

## Fenología de *Browningia candelaris* (Meyen) Britt. et Rose en la Quebrada de Cardones, Norte de Chile.

### Phenology of *Browningia candelaris* (Meyen) Britt. et Rose of Quebrada de Cardones, Northern Chile.

Eugenia Rosello Ninancuro\*

Eliana Belmonte Schwarzbaum\*\*

#### RESUMEN

Se presenta el estudio del patrón fenológico y crecimiento vegetativo de *Browningia candelaris* (Meyen) Britt. et Rose (Cactaceae) que habita la quebrada de Cardones (1800-2800 m.s.n.m, 69°55' L. O. y 18°27' L. S.), con el objeto de caracterizar esta especie, considerando que se trata de una cactácea nativa (categoría de conservación Vulnerable), adaptada a condiciones de extrema aridez en una zona transicional entre el desierto absoluto costero y el desierto marginal de altura, extremo norte de Chile.

Para la caracterización de la especie, se trabajó sobre la base de un total de 433 individuos, que representa un 20 % de la población de *Browningia candelaris*, con observaciones mensuales durante once meses. El registro consideró altura del tronco, número de costillas, número de espinas por areola, número de ramificaciones y también características abióticas como exposición, inclinación del sustrato y temperatura ambiental. El estudio consideró dos aspectos paralelos complementarios: (a) fenología y (b) crecimiento vegetativo. Para el estudio fenológico, se seleccionaron 10 individuos que presentarían ramificaciones, 5 en exposición sur y, 5 en exposición norte. Las fenofases observadas fueron latencia, actividad vegetativa, floración y fructificación. El crecimiento vegetativo se determinó midiendo el incremento longitudinal de 10 individuos juveniles sin ramificaciones, 5 en exposición sur, y 5 en exposición norte. Ambos aspectos del estudio tuvieron registros mensuales.

De acuerdo a los resultados obtenidos los individuos que habitan ambas exposiciones completaron su ciclo de vida, con diferencias en la duración de cada fenofase. En exposición norte, la floración fue más larga y se extendió desde mayo a septiembre. Estos cactus columnares presentaron yemas vegetativas a lo largo de todos los meses de registro. Los individuos de la exposición norte crecieron a una tasa mayor, registrándose los períodos de mayor crecimiento entre diciembre y abril. Una vez iniciado el proceso de ramificación, el tronco detiene completamente su crecimiento; a partir de ese momento el crecimiento se concentra en el meristema apical de las yemas vegetativas, dando origen a la ramificación característica de la especie.

Palabras claves: desierto norte de Chile, *Browningia candelaris*, fenología, crecimiento vegetativo.

#### ABSTRACT

This study introduces the phenologic pattern and vegetative growth of *Browningia candelaris* (Meyen) Britt. et Rose (Cactaceae) which inhabits the Cardones ravine (1800-2800 m.a.s.l., 69° 55' W and

\* Departamento de Arqueología y Museología, Universidad de Tarapacá, Casilla 6-D, Arica, Chile. E-mail: erosello@uta.cl.

\*\* Departamento de Arqueología y Museología, Universidad de Tarapacá, Casilla 693, Arica, Chile. E-mail: mbelmont@uta.cl.

18° 27' S.) with the purpose of categorizing the species, considering that it is a native cactaceae (Vulnerable conservation category), adapted to extreme dry conditions in a transitional zone between the absolute coastal desert and the high marginal desert in the north of Chile.

In order to categorize the species, the work was carried out with 433 individuals which represent a 20% of the cactaceae population. Monthly observations were performed for eleven months. Registered data considered trunk height, number of ribs, number of thorns per aureole, number of branches as well as abiotic characteristics such as sun exposure, substrate inclination (slope) and environment temperature. The study considered two complementary parallel aspects: (a) phenology and (b) vegetative growth.

10 branching individuals were chosen, 5 in south exposure (slope) and 5 in north exposure. The phenophases observed were latency, vegetative activity, flowering and fruit development. Vegetative growth was determined by measuring the longitudinal increase of ten young individuals without ramifications, 5 in south exposure and 5 in north exposure. Both aspects of the study were monthly recorded.

Results show that individuals which inhabit both southern and northern exposures completed their life cycle though with differences in the duration of each phenophase. In north exposure, flowering was longer and lasted from May to September. These columnar cactaceae presented vegetative buds throughout the months of study. Individuals of north exposure grew at a faster rate showing peak growth periods between December and April. Once the ramification process was started, the trunk completely stops its growth and from that moment on growth is concentrated in the apical meristem of the vegetative bud giving origin to the branches characteristic of the species.

**Keywords:** Desert of northern Chile, *Browningia candelaris*, phenology, active vegetative growth.

## INTRODUCCIÓN

Este estudio presenta una caracterización fenotípica de la población de *Browningia candelaris* basada en la descripción y registro del patrón fenológico y crecimiento vegetativo de esta cactácea, que se ubica en el piso transicional entre el desierto absoluto de la costa y el desierto marginal de altura. La muestra proviene específicamente de la quebrada de Cardones (1.800-2.200 m.s.n.m.; Villagrán *et al.* 1982), que drena de este a oeste, a través de la Sierra de Huaylillas (1.540 - 2.800 m.s.n.m.). Esta es una serranía baja (ca. 3.000-3.500 m.s.n.m.) paralela al gran macizo andino de la Cordillera Occidental de los Andes y presenta condiciones de gran aridez con escasas lluvias locales (ca. <50 mm por año). Fisiográficamente, la Quebrada de Cardones presenta un relleno aluvial de gran turbulencia derramado a través de las estrechas y más bien profundas quebradas con fuerte pendiente que atraviesan la sierra de Huaylillas (Seyfried *et al.* 1998 [1999]). A pesar de su carácter exclusivo y extraordinaria capacidad de adaptación a estas condiciones extremas, esta especie ha sido poco estudiada en sus aspectos botánicos, aún cuando su estado de conservación es vulnerable de acuerdo con la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, 1982; Belmonte *et al.* 1998). Los trabajos de Backeberg (1959-1962), Britton & Rose (1920), Muñoz (1966), Navas (1976), Boke (1980) y Hoffmann (1989), entre otros que describen la familia Cactaceae, se refieren en términos generales a esta especie; mientras que los estudios de Mata & McLaughlin (1980) y Ranieri & McLaughlin (1975; 1977), se enfocan al campo de la química; lo que representa un conocimiento fragmentario de esta familia.

*Browningia candelaris* es una especie de distribución geográfica restringida, que abarca desde Arequipa en el sur de Perú y la quebrada de Tarapacá, en el extremo norte de Chile. Presenta, sin embargo, variaciones morfológicas en sentido latitudinal que vale la pena señalar. En Perú, por ejemplo, las ramificaciones son morfológicamente distintas a las que presentan los especímenes de la zona de Arica; éstas son mucho más largas, incluso en algunos ejemplares se extienden hasta el suelo, curvándose luego hacia arriba. Posiblemente se relacione con el hecho que la zona serrana al sur del Perú recibe, en promedio, una mayor cantidad de agua por lluvia local o por escurrimiento desde pisos más altos. Cabe destacar que Backeberg (1959-1962) menciona que la cactácea presente en Chile es parecida a la que se encuentra en Ica y Ayacucho.

En Chile la floración y crecimiento de esta especie se desarrolla bajo condiciones climáticas extremas: (a) régimen de eventuales precipitaciones locales durante los

meses de verano, que no sobrepasa los 50 mm al año (Kalin Arroyo *et al.* 1982), (b) alta variación térmica entre el día y la noche (26,5° C - 11°C en verano y 26,3°C -7,5°C en invierno). Aún no se ha estudiado cuánto tiempo resiste esta especie sin agua. Durante el período de las lluvias estivales los cactus almacenan agua.

Hemos observado que durante este período, se desarrolla y florece una vegetación herbácea y arbustiva efímera compuesta por especies como *Cheilanthes pruinata* Kaulf., *Notholaena nivea* (Poir.) A.N.Desv. var. *nivea*, *Adiantaceae*; *Ephedra rupestris* Benth., *Ephedraceae*; *Ambrosia artemisioides* Meyen et Walp., *Baccharis petiolata* D.C., *Senecio ctenophyllus* Phil., *S. reicheanus* Cabr., *Asteraceae*; *Cryptantha* sp., *Boraginaceae*; *Paronychia microphylla* Phil. var. *microphylla*, *Spergularia fasciculata* Phil., *Caryophyllaceae*; *Atriplex atacamensis* Phil., *Chenopodium* sp., *Chenopodiaceae*; *Descurainia stricta* (Phil.) Prantl ex Reiche, *Neuontobothrys linifolius* (Phil.) O.E. Schulz, *Sisymbrium philippianum* Johnst. *Brassicaceae*; *Balbisia microphylla* (Phil.) Reiche, *Ledocarpaceae*; *Phacelia pinnatifida* Griseb. ex Wedd., *Hydrophyllaceae*; *Tarasa operculata* (Cav.) Krap., *Malvaceae*; *Gilia glutinosa* Phil., *Polemoniaceae*; *Cistanthe amaranthoides* (Phil.) Hershk., *Portulacaceae*; *Calceolaria inamoena*, *Scrophulariaceae* y *Lycopersicon chilense* Dunal, *Reyesia juniperoides* (Wedd.) D'Arcy, *Solanum lycopersicoides* Dunal, *Solanaceae*.

## MATERIAL Y MÉTODO

El estudio se realizó en una transecta a lo largo de la quebrada de Cardones entre los 1.800 y 2.800 m.s.n.m. (GPS E 0413105, N 7958209 y E 0424006; N 7962334), donde *Browningia candelaris* es la especie dominante. La población seleccionada para el estudio se compone principalmente de individuos adultos aislados entre sí y en distintos estados de desarrollo, material apropiado para análisis de comportamiento fenológico y crecimiento vegetativo. Para efecto de este estudio, se consideraron adultos los individuos que presentaban ramificaciones; jóvenes, aquéllos que aún no ramifican; y seniles, aquéllos que se encuentran casi completamente latentes, es decir, que no están vegetativos. Las descripciones de *B. candelaris* están basadas en los criterios de Britton & Rose (1920), Backeberg (1959-1962), Muñoz (1966), Navas (1976) y Hoffmann (1989).

### Caracterización de *Browningia candelaris* de la quebrada de Cardones

Para caracterizar la población de *Browningia candelaris* se registró el mayor número de ejemplares posible. El tiempo y recursos disponibles permitieron

catastrar un total de 433 individuos distribuidos en ambas exposiciones en el gradiente altitudinal, los que fueron numerados correlativamente. El registro mensual fue sistemático durante 11 meses, entre julio de 1986 y junio de 1987. Estos 433 individuos, representan aproximadamente el 20% de la población de *B. candelaris* del área de estudio, estableciendo al contabilizar, a bordo de un vehículo, todos los individuos visibles en ambas exposiciones y hasta las laderas más alejadas a lo largo de la carretera que atraviesa la quebrada de Cardones. El conteo se inició en el km 65 de la carretera internacional (GPS E 0413105, N 7958209), donde se visualizan los primeros ejemplares de la cota baja, hasta el km 80 (GPS E 0424006; N 7962334) donde se ubican los últimos ejemplares de la cota alta; cubriendo una franja de 15 km, resultando un total de 2.100 cactus.

Los parámetros registrados fueron: alto del individuo, número de ramificaciones, altura hasta donde llegan las espinas en el tronco, número de costillas, diámetro del tronco (a nivel del pecho), número de espinas por areola (se contabilizaron las espinas de tres areolas por ejemplar) y fenofase. También fueron considerados los factores abióticos relacionados directamente con esta especie como inclinación y exposición del sustrato, altura (m.s.n.m.) y temperatura ambiental. La representación del patrón fenológico sigue la nomenclatura sugerida y aplicada por Arroyo *et al.* (1981) para especies de Chile Central y ensayada por Belmonte & Moscoso (1985) a especies de la transecta 3100 m - 4600 m de la Región de Tarapacá.

#### Fenofase

Para establecer el patrón fenológico de esta especie se seleccionaron 10 individuos adultos, 5 de los cuales estaban ubicados en la ladera de exposición sur y 5 en la ladera de exposición norte. Las fenofases registradas fueron: actividad vegetativa, presencia de yemas florales, floración, fructificación y latencia. La visita mensual permitió establecer la duración de cada fenofase.

#### Crecimiento vegetativo

Para determinar el incremento en longitud se registró el crecimiento vegetativo que experimentan los individuos tanto a expensas del meristema apical del tallo como por la formación de yemas vegetativas. Para este estudio se seleccionaron 10 individuos en estado juvenil, 5 ubicados en la ladera de exposición sur y 5, de la ladera de exposición norte. Con el objeto de determinar posibles variaciones en los patrones de crecimiento vegetativo estacional, el registro mensual de los individuos de la ladera Sur se prolongó por 10 meses, entre agosto de

1986 y junio de 1987. Los individuos de la ladera norte comenzaron a ser registrados en diciembre de 1986, prolongándose hasta junio de 1987; desfase de 4 meses debido a la dificultad de localizar columnares sin ramificar en esta ladera.

## RESULTADOS

### Descripción:

**Tronco:** La longitud del tronco varía de acuerdo al estado de desarrollo: los ejemplares jóvenes, pueden medir entre ca. 10 cm (individuo comenzando su desarrollo) hasta 6 m de altura. Los adultos pueden medir hasta ca. 8 m de altura. El tronco en los individuos jóvenes está completamente cubierto de espinas, mientras que en los adultos la zona de espinas se reduce a un sector del tronco, entre 1 y 2,5 m, desde la base hasta el ápice. El diámetro del tronco (a nivel del pecho) es de aproximadamente 40 cm y disminuye hacia el ápice debido a la ausencia de espinas en ese sector (Figura 1).

**Espinas:** Las espinas se desarrollan en areolas; en los primeros estados de crecimiento son de color café rojizo y cambian a café oscuro o pardo en los últimos estados.



**Figura 1.** *Browningia candelaris*, se observa el tronco con un sector desnudo de espinas. Ramificaciones en distintos estados de desarrollo.

Aparecen fuertemente esclerificadas en la zona inferior y media del cactus y son de color café o pardo; las espinas de la zona superior son semejantes a cerdas de color amarillo dorado, incluso a veces verde. En las ramificaciones, en cambio, aparecen como diminutas cerdas de color amarillo dorado o verde. El largo de las espinas varía entre ca. 0,7 y 22 cm y su número fluctúa de acuerdo al estado de desarrollo de los individuos; en promedio se presentan 12 espinas por areola en los jóvenes y 35 ó más, en los adultos.

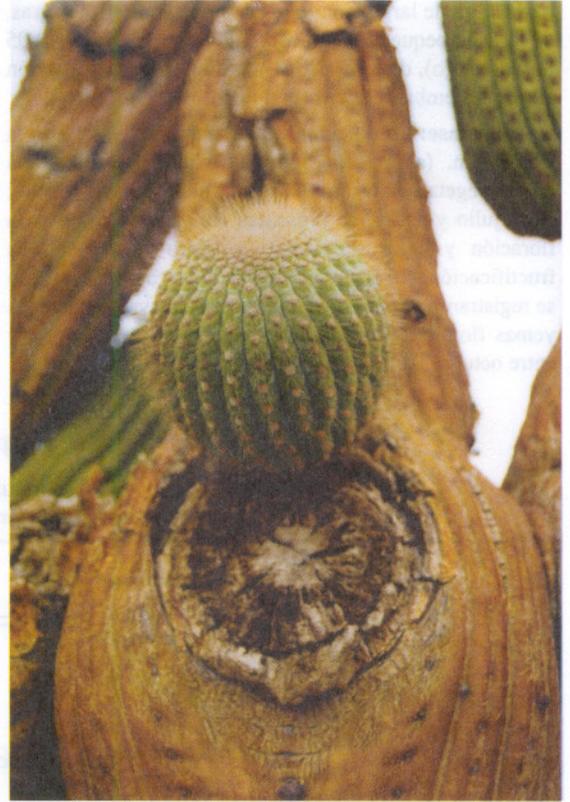
**Ramificaciones:** Éstas crecen curvándose hacia arriba, las ramas que crecen hacia abajo rara vez vuelven a curvarse hacia arriba. Las ramificaciones al igual que el tronco, tienen costillas y areolas, aunque en las ramificaciones las costillas son mucho más delgadas y las areolas más pequeñas. Los cactus seniles pierden parte de la corteza arrastrando costillas, areolas y espinas. Tanto en ejemplares adultos como seniles, el tronco puede presentar entre 12 y 36 costillas, que pueden bifurcarse sucesivamente. Los cactus denominados "seniles" están fuertemente lignificados y muy deteriorados; aún así, algunos se encuentran en estado latente con zonas vegetativas activas.

**Areolas:** Se disponen en forma helicoidal en ramificaciones y tronco; son de forma circular, globosa, a veces alargadas, ovaladas y sobresalen del tronco. El tamaño de las areolas, en su último estado de desarrollo, es de ca. 2 cm de diámetro en el tronco, mientras que en las ramificaciones pueden ser tan pequeñas que llegan a medir 2 mm. Las areolas son semejantes a cojinetes con tricomas, cuyo color se presenta según el grado de desarrollo: café claro o rojizo en los primeros estadios y luego café oscuro o algunas veces negro, cuando alcanzan su máximo desarrollo.

**Yemas vegetativas:** Se encuentran en las ramificaciones y son las que originan las ramificaciones secundarias. Las yemas vegetativas son globosas, de polos achatados, con múltiples y delgadas costillas en las que nacen pequeñísimas areolas con espinas diminutas, semejantes a cerdas de color amarillo o verde (Figura 2).

**Yemas florales:** Son sésiles, globosas en los primeros estados de desarrollo, de polos achatados. Presentan pequeñas escamas imbricadas y cuneiformes, de color oliváceo, aspecto sedoso y brillante. Al madurar la yema se va elongando, tomando forma obovoide hasta convertirse en flor; se presentan predominantemente en exposición norte y pueden desarrollarse en cualquier ramificación (primaria, secundaria, etc.).

**Flores:** Son efímeras, sésiles, solitarias, grandes, conspicuas, fragantes, tubulares, hermafroditas, con simetría actinomorfa y levemente zigomorfa, cuello



**Figura 2.** Detalle yema vegetativa, de forma globosa. Se aprecian costillas, areolas y tricomas.

levemente angosto; anthesis diurna. Tubo floral cubierto de escamas carnosas; éstas, en la base de la flor, son de color oliváceo más pequeñas y delgadas que las de la zona media. Tépalos numerosos (no se distinguen pétalos de sépalos), dispuestos en espiral; los externos gruesos, de color oliváceo y los internos delgados, de color rosado pálido a café claro o blanco. Gineceo tricarpelar: (1) ovario: ínfero, unilocular, con numerosos óvulos de placentación parietal; (2) estilo: tubular, delgado, 11 cm de largo, amarillo pálido; (3) estigma: 11 lóbulos; 0,6 cm de longitud, amarillo. Androceo de estambres numerosos, inserción perigina, epigino en relación al ovario; 6,3 cm de largo; anteras ditecalas, inserción del filamento apicífica, de color amarillo pálido. Floración entre mayo y septiembre (Figura 3).

**Fruto:** Una baya; pericarpio del fruto inmaduro, duro y compacto. Al madurar es de consistencia blanda y gelatinosa. Endocarpio de apariencia translúcida, compuesto por innumerables funículos enrollados sobre sí mismos; extendidos miden entre 5 a 7 cm. El funículo está fuertemente adherido a la semilla en su base. Fruto ovoide, de aproximadamente 9 cm de longitud y 15 cm de contorno; aromático, fuertemente ácido (pH 2).

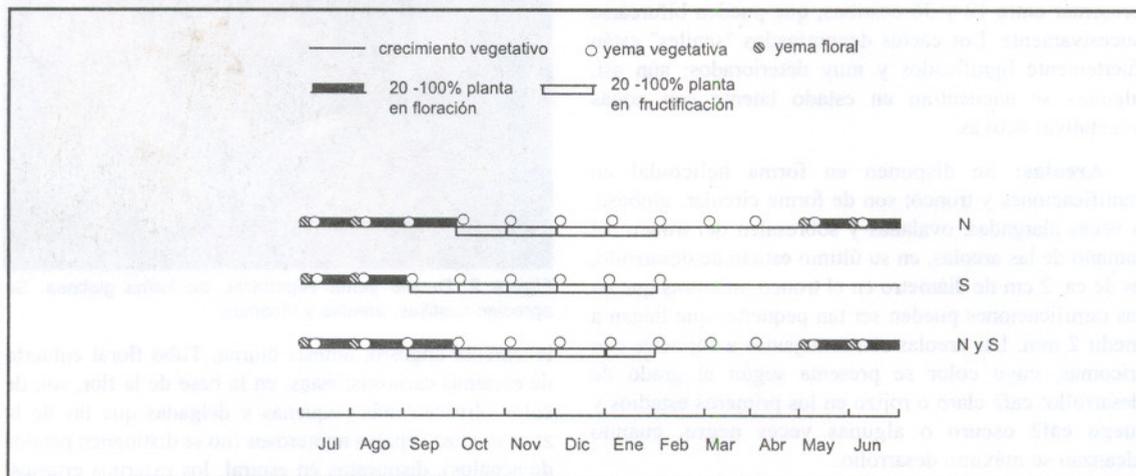
hasta 7 cm de largo; contiene numerosas semillas negras, de tamaño pequeño (promedio 1,79 mm de ancho y 2,05 mm de largo), de testa pétrea y granulosa. Fructificación entre septiembre y enero (Figura 3).

**Fenofase:** La duración de las fenofases varió con la exposición. (a) Ladera Sur: Entre julio y febrero las yemas vegetativas están en distintos estados de desarrollo; entre julio y agosto se presentan las yemas florales y la floración y entre septiembre y enero se presenta la fructificación; (b) Ladera Norte: A lo largo de todo el año se registraron yemas vegetativas; entre mayo y agosto las yemas florales; entre mayo y septiembre la floración y entre octubre y enero la fructificación (Figura 3).

**Crecimiento vegetativo:** Todos los individuos en ambas laderas incrementaron en longitud, aún cuando este incremento no es constante a lo largo del año y con diferencias según la exposición de la ladera. Las figuras 4 y 5 grafican el incremento en longitud acumulado por los cinco individuos de cada ladera. (a) Ladera Sur: En el mes de febrero y entre abril y septiembre el crecimiento vegetativo acumulado fue máximo. Los menores valores se obtuvieron entre octubre y enero y en el mes de marzo (ver Figura 4); (b) Ladera Norte: Entre los meses de diciembre a abril el crecimiento vegetativo fue máximo. Los menores valores se obtuvieron entre mayo y noviembre (ver Figura 5).

**Figura 3**

**Patrón fenológico sobre una muestra de 10 individuos  
(5 individuos exposición sur y 5 exposición norte)**



## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

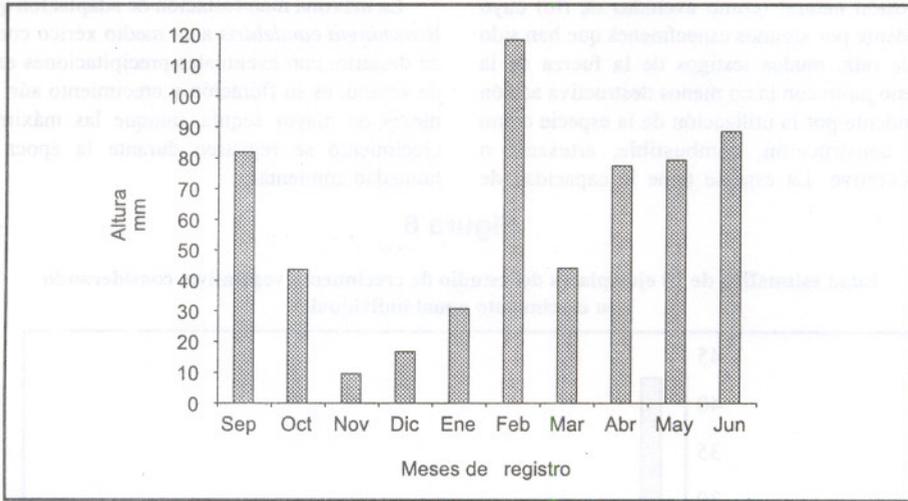
De los 433 individuos registrados, el 12,4% se encuentra aún en estado juvenil, sin ramificaciones y el 87,6% se encuentra en estado adulto y senil. El crecimiento anual de los individuos de menor tamaño es mayor en relación a los individuos más altos. *Browningia candelaris* rejuvenece hacia el ápice y fructifica anualmente. El proceso de crecimiento vegetativo es dependiente de las lluvias y se incrementa en la época previa a la floración, entre febrero y abril, coincidente con el período más húmedo. La floración, en cambio, ocurre entre mayo y septiembre, que es el período más seco y frío; es decir, "después del período de lluvias", a semejanza de otras cactáceas columnares del área e.g. *Oreocereus celsianus*, fide Belmonte & Moscoso, (1985). Es importante destacar, sin embargo, que la

planta crece todo el año, a pesar de las drásticas fluctuaciones de humedad estacional. Es posible que los individuos de esta especie acumulen agua durante el período estival, que luego utilizan dosificadamente a lo largo del año.

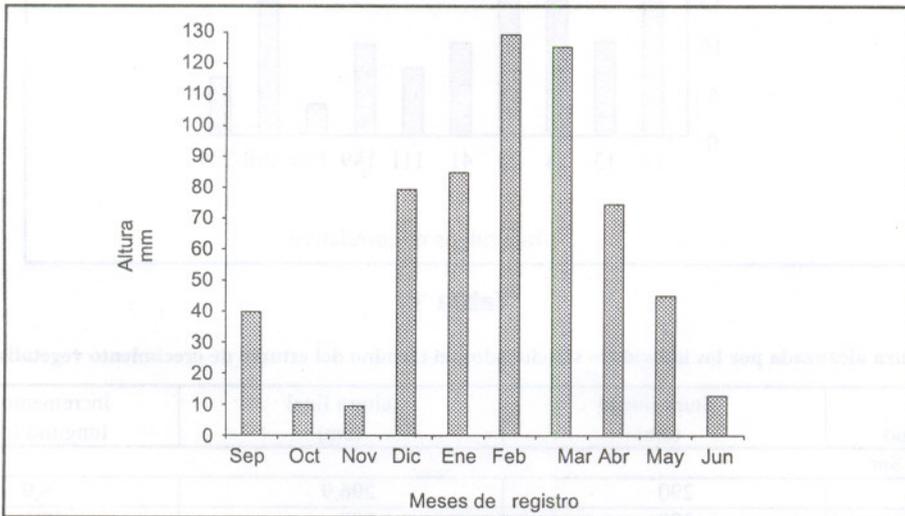
La tasa de crecimiento de los individuos de exposición sur es de 12,18 cm por año, muy similar al promedio de 12,14 cm de los cinco individuos de exposición norte. El tamaño y edad de los especímenes no influye, sin embargo, en la tasa de crecimiento individual. De esta manera, los más pequeños y más jóvenes no crecen a tasas mayores que los individuos más altos y mayores. Por ejemplo, el espécimen número 20, con una altura de 230 cm al comienzo del registro, creció 14,3 cm en el año y fue el que más creció en ese sector. En contraste el ejemplar 209, en la exposición norte, de

**Figura 4**

**Crecimiento vegetativo acumulado (mm) de los cinco ejemplares (n<sup>o</sup>s. 12, 13, 14, 20, 41), ladera Sur.**

**Figura 5**

**Crecimiento vegetativo acumulado (mm) de los cinco ejemplares (n<sup>o</sup>s. 111, 189, 190, 198, 209), ladera Norte.**



sólo 43 cm de altura, por lo tanto de pocos años de vida, creció 7 cm en el año de registro. Estos indicadores tienden a mostrar que tanto la exposición y edad de los individuos no son un factor determinante en el ritmo de crecimiento anual. Posiblemente, el factor fundamental radique en la distribución heterogénea de las aguas lluvia, dependiente de la micro geografía de la ladera, que pudo llevar más o menos agua a los distintos especímenes (ver Tabla I, Figura 6).

De acuerdo con los datos obtenidos, la mayoría de la población estudiada se componía de individuos adultos (87,6%). Sin embargo, no fue posible determinar diferencias precisas de longevidad sobre la base de las variables estudiadas. Por ejemplo, la elongación de las yemas vegetativas, futuras ramificaciones, toma un menor tiempo, puesto que el crecimiento vegetativo se concentra en el meristema apical de la rama. Así, individuos que presentan muchas ramificaciones no

necesariamente serían más longevos que los que presentan menor número de ramas.

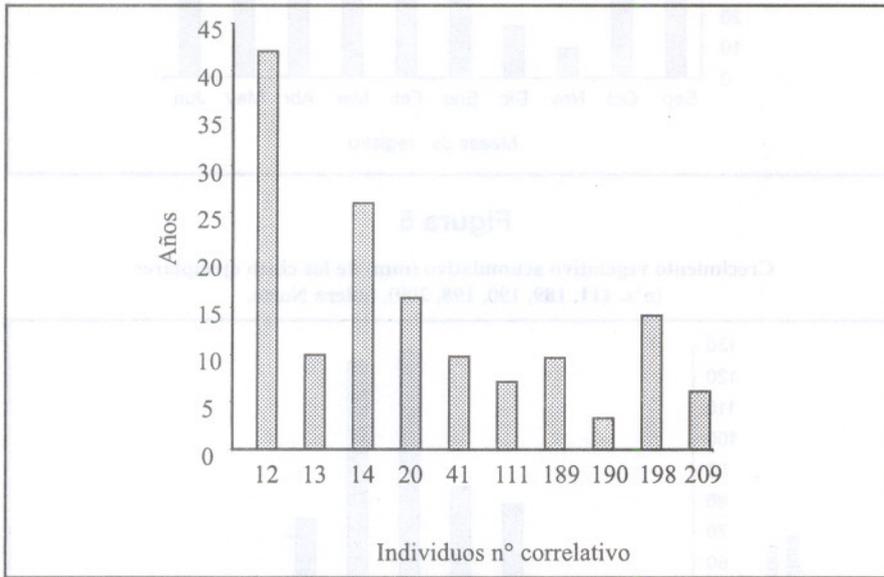
El estado de degradación que presenta la quebrada se debe a la erosión natural (como avenidas de río) cuyo efecto es evidente por algunos especímenes que han sido arrancados de raíz, mudos testigos de la fuerza de la naturaleza; esto junto con la no menos destructiva acción antrópica, evidente por la utilización de la especie como material de construcción, combustible, artesanía o elemento decorativo. La especie tiene la capacidad de

desarrollar yemas vegetativas, adaptándose a condiciones extremas y respondiendo a la presión del medio ambiente.

La máxima manifestación de adaptación que presenta *Browningia candelaris* a un medio xérico como el borde de desierto, con eventuales precipitaciones en los meses de verano, es su floración y crecimiento aún durante los meses de mayor sequía, aunque las máximas de este crecimiento se registren durante la época de mayor humedad ambiental.

**Figura 6**

Edad estimativa de 10 ejemplares del estudio de crecimiento vegetativo, considerando su crecimiento anual individual.



**Tabla 1**

Altura alcanzada por los individuos seleccionados, al término del estudio de crecimiento vegetativo

N° individuo	altura inicial (cm)	altura final (cm)	incremento de longitud (cm)
a)Ladera Sur			
12	290	296,9	6,9
13	190	209	19
14	250	259,6	9,6
20	230	244,3	14,3
41	109	120,1	11,1
b)Ladera Norte			
111	104	118,5	14,5
189	150	165,5	15,5
190	55	71,3	16,3
198	105	112,4	7,4
209	43	50	7

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es parte del seminario de pregrado, presentado en 1987 para obtener el título de profesor de Biología y Ciencias Naturales en la Universidad de Tarapacá y fue escrito en el contexto del proyecto

Fondecyt 1970597. La primera autora agradece a las testistas Marlene Coronado, Kattia González y Fernanda Pérez quienes participaron en el trabajo de campo, laboratorio y elaboración de la tesis de pregrado que generó este artículo. Se agradece también a todas las personas que contribuyeron con la realización de este trabajo

## LITERATURA CITADA

- ARROYO, M.T.K.; J. ARMESTO & C. VILLAGRÁN. 1981. Plant phenology patterns in the high Andean Cordillera of Central Chile. *J. Ecol.* 69: 205-223.
- BACKEBERG, C. 1959-1962. Die Cactaceae. *Handbuch der Kacteenkunde* 2: 915-920.
- BELMONTE, E. & D. MOSCOSO. 1985. Patrones fenológicos de 81 especies de precordillera y altiplano de la I Región 18°-19°S Chile. *Gema* 2(2): 46-72.
- BELMONTE, E.; L. FAÚNDEZ; J. FLORES; A. HOFFMANN; M. MUÑOZ & S. TEILLIER. 1998. Categorías de conservación de cactáceas nativas de Chile. Reunión realizada con especialistas nacionales, 8 de Septiembre 1997. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural. Número Especial* 47: 69-90.
- BOKE, N. H. 1980. Developmental morphology and anatomy in Cactaceae. *BioScience* 30: 605-610.
- BRITTON, N. & J. ROSE. 1920. *Browningia*. The Cactaceae 2: 63-64.
- CORONADO, M., K. GONZALEZ, F. PEREZ & E. ROSELLO. 1987. Ciclo de vida y adaptación al ambiente de *Browningia candelaris* (Meyen) Britt. et Rose. Tesis. Universidad de Tarapacá, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología y Salud, Arica.
- HOFFMANN, A. 1989. *Cactaceas*. En la Flora Silvestre de Chile. Ediciones Fundación Claudio Gay, Santiago.
- KALIN ARROYO, M., C. VILLAGRÁN, C. MARTICORENA & J. ARMESTO. 1982. Flora y relaciones biogeográficas en los Andes del Norte de Chile. En: *El Ambiente Natural y las Poblaciones Humanas de los Andes del Norte Grande de Chile* (Arica, Lat. 18°-28'S) vol. I pp. 71-92. ROSTLAC-Montevideo. Veloso y Bustos (eds.).
- MATA, R. & J.MCLAUGHLIN. 1980. Cactus alkaloids. XLV. Tetrahydroisoquinoles from the Mexican cereoid *Pachycereus pringlei*. *Planta Médica* 38: 180-182.
- MUÑOZ, C. 1966. *Sinopsis de la Flora de Chile*. Editorial Universidad de Chile, Santiago.
- NAVAS, L. 1976. *Flora de la Cuenca de Santiago de Chile*. Editorial Andrés Bello, Santiago.
- RANIERI, R. & J. McLAUGHLIN. 1975. Cactus alkaloids. XXVII. Use of fluorescamine as a thin layer chromatographic visualization reagent for alkaloids. *J. Chromatogr.* 3: 234-237.
- RANIERI, R. & J. McLAUGHLIN. 1977. Cactus alkaloids. XXXI.  $\beta$ -Phenethylamines and tetrahydroisoquinolines from the Mexican cactus *Dolichothele uberiformis*. *Lloydia* 40: 173-177.
- SEYFRIED, H., G. WÖRNER, D. UHLIG, I. KOHLER & C. CALVO. 1998 [1999]. Introducción a la geología y morfología de los Andes en el Norte de Chile. *Chungara* 30 (1): 7-39.
- VILLAGRAN, C. 1982. La vegetación de un transecto altitudinal en los Andes del Norte de Chile (18-19 S). En: *El Ambiente Natural y las Poblaciones Humanas de los Andes del Norte Grande de Chile* (Arica, Lat. 18°-28'S) vol. I pp. 13-23. ROSTLAC-Montevideo. Veloso y Bustos (eds.).