (Fig. 1). En Bolivia, una inspección de las características climáticas, y sobre todo de la flora y vegetación de las montañas del sur, nos permite ver que la Prepuna penetra en su territorio, llegando hasta los 20° de latitud, más o menos, ocupando un intervalo altitudinal de entre 2300 y 3400 m (Fig. 2).

Las muestras de suelo para los experimentos de germinación se tomaron de diferentes lugares de la provincia Nor Chichas, Potosí (comprendidos entre la coordenadas 20° 15' y 21° 01' S, 65° 30' y 65° 40' O; altitud: 2900-3100 m), en enero de 1999, lo que significa que se trabajó con el banco persistente<sup>1</sup> (Fig. 3). El relieve es predominantemente montañoso, aunque no es abrupto, y de hecho existen fondos de valle bastante amplios. Las precipitaciones en la Prepuna boliviana oscilan en torno a los 300 mm anuales. La comunidad vegetal dominante es el chaparral de leguminosas y cactáceas. Entre los elementos florísticos más o menos frecuentes se pueden citar *Prosopis ferox*, *Acacia feddeana*, *Trichocereus* spp., *Opuntia* spp., *Justicia riojana* (endémicos de la formación vegetal), *Bougainvillea spinosa*, *Gochnatia cardenasii*,

*Proustia cuneifolia*, *Cercidium andicola*, *Prosopis laevigata*, *Oreocereus celsianus*, *Baccharis boliviensis*, entre otros. En la época lluviosa (verano), las anuales son un elemento importante de la comunidad (*Pectis*, *Drymaria*, *Phacelia*, *Eragrostis*, *Heterosperma*, *Erioneuron*, *Munroa*, etc.).

Las muestras se obtuvieron de los primeros 2-3 cm de suelo bajo arbustos y entre arbustos, y provinieron de lugares con distinto relieve. Las mismas se llevaron a la ciudad de La Paz (zona sur, 3360 m; 16° 30' S, 68° 15' W), que es donde tuvo lugar el experimento. Allí, las temperaturas en verano, época de realización del trabajo, fluctúan entre 10 y 25°C, aproximadamente, y no difieren mucho de las zonas de la Prepuna consideradas en este estudio (unos 12-15°C de mínima y 30°C de máxima, aproximadamente). La humedad relativa promedio de La Paz en esta época se sitúa en torno a 70% (Montes de Oca 1997).

### Métodos

El experimento se llevó a cabo del 9 de febrero al 22 de marzo de 1999. Se mezclaron los contenidos de las muestras de suelo a fin de homogeneizarlas (Vidiella & Armesto 1989), y luego se distribuyeron en 60 recipientes de plástico. Los recipientes tenían 10 cm de diámetro (área = 78,5 cm<sup>2</sup>) por 4 cm de altura. Hubo seis tratamientos de riego: de 15, 25, 40, 80 y 160 mm, más un control sin riego, que se dispusieron en un diseño de 10 bloques completamente al azar. Las pequeñas diferencias en la cantidad de riego entre los tratamientos de la parte inferior del espectro de riego se debieron a que se quería determinar la existencia del umbral de respuesta, el cual pudiera ser comparado con los encontrados en otros estudios (p. ej., Went 1948; Tevis 1958; Beatley 1974; Mott 1974; Freas & Kemp 1989; Vidiella & Armesto 1989).

<sup>1</sup> Para muestrear el banco persistente libre, en lo posible, de las semillas del banco transitorio (lluvia de semillas) que se produce cada año, la muestra debe tomarse cuando las semillas de la estación de germinación correspondiente ya han emergido pero antes de que se hayan transformado en plantas adultas productoras de nuevos diseminulos.

Cantidad mínima de lluvia que induce la germinación en un semidesierto andino, la Prepuna

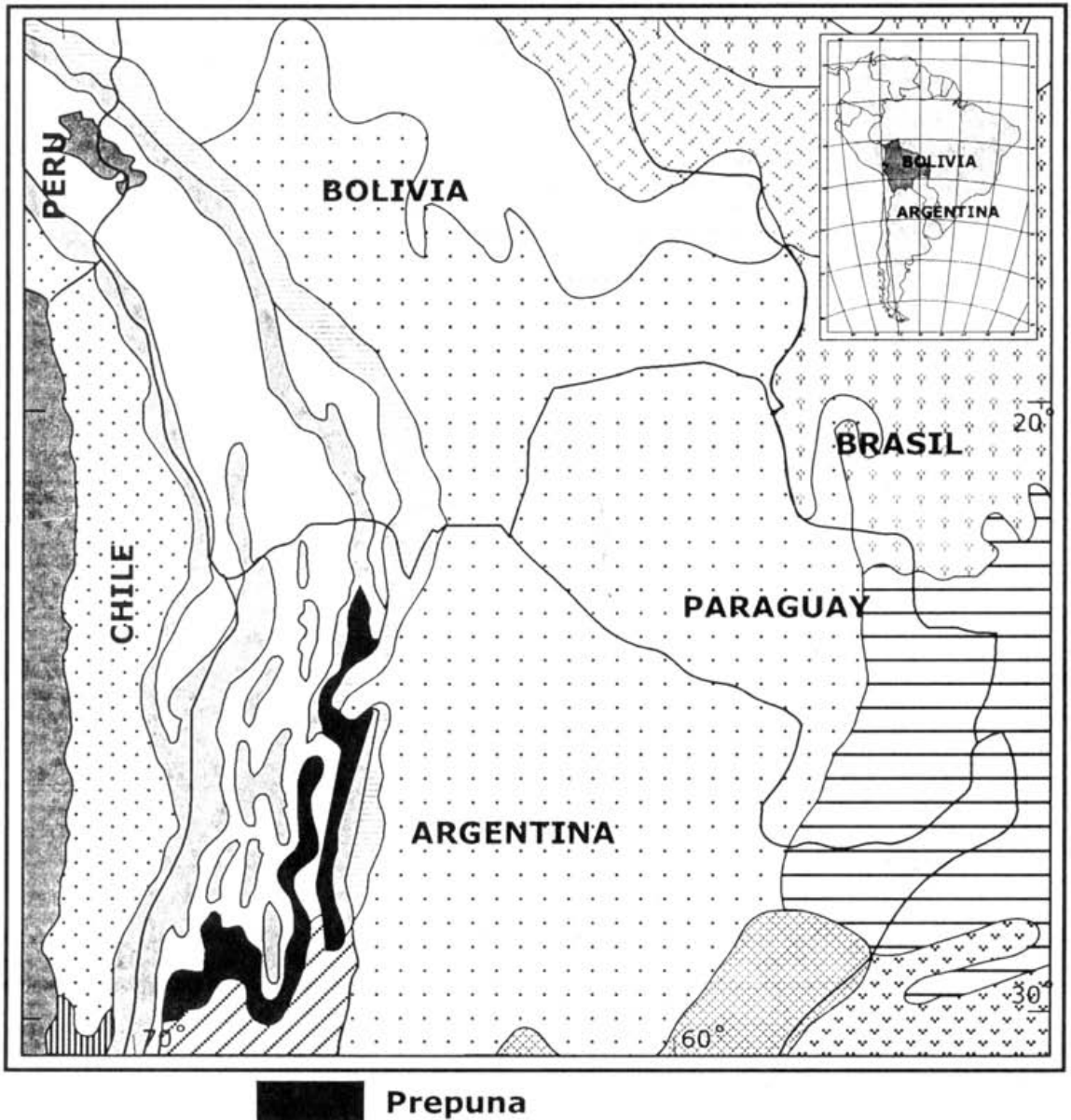
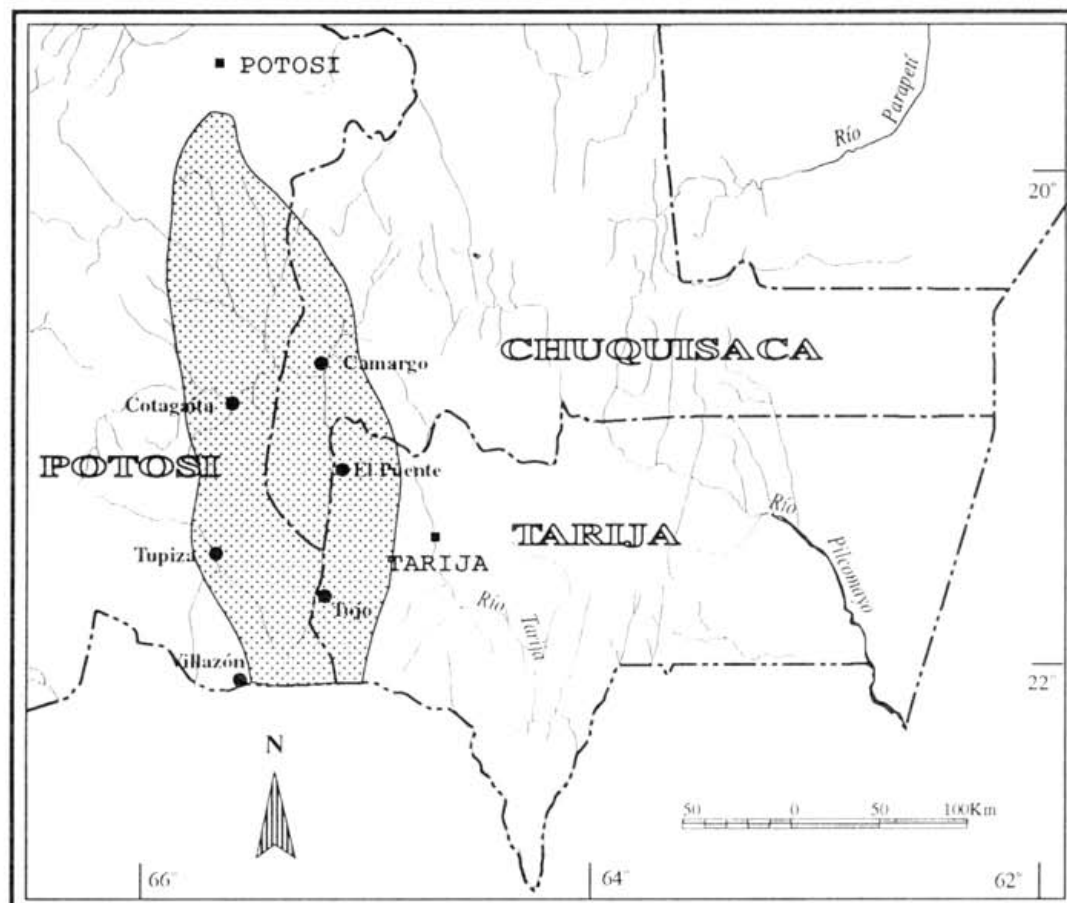


Fig. 1: La Prepuna en Argentina (redibujado de Cabrera & Willink 1973)



**Fig. 2:** Límites aproximados de la Prepuna en Bolivia. Localidades como Vitichi, Tumasla, Cotagaita, Tupiza (Potosí), Camargo, Villa Abecia, Culpina (Chuquisaca), El Puente, Paycho, Tomayapu y Tojo (Tarija), se encuentran dentro de esta provincia fitogeográfica.

Las muestras se mantuvieron a la intemperie pero fueron protegidas de las lluvias naturales. El agua de riego se aplicó en dosis diarias e interdiarias (buscando mantener el suelo siempre húmedo, aunque no estuvo siempre a capacidad de campo) que simulasen una precipitación de 5 mm hasta que se alcanzara la cantidad requerida por el tratamiento. El recuento de plántulas

se efectuó 1-2 días después de concluido el riego correspondiente a cada tratamiento. Después de ese tiempo no se verificaron nuevas emergencias.

Las diferencias entre tratamientos se evaluaron a través del análisis de varianza paramétrico, ANDEVA, pero con transformación raíz cuadrada de los datos, la cual tiende a normalizarlos.

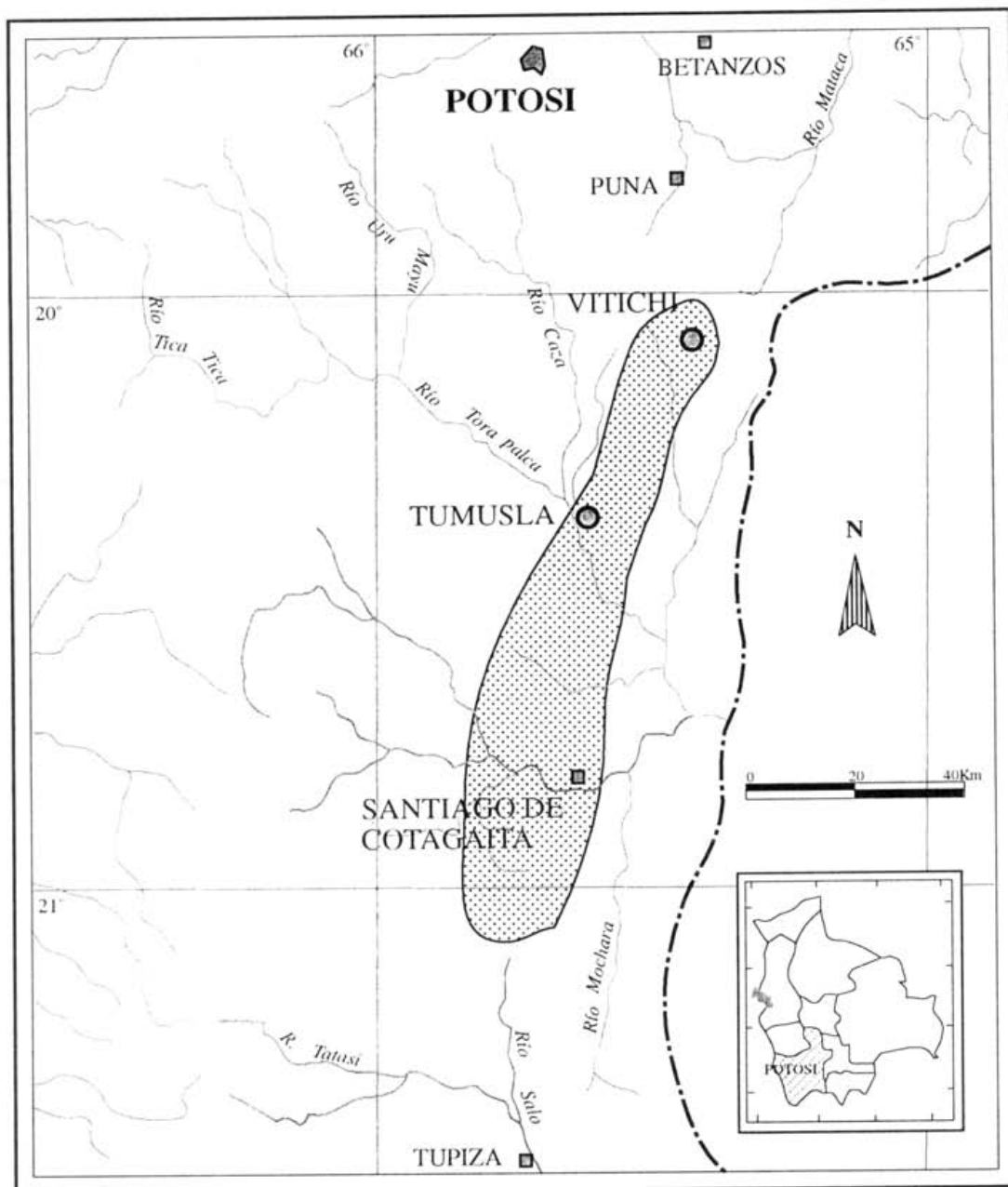


Fig. 3: Zona de la toma de muestras de suelo. Éstas fueron llevadas a la ciudad de La Paz para la realización de los experimentos de germinación.

## Resultados

La Tabla 1 muestra el número de plántulas existentes dos días después de la finalización de los tratamientos de lluvia simulada. Existe diferencia significativa entre los diferentes tratamientos de riego (Tabla 2). A partir del riego equivalente a 40 mm de precipitación se produjo un nivel de germinación importante. Para verificarlo, se empleó el análisis de Tukey, obteniéndose lo siguiente:

|       |       |       |       |       |       |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| (0)   | (15)  | (25)  | (160) | (40)  | (80)  |
| 0,707 | 0,759 | 0,811 | 1,217 | 1,346 | 1,351 |

donde los números entre paréntesis representan a los tratamientos, y los números situados debajo de éstos, a las medias de los tratamientos transformadas.

Se observan dos grupos: el de los tratamientos 0, 15 y 25, y el de los tratamientos 40 y 80. El tratamiento de 160 no difiere significativamente de ninguno de los valores de ambos grupos, pero una observación de los resultados de la tabla 1 apunta a que pertenecería al grupo de los tratamientos de

mayor riego. No parece plausible pensar que la fracción de germinación disminuya ante precipitaciones mayores; debería aumentar o mantenerse constante, y la segunda alternativa es la que aquí parece verificarse. La cantidad de 40 mm representaría, en consecuencia, el umbral de respuesta del banco de semillas de la zona estudiada. Esto supone que la fracción de germinación del banco de semillas de la zona estudiada no aumentaría con el incremento de las precipitaciones, como ocurre en otros desiertos, como el costero chileno (Vidiella & Armesto 1989).

## Discusión

Los resultados obtenidos avalan la hipótesis de que el umbral de respuesta de la reserva de semillas estudiadas de la Prepuna es relativamente alto, al menos en condiciones experimentales. Los datos muestran también que el aumento de la precipitación no parece inducir una germinación mayor del banco. Lo último supondría la inexistencia o escasa importancia de la germinación predictiva (Cohen 1967; Venable & Lawlor 1980) en las reservas de semillas de esta comunidad, y la existencia,

**Tabla 1: Número de plántulas presentes por maceta al final de cada uno de los tratamientos.**

| Precipitación simulada (en mm) |    |    |    |    |     |
|--------------------------------|----|----|----|----|-----|
| 0 (control)                    | 15 | 25 | 40 | 80 | 160 |
| 0                              | 0  | 0  | 3  | 0  | 1   |
| 0                              | 0  | 0  | 3  | 0  | 2   |
| 0                              | 0  | 0  | 1  | 2  | 0   |
| 0                              | 1  | 0  | 2  | 5  | 0   |
| 0                              | 0  | 1  | 1  | 1  | 0   |
| 0                              | 0  | 0  | 0  | 3  | 1   |
| 0                              | 0  | 0  | 3  | 3  | 1   |
| 0                              | 0  | 0  | 1  | 0  | 1   |
| 0                              | 0  | 0  | 1  | 1  | 5   |
| 0                              | 0  | 1  | 0  | 1  | 1   |
| 0                              | 1  | 2  | 15 | 16 | 12  |

**Tabla 2: Tabla de Andeva de los experimentos de germinación.**

| Fuente de variación | gl | SC                      | CM    | F    |   |
|---------------------|----|-------------------------|-------|------|---|
| Tratamientos        | 5  | 4,64                    | 0,928 | 6,15 | * |
| Bloques             | 9  | 0,684                   | 0,075 | NS   |   |
| Error               | 45 | 6,803                   | 0,151 |      |   |
| Total               | 59 | 12,127                  |       |      |   |
|                     |    | $F_{0,05}(5,45) = 2,43$ |       |      |   |

\* Significativo

más bien, de fracciones constantes de germinación (Cohen 1966), o sea, una respuesta del tipo "todo o nada" (Vidiella & Armesto 1989), parecida a la encontrada por Tevis (1958) en *Euphorbia micromera*, por Mott (1974) en *Aristida contorta* y por Freas & Kemp (1989) en algunos individuos de *Pectis angustifolia*, todas ellas anuales de verano.

En los desiertos norteamericanos, el umbral de respuesta reconocido en las anuales de invierno es de 25 mm (Beatley 1974; Gutiérrez & Whitford 1987). Éste es un poco superior al de las anuales de invierno australianas observadas por Mott (1972, 1974), que requieren 15 mm, y es equivalente al de las terófitas de verano que ese mismo autor observó (25 mm). Sin embargo, la cantidad de agua que induce la germinación encontrada en este estudio es la misma que la que se observó, en experimentos a la intemperie, en el desierto costero chileno (Vidiella & Armesto 1989), en el que sólo existen terófitas de invierno. En este ecosistema chileno, la llegada de las lluvias es mucho más impredecible que en la Prepuna (y posiblemente que en los desiertos de Norte América y Australia, y en todo caso sólo se registran en invierno), y ello propiciaría el desarrollo de un umbral de germinación relativamente alto a manera de salvaguarda de cara a las vicisitudes climáticas. Si las lluvias son muy escasas y erráticas, se esperaría

también, como con las anuales de verano pero por causas distintas, que existiese un umbral comparativamente alto.

No obstante, las respuestas de las anuales a las precipitaciones son seguramente un poco más complejas: no están generadas simplemente por la cantidad de lluvia registrada. El efecto de una precipitación dada depende de la topografía y del tipo de suelo: en lugares áridos, los suelos pedregosos retienen más agua que los suelos arenosos y éstos más que los suelos arcillosos (Noy-Meir 1973; Walter 1973), ya que en los primeros el líquido percola más profundamente y está así menos sujeto a la evaporación. Los nutrientes presentes en el suelo son también importantes (Walter 1973; Gutiérrez & Whitford 1987), pero en las fases de crecimiento y reproducción de las plantas, y no como catalizadores de la germinación. Los suelos del sector de la Prepuna del que se extrajeron las muestras son típicamente rocosos, de modo que se esperaría buena retención de agua; empero, el relieve es predominantemente ondulado, de modo que el escurrimiento superficial actuaría en sentido contrario: impediría una infiltración adecuada.

Como quiera que los experimentos se realizaron en pequeñas macetas situadas a la intemperie, sujetas a fluctuaciones de la humedad mayores que el suelo en condiciones naturales, sería deseable confirmar los

resultados de este estudio *in situ*, ya que, evidentemente, las variables ambientales son en mayor o menor medida alteradas cuando se llevan a cabo experimentos en condiciones más o menos controladas (Diamond 1986). Asimismo, sería interesante realizar este mismo experimento añadiendo las dosis de cada tratamiento de una vez, no de modo acumulativo, como se hizo aquí, para ver si las respuestas difieren. Lamentablemente, debido a la exigencia estadística de replicación, ello exige la utilización de cantidades de suelo considerablemente mayores, con las consiguiente dificultades de su transporte.

### Conclusiones

El umbral de germinación del banco de semillas de los chaparrales prepuneños estudiados es relativamente alto (40 mm) cuando se alcanza a través de eventos de lluvia simulada acumulativos. Esta cantidad de agua necesaria para inducir la germinación es mayor que la que requieren las reservas de semillas de otros desiertos del planeta.

Se detectó una ausencia o al menos escasa importancia de la germinación de tipo predictivo, pues, por encima del umbral de respuesta, las fracciones de germinación se mantuvieron constantes.

### Agradecimientos

Debo expresar mi sincero reconocimiento a Mónica Moraes, Directora del Herbario Nacional de Bolivia, y a la Embajada de Holanda, gracias a quienes se obtuvo el financiamiento BO010005-MFL-20/98, que hizo posible la realización de un trabajo sobre banco de semillas del cual forma parte el presentado en esta ocasión.

### Referencias

Armesto, J.J., P.E. Vidiella & J.R. Gutiérrez. 1993. Plant communities of the fog-free coastal desert of Chile: plant strategies in a fluctuating environment. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 271-282.

- Baskin, C.C. & J.M. Baskin 1998. *Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, San Diego. 666 p.
- Beatley, J.C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystems. *Ecology* 55: 856-863.
- Cabrera, A.L. 1951. Territorios fitogeográficos de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 4 (1-2): 21-65.
- . 1976. Relaciones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. 2 (1). ACME, Buenos Aires.
- Cabrera, A.L. & A. Willink. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Monografías OEA, Washington, DC. 117 p.
- Cohen, D. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology* 12:119-129.
- 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.
- Diamond, T. 1986. Overview: laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. P. 3-22 en J. Diamond & T.J. Case (eds.). *Community Ecology*. Harper & Row, Nueva York.
- Freas, K.E. & P.R. Kemp. 1983. 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.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, Londres. 892 p.

- Montes de Oca, I. 1997. Geografía y recursos naturales de Bolivia. Edobol, La Paz. 614 p.
- Morello, J. 1958. La provincia fitogeográfica del Monte. Opera Lilloana 2: 1-155.
- 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.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environments and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-51.
- 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.
- Tevis, L. 1958. Germination and growth of ephemerals induced by sprinkling a sandy desert. *Ecology* 39: 681-688.
- Venable, D.L. & L. Lawlor. 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia* 46:272-282.
- Venable, D.L., C.E. Pake & A.C. Caprio. 1993. Diversity and coexistence of Sonoran Desert winter annuals. *Plant Species Biology* 8:207-216.
- 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.
- Walter, H. 1973. *Vegetation of the Earth*. Springer-Verlag, Nueva York. 236 p.
- 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.

Recibido en: Mayo, 1999.

Manejado por: Máximo Liberman

Aceptado en: Agosto, 1999.