

Universidad Nacional Agraria La Molina

Escuela de Post-Grado

*Especialidad de Conservación de Recursos
Forestales*



Diversidad y Estabilidad de Comunidades de Aves en la Reserva Nacional de Lachay

*Tesis para optar el Grado de
MAGISTER SCIENTIAE*

Edgar Hugo Sánchez Infantas

Lima . Perú

1 9 9 2

INDICE GENERAL

	Pág.
I. INTRODUCCION	1
II. REVISION DE LITERATURA	4
2.1 Acerca de los Indices de Diversidad	4
2.2 Acerca de la Estabilidad	9
2.3 Acerca de la Complejidad Estructural del Hábitat y su Riqueza de Especies de Aves	17
2.4 Marco Conceptual para la Interacción Diversidad-Estabilidad	19
III. MATERIALES Y METODOS	32
3.1 Lugar	32
3.2 Métodos	34
3.2.1 Evaluación de la Comunidad de Aves	34
3.2.2 Estimación de la Diversidad de la Comunidad de Aves	35
3.2.3 Cálculo de la Estabilidad de cada Hábitat	37
3.2.4 Evaluación de la Estructura Vegetal	41
+3.2.5 Evaluación de las Correlaciones entre Estructura de Hábitat y Riqueza de Especies y entre Riqueza de Especies y Estabilidad Funcional	43
IV. RESULTADOS Y DISCUSION	45
4.1 Especies de Aves Registradas	45
4.2 Abundancia y Riqueza de Especies por Hábitat y por Nivel Trófico	47
4.3 Amplitudes de Nicho y Riqueza de Especies	59
4.4 Incertidumbre asociada a cada Hábitat	61
4.5 Riqueza de Especies e Incertidumbre	72
4.6 Estructura Vegetal de Los Hábitats	83
4.7 Estructura Vegetal y Riqueza de Aves	91
4.8 Evaluación General de la Relación Diversidad-Estabilidad	96
V. CONCLUSIONES	102
VI. RECOMENDACIONES	105
VII. BIBLIOGRAFIA	107
	112

INDICE DE CUADROS

CUADRO		Pág.
1	Especies Registradas en la Reserva Nacional de Lachay. (Marzo-Setiembre 1985)	46
2	Número de Especies (S), Número de Individuos (N) por Niveles Tróficos y Totales registrados en la R. N. Lachay en el periodo Marzo 1985-Setiembre 1985	48
3	Amplitudes de nicho ecológico al interior de cada hábitat	60
4	Estructura Vegetal y Riqueza de Especies de Aves	89

INDICE DE FIGURAS

FIGURA		Pág.
1	Mapa de ubicación del área de trabajo	33
2	Variación de la Abundancia de aves (N) entre Meses y Hábitats	49
3	Variación de N del segundo nivel trófico	51
4	Variación de N del tercer nivel trófico	53
5	Variación del porcentaje del segundo nivel trófico	54
6	Variación del porcentaje del tercer nivel trófico	55
7	Riqueza de especies de cada hábitat	57
8	Variación de N entre meses y hábitats. Incertidumbre	62
9	Variación de N entre meses y hábitats. Segundo Nivel trófico. Incertidumbre	63
10	Variación de N entre meses y hábitats. Tercer Nivel trófico. Incertidumbre	64
11	Variación de N entre meses y hábitats. Porcentaje Segundo Nivel trófico. Incertidumbre	65
12	Variación de N entre meses y hábitats Porcentaje Tercer Nivel trófico. Incertidumbre	66
13	Incertidumbre asociada a los hábitats. Valores totales.	68
14	Incertidumbre asociada a los hábitats. Porcentajes	69
15	Riqueza de Especies (total) e Incertidumbre	73

16	Riqueza de Especies (total) e Incertidumbre. Segundo nivel trófico	75
17	Riqueza de Especies (total) e Incertidumbre. Tercer nivel trófico	77
18	Riqueza de Especies (Porcentaje) e Incertidumbre. Segundo nivel trófico	79
19	Riqueza de Especies (Porcentaje) e Incertidumbre. Tercer nivel trófico	79
20	Riqueza de Especies e Incertidumbre. Correlaciones por nivel trófico y total	81
21	Cobertura vegetal por estratos	84
22	Diversidad estructural de la vegetación	90
23	Estructura vegetal y Riqueza de Aves	93

RESUMEN

Se analiza la relación existente entre la Diversidad de una Comunidad y su Estabilidad tomando como objeto de estudio a las aves de la Reserva Nacional de Lachay. La hipótesis para la cual se busca evidencia empírica es la Estabilidad Funcional que establece que la Comunidad puede Estabilizarse mediante mecanismos de compensación entre sus especies, de modo que la disminución que puedan sufrir algunas especies, frente a perturbaciones medioambientales, pueda compensarse por el crecimiento de otras especies. A nivel de la Comunidad se lograrán estabilizar entonces, variables como Abundancia total o Biomasa total.

Tomando como unidades de comparación seis hábitats (Bosque ralo de Eucalyptos, Bosque denso de Eucalyptos, Casuarinas, Taros, Arbustos y Cactaceas) se encontró que realmente existe una relación directa y significativa entre Diversidad de la Comunidad de Aves y Estabilidad de la misma.

Adicionalmente se halló correlación inversa y significativa entre la Riqueza de la Comunidad de Aves y la amplitud del nicho ecológico de las mismas, lo que implica que la magnitud del traslape de nichos decrece al hacerse diversa una Comunidad. De otro lado, se encontró correlación directa entre la Riqueza Estructural del hábitat (evaluado por la estructura de la vegetación) y la Riqueza de la Comunidad de Aves.

Los resultados sugieren que realmente es posible alcanzar Estabilidad Funcional en una Comunidad pero que esto sólo vale para Comunidades de Riqueza Media, en donde la magnitud del traslape de los nichos de sus especies es suficiente como para permitir la compensación entre ellas. En Comunidades menos ricas, el tipo de Estabilidad que se alcanza es mas del tipo Elasticidad. En Comunidades muy ricas, la Estabilidad que se alcanza es del tipo Constancia pero no por compensación sino por filtración de la variabilidad del entorno.

Se sugiere que un marco conceptual basado en la Cibernética y la Termodinámica puede abarcar y explicar estos diferentes tipos de Estabilidad.

I. INTRODUCCION

La relación entre la Diversidad de un ecosistema y su estabilidad es una cuestión que tiene importancia tanto en ecología teórica como en ecología aplicada; se la suele plantear señalando que la diversidad engendra estabilidad. Bajo este planteamiento, aparece en algunas formas de ecología aplicada, como la Agroecología, en donde se usa este argumento en favor del trabajo con sistemas de producción complejos ya que eso debería dotarlos de una estabilidad que no tienen los sistemas simples como los que son típicos de la agricultura moderna (Altieri, 1983).

En algunas propuestas agroforestales se señala que en la diversificación, la incorporación de estratos arbóreos y/o arbustivos a los campos de cultivo, es una manera de incrementar la estabilidad microclimática (Reynel y Felipe-Morales, 1987) y reducir la incidencia de plagas garantizándose una producción continua y con riesgos de pérdida mínimos (Morales, 1990).

En la Agricultura Campesina y su antecesora, la Agricultura prehispánica, se menciona que la relación diversidad - estabilidad se presenta mediante el control de un máximo de pisos ecológicos (Murra, 1975), el manejo de policiclos de cultivos (Golte, 1987), la multiplicidad de cultivos y/o variedades (Grillo et al.,

1988) y la adecuación del territorio (Araujo, 1986). En el caso de esta Agricultura, existe cierta discusión teórica sobre la relación (Grillo 1990 a, b), siendo de resaltar la propuesta cibernética que hace Earls (1989). Debe indicarse, sin embargo, que existe una marcada carencia de investigaciones desarrolladas con el expreso fin de analizar la relación diversidad-estabilidad en la ecología aplicada.

La opinión de los teóricos de la ecología indica que la existencia o inexistencia de esta relación es uno de los tópicos mas contenciosos en la ciencia ecológica (Orians 1980 y Odum 1980), en parte, porque ciertos ecosistemas naturales - el bosque tropical, por ejemplo - parecen tener al mismo tiempo una alta diversidad y una alta estabilidad, en tanto que los modelos matemáticos sugieren que un sistema será más inestable mientras más diverso sea. Además, como dice Margalef (1980 a), diversidad y estabilidad son términos que al cubrir un amplio espectro de significados han embrollado el pensamiento. Se comprende que en estos términos la contribución del teórico al ecólogo práctico es mas bien limitada (May, 1980).

El presente trabajo pretende contribuir a formular el problema en un marco conceptual amplio señalando la complejidad de la relación diversidad - estabilidad, las múltiples acepciones de ambos términos y las posibilidades y limitaciones que su uso implica.

Intenta analizar la relación en cuestión tomando de base la hipótesis de McNaughton (1977) sobre la Estabilidad Funcional. Se plantea que una Comunidad puede alcanzar constancia de variables relevantes a nivel del todo mediante mecanismos de compensación entre sus partes; es decir, disminuir la varianza del todo a costa de las varianzas de las partes. Se busca obtener evidencia empírica para esta hipótesis tomando como objeto de estudio a las aves de la Reserva Nacional de Lachay. Para cada uno de los tipos de vegetación presentes se calculó la constancia de las variables: abundancia total de aves y abundancias de los niveles tróficos segundo y tercero. Esta constancia se ha puesto en función de la diversidad de especies de aves de cada tipo de vegetación. A su vez, la diversidad de especies se ha puesto en función de la complejidad estructural de cada tipo de vegetación.

La información obtenida confirma la hipótesis de la Estabilidad Funcional aún cuando muestra que no es la única manera de alcanzar estabilidad.

II. REVISION DE LITERATURA

2.1 ACERCA DE LOS INDICES DE DIVERSIDAD

En relación a los índices y/o acepciones dadas a la Diversidad, conviene señalar que se les toma como un reflejo del nivel de complejidad de la comunidad; se les emplea incluso para la evaluación de aspectos de la comunidad diferentes a su contenido de especies.

Una primera forma de evaluar la complejidad de una comunidad es referirse al número total de especies que contiene. A este parámetro se le ha llamado Riqueza de Especies (S) (Odum, 1972) y ha sido empleado en comunidades de Carábidos (Dritschilo y Erwin, 1982), comunidades subtidales (Smedes y Hurd, 1981) y en otras, mas aún cuando casi siempre se le acompaña por alguna otra medida. En el caso de aves de lomas, este ha sido el único criterio que pudo aplicarse en la loma Paloma dada la baja densidad de individuos registrados (Sánchez y Velásquez, 1982).

Un problema de este índice es su dependencia del tamaño de muestra, es decir: al ir tomando muestras sucesivamente mayores irán apareciendo un número mayor de especies. Para superar el problema - que no es exclusivo de éste índice - una alternativa es la que plantea Hurlbert (1971) que desarrolla una expresión para calcular el número de especies (E_s que es de

esperar se hallen en un número dado de individuos (n) y que se puede usar al margen del tipo de distribución de individuos en especies. La ventaja de esta expresión es que se pueden comparar muestras de distinto tamaño o distinto número de individuos reduciéndolas todas a un valor de "n" standard. Este enfoque fue usado por James y Wamer (1982) al evaluar la riqueza de especies de aves en una serie de bosques templados.

Cuando se considera no sólo el número de especies presentes sino también la distribución de los individuos en esas especies, se tienen dos factores denominados Riqueza de Especies y Equidad y que se han evaluado como determinantes de Diversidad en una serie de índices.

Una expresión usada es la que corresponde al Índice de Brillouin para censos completos de una comunidad y que establece que la diversidad viene dada por (Margalef, 1977):

$$H = (1/N) \log_2 \frac{N!}{N_a! N_b! \dots N_s!} \quad (1)$$

donde : N = Número total de individuos

N_a= Número de individuos de la especie a

N_b= Número de individuos de la especie b

Esta expresión ha sido usada en comunidades de aves por Morgan y Gates (1982) y en Comunidades de ratones por M'Closkey (1976) entre otros.

De otro lado, se tiene también el índice de Simpson (Margalef, 1977) empleado también en la medición de nichos y traslape de los mismos (Hardesty, 1977; Fox, 1981) y que en relación a la diversidad de especies evalúa la probabilidad de que al extraer dos individuos al azar de una comunidad ambos pertenezcan a la misma especie. Su expresión simplificada es (Odum, 1972):

$$d = 1 - C \quad (2)$$
$$c = (n_i/N)^2$$

donde : d = diversidad

c = predominio

n_i = número de individuos de la especie i

N = número total de individuos

De todos los índices propuestos, sin embargo, y a despecho de las críticas a las que han sido sometidos (Hurlbert, 1971), los índices derivados de la Teoría de la Información han sido los más usados.

Basándose en la proporción que del total - de individuos, biomasa ó productividad - corresponde a cada especie (p_i), la expresión usada establece que la diversidad (H) de una Comunidad está dada por (Margalef, 1977):

$$H = - \sum p_i \log_2 p_i \quad (3)$$

Además, el componente de equidad se calcula mediante cualquiera de las siguientes expresiones :

$$e = H / H_{\max} \quad (4)$$

$$e = (H - H_{\min}) / (H_{\max} - H_{\min}) \quad (5)$$

La expresión (4) mide cuán cerca de la diversidad máxima - obtenida cuando todas las especies tienen el mismo número de individuos - se halla la diversidad calculada.

Estos índices han sido usados en los más variados colectivos de datos. Así, Roth (1976) los usa para evaluar diversidades de especies de aves en hábitats de complejidad creciente; igualmente, Willson (1974), Ambuel y Temple (1983), Tomoff (1974) en aves de desierto; Zaret (1982) y Kushlan (1976) en comunidades de peces; Allen y Forman (1976) evaluando la respuesta de comunidades de plantas a la remoción de especies; Pianka (1971) analizando comunidades de lagartijas en el desierto de Kalahari; McNaughton (1977) midiendo la respuesta de campos viejos y pastizales a fluctuaciones ambientales.

Han sido usados también en la evaluación de aspectos estructurales de la comunidad ó el hábitat; así, Tomoff (1974) lo usa para medir diversidades de alturas de follaje, Colwell y Futuyama (1971) para medir nichos ecológicos, en general y Falero (1986) para nichos tróficos, en particular; incluso se usaron para medir la

constancia de ambientes fluctuantes (Stearns, 1981).

En lo que a lomas concierne, estas expresiones se usaron al analizar el rol del "puquial" (microlimnotopo léntico permanente) de Lachay en la avifauna de la loma (Sánchez, 1982).

Aún cuando estos índices también son afectados por el tamaño de la unidad muestral, a excepción de Hurlbert (1971) y Margalef (1977), nadie parece darle importancia al asunto. Este último autor sugiere generar un espectro de diversidad con tamaños de muestra sucesivamente mayores y de la forma de la curva derivar un tamaño mínimo. Este enfoque se pudo emplear en aves de bordes de campos cultivados en el valle de Huaral (Gutiérrez, datos no publicados), obteniéndose resultados satisfactorios. Igualmente en la evaluación de diversidades en comunidades de pastos altoandinos en la Reserva Nacional de Pampa Galeras (Sánchez, 1987).

Conviene señalar que, de modo más simple, el cálculo del número relativo de especies de una comunidad (Riqueza de Especies), equivale aproximadamente, al cálculo de un espectro de diversidad porque pone al número total de especies en relación al número de individuos de los cuales provienen esas especies. Su expresión es (Odum, 1972):

$$d = S/N^{1/2}$$

(6)

donde : S = número de especies

N = número de individuos

2.2 ACERCA DE LA ESTABILIDAD.

En relación a las ideas o conceptos asociados al término Estabilidad, debe decirse que Pimm (1984) analiza algunos de los resultados de las investigaciones que al respecto se han hecho, haciendo previamente un listado de los diferentes tipos de estabilidad considerados. Whittaker (1980), por su parte, hizo un listado de las posibles combinaciones de variables o aspectos de la comunidad que podían usarse como criterios de estabilidad. Sin embargo, la relación que plantea Orians (1980) parece a la vez completa y lógica por lo que se la ha tomado de referencia. El mencionado autor considera los siguientes tipos de estabilidad :

a) CONSTANCIA .- Ausencia de cambio de algún parámetro del sistema. Concepto inverso al que Pimm (1984) cita como variabilidad.

b) PERSISTENCIA .- Tiempo de supervivencia de un ecosistema o de alguna de sus partes.

c) INERCIA .- Capacidad de un sistema para resistir las perturbaciones externas.

d) ELASTICIDAD .- Velocidad a la que un sistema retorna a su estado anterior después de una perturbación.

e) AMPLITUD .- Superficie sobre la que un sistema es

estable. Mide la magnitud de la zona hasta la cual se puede desplazar a un sistema mediante una perturbación sin que éste pierda su capacidad de regresar a su estado anterior a la perturbación.

f) ESTABILIDAD CICLICA .- Propiedad de un sistema de ciclar u oscilar alrededor de algún punto central.

g) ESTABILIDAD DE TRAYECTORIA .- Propiedad de un sistema de desplazarse hacia algún punto o zona finales a pesar de las diferencias en las zonas de partida. Relacionada con la Sucesión.

Dentro de esta variedad de tipos de estabilidad se debe escoger el más apropiado para el presente trabajo. Debe decirse que se intenta obtener evidencia experimental antes que elaborar modelos matemáticos; y es necesario señalar esto pues muchas de las investigaciones sobre estabilidad se han hecho mediante el modelado. Se opta, por lo tanto, por la formulación de modelos verbales generadores de hipótesis evaluables experimentalmente, siguiendo en esto a McNaughton (1977), a Smedes y Hurd (1981) y a Zaret (1982).

Además, se intenta conocer, primero, cómo funciona el sistema sin más alteraciones que las que le son propias, dejando de lado los experimentos de perturbación tales como la remoción de especies (Allen y Forman, 1976) o las modificaciones del hábitat en su estructura (Smedes y Hurd, 1981; Dritschilo y Erwin, 1982).

El dejar de lado los experimentos de perturbación puede crear un problema pues mucho de la investigación acerca de la estabilidad ha estado referida tanto a la Resistencia (Inercia) al cambio de una comunidad frente a una perturbación externa, como a la posibilidad y velocidad de regreso de la misma a su condición anterior (Elasticidad). Sin embargo, si lo que se desea evaluar es la respuesta de la comunidad a variaciones naturales, parece más apropiado referirse a la idea de Estabilidad = Constancia, lo que genera operacionalmente el concepto de variabilidad.

Se trata en este caso de tomar cualquiera de las medidas de dispersión estadística (desviaciones standard, variancias, rangos, coeficientes de variabilidad, incertidumbre) de la variable en análisis sobre registros hechos en el tiempo. En este sentido, Mc Naughton (1977) usa el coeficiente de variabilidad de la biomasa de pastos sobre registros semanales para evaluar la estabilidad de un pastizal del Serengeti en un periodo de lluvias erráticas. Por su parte, Sánchez y Quinteros (en prensa) usan la Incertidumbre (Ulanowicz, 1986) asociada a los diferentes estados por los que pasa el número de individuos de una población de palomas, como criterio de la estabilidad de la misma.

Dada la fuerte estacionalidad de las lomas (Torres, 1981), parece ser que la Incertidumbre es la medida más apropiada para evaluar la estabilidad en el tiempo de la

avifauna, considerando, además, que lo único que se desea analizar es la amplitud de sus fluctuaciones como producto de la dinámica propia de las lomas.

Ahora bien, ¿qué tipo de variables pueden usarse?. Smith, Brisbin y Weiner (1979) al evaluar los principios de la respuesta de los ecosistemas al cambio ambiental, establecen un sistema que tomando dos criterios - estructural y funcional - y tres niveles de integración - individuos, poblaciones, comunidades - considera las variables bióticas importantes y susceptibles de ser monitoreadas. Hacen también un listado de las variables abióticas relevantes.

En relación a este esquema y teniendo en cuenta que lo que interesa es evaluar la estabilidad a nivel de la comunidad, los dos primeros niveles pierden importancia aún cuando, como se verá luego, serán parcialmente empleados. Quedan, entonces, como variables a usar: Riqueza de Especies (S y d), Abundancia total (N), Diversidad (H) y Equidad de Especies (e).

En relación a la distinción entre el aspecto funcional y el estructural, debe señalarse que una buena cantidad de estudios desarrollados al nivel de la comunidad tiene centrado su interés en taxocenosis definidas. Así lo hicieron, por ejemplo, Pianka (1971) y Lister (1981) con lagartijas, Power (1971) y Wagner (1981) con poblaciones de aves, Fox (1981) con roedores Muridos y Dasyuridos. En estos casos, el interés está centrado en la

taxocenosis, analizando cómo la afectan diferentes factores. Si lo que interesa en cambio es la comunidad, cualquiera de sus taxocenosis será sólo un medio para mantener antes que nada la comunidad misma. Esto implica que podría no haber estabilidad (Constancia) en algunos de sus componentes si ello contribuye a que la comunidad en su conjunto persista en el tiempo.

Se trataría por tanto, de mecanismos de compensación y reemplazo de especies que haciendo inestable la taxocenosis en cuestión, hagan estable alguna característica funcional importante para la comunidad. Esto es lo que Mc Naughton (1977) denomina **Estabilidad Funcional** y está de acuerdo al comentario de Margalef (1977) de que podrían haber ecosistemas inestables en lo que a composición de especies se refiere pero estables en sus valores de productividad, biomasa ó alguna otra variable.

Mc Naughton es más enfático aún cuando opina que la diversidad no engendra su propia estabilidad sino mas bien la estabilidad de propiedades funcionales del ecosistema a través del reacondo de especies que serían los elementos con los que éste - el ecosistema - puede jugar.

Este punto de vista privilegia las variables funcionales en lo que a medición de estabilidad se refiere. En particular, Mc Naughton trabajando con pastizales usa tanto la variación porcentual entre dos momentos, como

el coeficiente de variabilidad sobre una serie de mediciones refiriéndose en ambos casos a la biomasa total. Al trabajar de esta manera, encuentra, que en general, la relación "diversidad de especies - estabilidad funcional" es directa y significativamente alta.

Trabajando con aves, se plantea la necesidad de hallar alguna variable que sea más funcional que estructural y que podría ser la productividad secundaria ó terciaria. Estas son, sin embargo, variables de difícil medición por lo que quedarían como alternativas la biomasa total y la abundancia total de aves en cada ambiente considerado. Son éstas, entonces, las variables que deberán ser evaluadas, estimándose la estabilidad a partir de la variabilidad que muestren.

El mecanismo que está en la base de la estabilidad funcional es el reacomodo de especies, de modo que haciendo uso del hecho de que cada especie tiene un nicho ecológico definido - en su acepción Hutchinsoniana (Hutchinson, 1981; Green, 1971) - una modificación de las condiciones abióticas será absorbida por la comunidad a través de una proliferación de las especies cuyos nichos sean más similares a las nuevas condiciones imperantes, con la consiguiente disminución de las especies que no satisfagan esta condición. El resultado final será una relativa constancia (estabilidad) a nivel de la comunidad aún cuando la distribución de los

individuos en las diferentes especies haya variado. En estas condiciones, el tener un mayor número de especies, y por lo tanto más diversidad, lleva a tener una mayor potencialidad de ocupar nichos ecológicos diferentes y por lo tanto a tener un mayor espectro de respuestas frente a cambios abióticos lo que se traduce en una mayor estabilidad funcional.

Conviene tener una idea de la amplitud de los nichos de las especies involucradas, pues, como plantea Pianka (1971), existiría una relación negativa entre la riqueza de especies y el nivel de traslape de los nichos de estas especies, cosa que comprobó Fox (1981) en múridos y dasyuridos australianos. Este fenómeno, limita la posibilidad de compensación entre especies a situaciones de diversidad media: con pocas especies es reducida la cantidad total de variaciones a las que se puede hacer frente, con muchas especies el relativamente escaso traslape de sus nichos impide que la disminución de alguna de las especies sea compensada por el incremento de otra (s).

En la medición de la amplitud de los nichos ecológicos y de su traslape, se trata de evaluar el uso que una especie hace de las distintas categorías de un recurso. En ese sentido, Colwell y Futuyama (1971) desarrollan una matriz de recursos en la que las distintas categorías de un recurso dado - tipos de alimento, estratos de vegetación, etc. - se relacionan con el uso que de cada

uno de ellos hace la especie. Una especie que use todas las categorías del recurso considerado en la misma proporción, será una especie de mínima selectividad y por lo tanto de amplio nicho ecológico (especie euri). De allí que los mencionados autores usen índices de diversidad derivados de la teoría de la información - sensibles al número de categorías y a la proporción que del total representa cada una - e índices de similitud para evaluar la amplitud de nicho y traslape de los mismos, respectivamente.

Otros índices también han sido usados, tales como el índice de Simpson (ecuación 2) ó derivados del mismo, habiendo Petraitis (1981) analizado las relaciones gráficas y algebraicas de éstas y otras expresiones. En general, estos índices sólo consideran el uso que cada especie hace de los distintos segmentos de un eje cualquiera (recurso) de su nicho. De la similitud de estos espectros de uso entre dos especies, se evalúa su traslape (Thomson y Rutherford, 1982).

Sin embargo, como lo mencionan Feisinger, Spears y Poole (1981), debe considerarse también la oferta que un recurso proporciona en cada uno de los segmentos en los que se lo divide para evaluar el nicho. Y esto es así pues se podría dar el caso de que una desigual utilización de estos segmentos se deba no a la selectividad de la especie sino simplemente a la desigual oferta que de cada uno de ellos exista.

De otro lado, es razonable esperar que las amplitudes y traslapes de nicho relevantes en un momento dado sean las que estén referidas al recurso más escaso en ese momento. Esto sería una simple consecuencia del Principio de los Factores Limitantes (Odum, 1972). En las lomas, es el agua el mayor de los limitantes para la avifauna en la época seca - Diciembre a Abril - como se deduce de la concurrencia de las aves al "puquial" de Lachay (Sánchez, 1982). En la época húmeda, por el contrario, serán las restricciones de alimentación y hábitat para la protección-descanso-reproducción las que mayor importancia adquieren. En este último periodo, los dos tipos de restricción pueden ser evaluados midiendo la complejidad estructural del hábitat.

2.3 ACERCA DE LA COMPLEJIDAD ESTRUCTURAL DEL HABITAT Y SU RIQUEZA DE ESPECIES DE AVES

En relación a este aspecto, han habido una serie de intentos de medición, partiendo desde la aproximación inicial de Mac Arthur de evaluar la diversidad de alturas de follaje que ha sido seguida por varios autores (Tomoff, 1974; Willson, 1974; Morgan y Gates, 1982). Algunos de estos autores han desarrollado indicadores diferentes, entre los cuales el Porcentaje de Cobertura Vegetal (Willson, 1974) o relaciones más bien complejas entre varias de estas variables que son trabajadas mediante técnicas de análisis multivariado (James y Wamer, 1982). También se han hecho evaluaciones en base a las cantidades relativas de formas

fisionómicamente diferentes (Tomoff, 1974). En todo caso, lo que parece ser más importante es tener una medida de la heterogeneidad total de un determinado ambiente, es decir, un índice que incluya tanto las diferencias verticales (estratificación) como las horizontales (zonación). Roth (1976) concluye esto luego de haber desarrollado un indicador de heterogeneidad horizontal que funciona bien con vegetación baja - arbustos y hierbas - pero no con bosques pues no incluye el componente vertical. Por esto, en el presente trabajo se evalúa la estructura del hábitat, considerando ambas dimensiones. Se espera explicar así de modo satisfactorio la oferta de hábitat en cada punto muestreado.

Todos estos indicadores de estructura están más o menos correlacionados positivamente con el número de especies de aves y por lo tanto con su diversidad aún cuando no siempre son relaciones lineales (Meente et al., 1983). Esto implica que hábitats más complejos vertical y horizontalmente deben tener mayor número de especies y menor traslape de sus nichos si la hipótesis de Pianka es correcta.

A la luz de lo planteado, la hipótesis para la cual se pretende obtener evidencia empírica, toma la siguiente forma :

LA MAYOR COMPLEJIDAD DEL HABITAT IMPLICA UNA MAYOR DIVERSIDAD DE ESPECIES DE AVES LO QUE A SU VEZ IMPLICA

UNA MAYOR ESTABILIDAD FUNCIONAL DE LA AVIFAUNA.

2.4 MARCO CONCEPTUAL PARA LA INTERACCION DIVERSIDAD - ESTABILIDAD

De ser cierta la hipótesis que se acaba de plantear, podría decirse que la responsable última de la estabilidad funcional es la complejidad del hábitat a través de las especies presentes.

Por otro lado, los ambientes estructuralmente complejos parecen tener como propiedad la posibilidad de absorber y diluir parte de las fluctuaciones ambientales en su propia estructura. Así, en las lomas, un perfil de temperatura bajo copa de árboles es más constante (estable) que uno que corresponda a un ambiente con hierbas como única cobertura (Torres, 1981). De este modo, la avifauna de un ambiente complejo debería ser funcionalmente más estable pues de un lado tendría un mayor número de especies (mayor posibilidad de reacomodo) y de otro, recibiría impactos ambientales amortiguados por la propia estructura del hábitat.

Conviene intentar formular un marco conceptual más general que lo que hasta el momento se ha planteado y que sirva para ordenar las muy diversas acepciones e interpretaciones que los términos diversidad y estabilidad y sus relaciones han tenido.

Siguiendo la propuesta de Margalef (1980 b) de que la relación entre diversidad y estabilidad es consecuencia

de su dependencia común de propiedades más fundamentales del ecosistema y que éste a su vez no es más que un tipo de sistema físico, parece apropiado referirse a marcos conceptuales generales y de naturaleza física. Por eso, parece que un buen punto de partida es la Ley del Requisito de Variedad de Ashby que en un contexto que podría denominarse de ecología humana plantea Earls (1989) al explicar las características de los sistemas agrícolas pre-hispánicos.

Se trata de poner la variabilidad de un sistema en relación a la variabilidad de su entorno, satisfaciendo la condición de que el sistema mantenga siempre una mayor variedad que el entorno ya que sólo esto garantiza su persistencia. De no ser así, en cuanto el entorno presente un estado para el cual el sistema no tenga respuesta, se produciría el colapso de éste.

Naturalmente, se tienen dos opciones para mantener la desigualdad a favor del sistema: disminuir la variabilidad del entorno mediante algún tipo de filtro ó incrementar la variedad de respuestas del sistema. Como dice Earls (1989) ambas alternativas se usaron en la agricultura pre-hispánica.

La implementación de cada opción, sin embargo, supone cosas bien distintas :

Disminuir la variabilidad del entorno significa que el sistema tiene tal capacidad de organización que puede

forzar a su entorno a reducir sus múltiples estados a sólo unos pocos. Esta reducción implica una ganancia de certidumbre y de predecibilidad que, sin embargo, sólo se pueden dar si la capacidad de organización del sistema tiene una magnitud mayor que las perturbaciones del entorno. Ejemplo de esto es el fenómeno anteriormente mencionado, de mayor constancia térmica bajo la copa de un árbol que al aire libre en las lomas (Torres, 1981); el árbol sirve como filtro que evita calentamientos y enfriamientos extremos.

Cuando las capacidades de organización y modificación del entorno son mas bien limitadas, la única posibilidad de asegurar la desigualdad de Ashby será que el sistema fluctúe más que el entorno: las herbáceas de las lomas nada pueden hacer para reducir la alta variabilidad de oferta de agua que la alternancia de años con "El Niño" y años sin él significa; lo único que pueden es tener estructuras de vida latente (semillas) para periodos de sequía y una muy alta capacidad de crecimiento poblacional en años de exceso de agua. Así, tienen respuestas para los diferentes estados que la oferta de agua puede tomar.

Estas dos opciones de los sistemas biológicos nos ponen, en el nivel individual-poblacional frente a las estrategias r y K tal como se discuten en cualquier texto de ecología. Las especies r con una muy alta reactividad optan por incrementar su propia variedad de

respuestas en relación a la variedad de su entorno. Las especies K, con una menor reactividad y una mayor capacidad de organización de su entorno optan más bien por reducir la variabilidad de éste.

En el nivel de los ecosistemas, esta disyunción nos pone frente a la teoría de la Sucesión. Margalef (1980 b) señala que, siendo la Sucesión un proceso de auto-organización, su desarrollo puede verse como el paso de un estado de muy alta reactividad, que gasta energía ineficientemente, que produce mucha entropía y cuya proporción de especies generalistas y de estrategia poblacional r es alta, hacia estados más calmados, con especies de vida más larga y de mayor tamaño, con un gasto más eficiente de la energía y en donde cada vez más se cumple el Teorema de Prigogine - para sistemas termodinámicos abiertos y fuera de equilibrio pero cerca a él - que establece que se tiende a minimizar la entropía generada. Dice incluso que la razón entre Respiración (estimadora de la producción de entropía) y la Biomasa (más otros portadores de información) es una cantidad que la Sucesión tiende a minimizar tanto como las restricciones medioambientales se lo permiten. Se comprende que se está pasando de una comunidad pionera hacia una que se acerca al climax, proceso en el que podrá avanzar si los rigores del medio ambiente (su variabilidad) no superan la capacidad de organización del ecosistema en desarrollo.

Odum (1972) hace un listado de las características de comunidades pioneras y de las que están cerca al climax señalando que las primeras tienen una estructura muy simple, evaluable en su riqueza de especies, en su estructura trófica, en su arquitectura y también en el tipo de estabilidad que muestran.

El gasto desordenado de energía de las fases iniciales sería entonces una manera de acumular biomasa, formar estructura, ganar información, teniendo como consecuencia que las fases posteriores ganen en constancia y predecibilidad.

Siguiendo la propuesta Margalefiana de que todo lo que existe es estable pues de no serlo no existiría ya, queda claro que tanto las comunidades pioneras como las cercanas al climax tienen estabilidad, la que que se expresa de diferente manera en cada caso pero que garantiza la persistencia de ambos tipos de comunidad, es decir, su permanencia en el juego que la vida representa.

La referencia a la entropía generada y la consideración del ecosistema como un sistema termodinámico abierto y fuera de equilibrio, lleva a considerar la contribución de la termodinámica al problema de la relación diversidad - estabilidad. Como plantea Ulanowicz (1986), la termodinámica es ante todo una ciencia fenomenológica, cuyo objetivo es más describir cómo tienen lugar los fenómenos antes que intentar explicar

sus causas últimas.

En relación a la descripción de la sucesión, la parte de la termodinámica que es relevante es la que corresponde a sistemas fuera de equilibrio sea que estén en régimen lineal o no lineal. Los sistemas fuera de equilibrio son sistemas abiertos, es decir, mantienen una arquitectura determinada, y la mantienen funcionando, gracias al ingreso de energía que tienen y que permanentemente desordenan. De este modo, la entropía que generan para mantener su estructura la "exportan" a su entorno.

Un sistema fuera de equilibrio puede hallarse cerca de él - régimen lineal - o lejos del mismo - régimen no lineal-. Siguiendo el desarrollo temático que hacen Ulanowicz (1986) para el régimen lineal y Wagensberg (1981) para los cambios entre éste y el régimen no lineal, debe decirse que de ordinario un sistema fuera de equilibrio se mantiene cerca de él. Experimenta fluctuaciones de amplitud reducida, manteniéndose alrededor de un promedio que lo caracteriza. Se dice que se encuentra en estado estacionario porque sus ingresos y salidas de energía se balancean no registrándose cambios ni en la estructura ni en el tamaño del sistema; se dice, además, que se encuentra en régimen lineal porque la relación que existe entre las Fuerzas que lo caracterizan y los Flujos asociados a ellas es de tipo lineal. Si J_1 es un flujo y X_1 es la fuerza que lo causa, su relación tiene la forma :

$$J_1 = L_{11} X_1 \quad (\text{Ulanowicz, 1986})$$

La representación de un sistema en régimen lineal mediante el conjunto de fuerzas que lo caracterizan y que generan flujos, se debe a Onsager (1931) (citado por Ulanowicz, 1986). Se trata, por ejemplo, de fuerzas debidas a diferencias de temperatura que generarán un flujo de calor.

Mediante procesos de compensación, estos sistemas minimizan su producción de entropía lo que - como se verá más adelante - es la base física de la propuesta en ecología de que la diversidad genera estabilidad.

Sin embargo, no siempre las fluctuaciones son de tamaño despreciable en relación al promedio. En determinados momentos éstas se amplifican al punto de quitarle al promedio su condición de valor representativo; se viola - como dice Wagensberg (1981) - la ley de los grandes números y es el azar el que fija las nuevas condiciones que habrán de regir al sistema, es decir, su nuevo estado estacionario. En estos momentos, la relación entre Fuerzas y Flujos deja de ser lineal - por eso se dice que el sistema está en régimen no lineal - y la producción de entropía es mayúscula. La noción de estabilidad en estas condiciones, tiene que ver mas con la elasticidad que con la constancia.

Margalef (1980 b) opina que todo proceso de Sucesión representa en su fase inicial un proceso termodinámico

de régimen no lineal en el que el gasto desordenado de energía es de alguna manera el precio a pagar para acumular estructura - biomasa - e información. Sólo después de esta fase se pasa a un régimen lineal en donde comienza a tener sentido la tendencia a la minimización de la entropía generada.

Ahora bien, esta minimización de la entropía generada - en régimen lineal - ha quedado consagrada en el Teorema de Prigogine y es consecuencia en principio de que - como lo estableciera Onsager - normalmente las diferentes fuerzas y flujos de un sistema están conjugados, es decir, se influyen mutuamente de modo que el flujo J_i tendrá una magnitud expresable en la siguiente ecuación :

$$J_i = \sum_{j=1}^n L_{ij} X_j \quad (\text{Ulanowicz, 1986})$$

En la expresión señalada, los X_j son las diferentes fuerzas del sistema.

Pero además, Onsager encontró que los Coeficientes de Acoplamiento de Flujos eran simétricos, cumpliéndose :

$$L_{ij} = L_{ji}$$

Esta simetría es lo que permite que si un determinado flujo se ve perturbado, esta perturbación pueda compensarse por un incremento de un flujo acoplado de modo que en un análisis del conjunto, no se notará la

perturbación. Se trata por tanto, de un caso concreto del Principio de Le Châtelier-Braun.

La compensación es probablemente la base física más general para la hipótesis de que la diversidad genera estabilidad. En ese sentido, fue que en 1953, Odum planteó que una comunidad que tuviera varios flujos energéticos que conectaran sus elementos tenía la posibilidad de compensar entre ellos de modo que la disminución de alguno de ellos pudiese anularse con el incremento de otro(s) flujo(s). Por el contrario, una comunidad con pocos flujos o con uno solo, no tendría acceso a esta posibilidad.

Esta base física impone algunas restricciones :

a) La estabilización se logra en el todo, en el conjunto (sistema) y el mecanismo que la genera es justamente la desestabilización de las partes (= flujos). Es decir, la posibilidad de fluctuación de las partes (por el mecanismo de la compensación) es la condición para incrementar la constancia del conjunto. Queda fuera de lugar entonces, la propuesta de que la diversidad se autoestabiliza, es decir, tomar como criterio de estabilidad, la constancia de las partes. Ulanowicz (1986) opina que esta confusión significó para la ecología un error en el correcto planteamiento del problema por casi tres décadas. Siendo más difíciles de estudiar los flujos de energía entre especies, se los reemplazó por la cuantificación del tamaño de las

poblaciones de estas especies, evaluando entonces la estabilidad de la comunidad a partir de la constancia de estos tamaños poblacionales.

En ese sentido, la propuesta de Mc Naughton (1977) de juzgar la estabilidad de la comunidad mediante la constancia de variables relevantes sólo al nivel del conjunto - es decir la comunidad - es correcta, pues restablece la idea original de que la condición de esta estabilización es la posibilidad de desestabilizar a las partes que la forman mediante fenómenos de compensación.

b) La descripción de este tipo de estabilización es válida para sistemas fuera de equilibrio pero cerca de él, es decir, sistemas bajo régimen lineal. Esto implica, como dice Margalef (1980 b) que las regularidades señaladas para la Sucesión, tales como la reducción de la tasa entre Respiración y Biomasa ó el incremento de la predecibilidad, sólo se aplican cuando el ecosistema, superando su fase inicial de gasto desmedido e ineficiente de energía, entra en régimen lineal.

Durante una fluctuación, por el contrario, no sólo se gasta energía desmedida e ineficientemente sino que es el azar el que determina la configuración que el sistema tomará. La alternancia de estos dos regímenes, lineal y no lineal, es la alternancia entre determinismo y azar y es además la garantía, como dice Wagensberg

(1981) del surgimiento de la novedad mediante un proceso evolutivo sin fin. Por lo demás y de acuerdo a lo que Margalef (1980 a, b) plantea, toda energía que se gasta deja huella, sirve para formar una estructura y en ese sentido incrementa la información del sistema ya que hace más predecibles los estados futuros del mismo. Por tanto, si bien en términos de entropía una fluctuación aparece como desordenada e ineficiente, el gasto exagerado de energía que implica podría no ser sino la condición necesaria para dotar de cierta organización al sistema y permitirle pasar luego al régimen lineal.

En la descripción ulterior del desarrollo del sistema, Ulanowicz (1986) plantea que éste experimenta incremento tanto en tamaño como en organización, procesos que el denomina **Crecimiento y Desarrollo**, respectivamente y que se sumarían para formar lo que se denomina **Ascendencia**. El **Crecimiento** se da por un incremento de la energía total que fluye por el sistema y el **Desarrollo** por un incremento de la información contenida en la red de flujos. Esta información es mayor cuanto más específicamente conectados están los elementos que participan en el flujo, es decir, las especies; será máxima cuando cada especie reciba energía sólo de una especie de un nivel trófico anterior y se la transfiera sólo a una especie de un nivel trófico superior. Esta condición está de acuerdo con la propuesta general de que las especies de ecosistemas cercanos al climax incrementan su especialización estrechando sus nichos.

Esto, sólo se podrá lograr con una larga historia de coevolución entre especies y debe llevar en la práctica, a la escasa superposición entre nichos que Pianka (1971) señala como característica de ecosistemas con muchas especies.

Sin embargo, en estas condiciones no se podrá producir el fenómeno de compensación entre especies - dado el escaso traslape de sus nichos - y por lo tanto, la hipótesis de que la diversidad engendra estabilidad no se cumpliría. No obstante, un sistema llegará a estas condiciones sólo después de haber acumulado tanta biomasa e información que seguramente podrá satisfacer la ley de Ashby usando preferentemente la opción de reducción de la variabilidad de su entorno sin "necesitar" recurrir a la compensación.

Por el contrario, un sistema permanentemente sometido a perturbaciones de su medio ambiente no podrá seguramente Crecer ni Desarrollarse - en las acepciones de Ulanowicz - como para filtrar esa variabilidad. Su alternativa para satisfacer la Ley de Ashby será recurrir a la compensación, para lo cual necesita especies compensables entre si, es decir, de nicho ecológico más o menos amplio y traslapante.

Por lo tanto, la noción de estabilidad que muestra un ecosistema variará en el curso de su desarrollo. Un esquema que puede resumir lo dicho es el que se presenta a continuación y que aunque no es ni exhaustivo ni

definitivo es una hipótesis de trabajo, y como tal se le toma para analizar la información obtenida en el presente trabajo.

**OPCIONES ALTERNATIVAS DE ESTABILIZACION DE UN ECOSISTEMA
HIPOTESIS DE TRABAJO.**

<u>CONDICION</u>	<u>TIPO DE ESTABILIDAD(*)</u>	<u>ESTRATEGIA</u>
- Fluctuaciones (Régimen no lineal)	Elasticidad	Persistir fluctuando.(1)
.....
- Medio ambiente con muchas perturbaciones (Régimen no lineal)	Elasticidad Amplitud Estabilidad Cíclica	Persistir fluctuando.(1)
(Régimen lineal)	Constancia	Persistir compensando.(1)
.....
- Fases iniciales de la Sucesión (Régimen lineal)	Constancia	Persistir compensando. (1)
.....
- Fases maduras de la Sucesión (Régimen lineal)	Constancia Persistencia Inercia	Persistir filtrando variabilidad. (2)
.....

(1) Opción 1 de Ashby : variar más que el medio.

(2) Opción 2 de Ashby : reducir la variabilidad del medio por debajo de la del sistema.

(*) Según la clasificación de Oriens (1980)

III. MATERIALES Y METODOS

3.1 LUGAR

El trabajo se desarrolló en la Reserva Nacional de Lachay ubicada en la costa peruana a 105 km al norte de Lima. (Figura 1). La ubicación geográfica de esta Reserva es $11^{\circ}21' - 11^{\circ}21' 58''$ L.S. y $77^{\circ}21' 28'' - 77^{\circ}22' 25''$ L.O..

Se escogió esta Reserva por el hecho de tener varios tipos de vegetación lo que hace posible que se analice el comportamiento de cada uno de ellos tanto en relación a su estructura como a su contenido de especies de aves y a su estabilidad. Cada tipo de vegetación se denomina de aquí en adelante Hábitat y aún cuando algunos son puestos por el hombre - Casuarinas y Eucalyptos - ello no sólo no estorba sino que contribuye a diversificar el ambiente lo que - por lo menos en relación al presente estudio - es una ventaja.

Los Hábitats considerados fueron : Bosque Ralo de Eucalyptos (BR), Bosque Denso de Eucalyptos (BD), Casuarinas (CAS), Sabana de Taros (TA), Loma de Arbustos (AR) y loma de Cactáceas (CAC). La selección de estos hábitats se ha hecho en base a criterios de vegetación, es decir de arquitectura de la formación vegetal, atendiendo al hecho reiteradas veces señalado de que este factor, mas que la composición florística, es

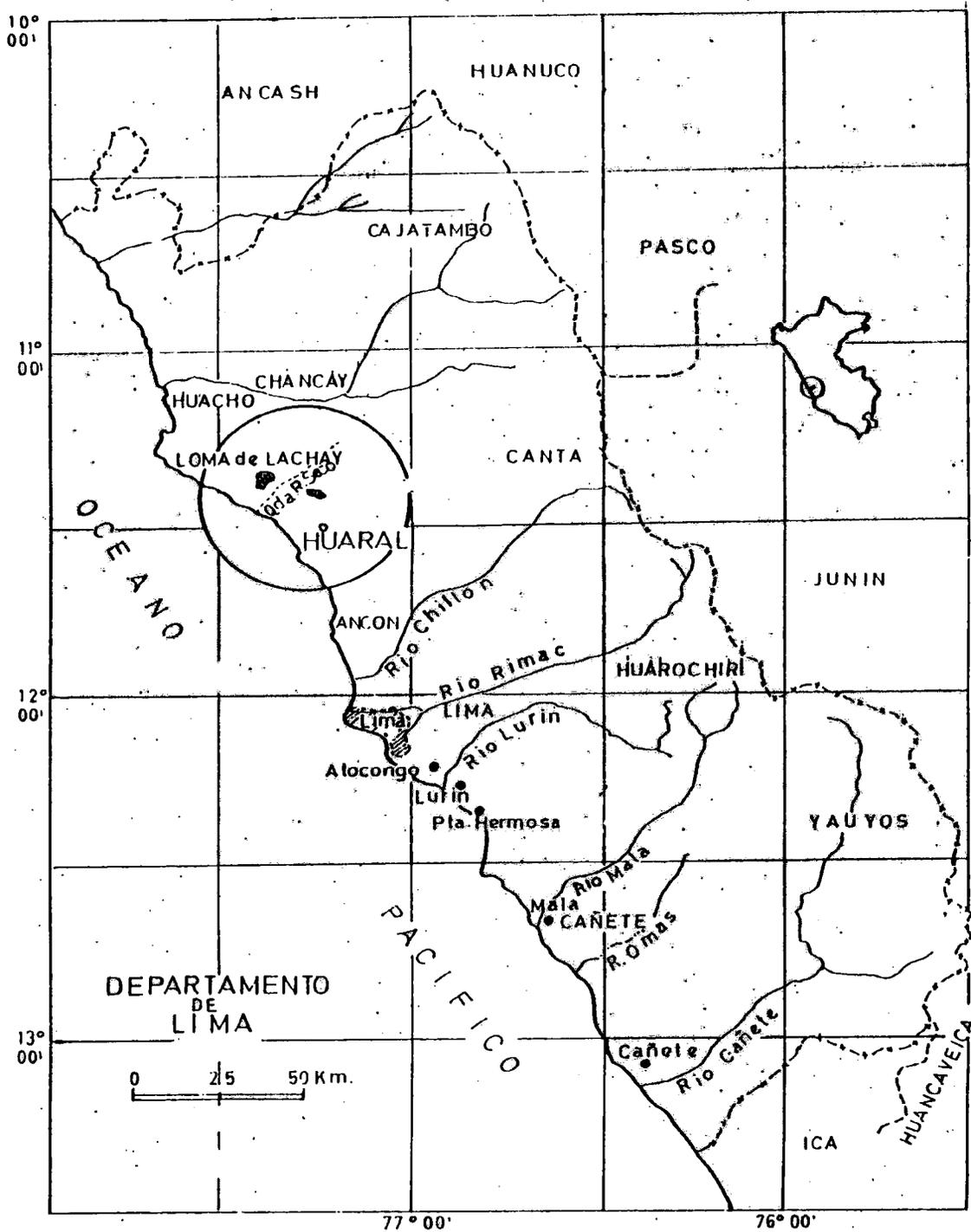


Fig. 1 .- AREA DE TRABAJO

determinante de la composición de la comunidad de aves (James and Wamer, 1982; Meents *et al.*, 1983; Morgan and Gates, 1982, y Roth, 1976). Las diferencias en la arquitectura vegetal de los hábitats señalados es evidente, lo que justifica su empleo para la investigación.

3.2 METODOS

3.2.1 Evaluación de la Comunidad de Aves

Los conteos de aves se hicieron mediante la observación directa, con ayuda de binoculares y exclusivamente en horas de la mañana, entre las 07:00 y las 10:00. Se tuvieron estaciones de registro para cada uno de los hábitats en los que se dividió la loma : BR, BD, CAS, TA, AR y CAC.

Mediante registros realizados durante la época húmeda de 1984, se determinó un periodo horario de conteo suficientemente homogéneo hallándose el periodo entre las 07:00 y las 10:00; también se usaron estos registros para evaluar la estrategia de mantener constante el tiempo y variar el espacio: tener varias estaciones contiguas e ir las evaluando sucesivamente de modo similar a un transecto de ancho conocido. Se perseguía determinar la curva de especies-área de cada hábitat, pero se tropezó con el inconveniente de que al caminar se espantaban algunas aves lo que sesgaba los registros y obligaba a emplear áreas de más de 0.8 ha. Por eso se optó por la estrategia alternativa: variar el tiempo y

dejar constante el espacio. De este modo se establecieron dos estaciones no contiguas por cada hábitat en las que se registraron las aves presentes en un periodo de 10 minutos por cada estación.

Los registros de la época húmeda de 1985 - Marzo a Setiembre con frecuencia mensual a excepción de Junio - se han usado para los análisis de diversidad y estabilidad .

Además de las especies y sus números, cada registro incluyó el estrato en el que se encontraba cada individuo - Suelo, Hierbas, Arbustos, Troncos y Ramas, Copas Bajas, Copas Altas -. Las aves registradas se clasificaron de acuerdo a sus hábitos alimentarios en Herbívoros (H), Granívoros (G), Frugívoros (F), Insectívoros (I) y Omnívoros (O) de modo similar a lo hecho por Velarde (1983).

3.2.2 Estimación de la Diversidad de Comunidad de Aves

Al no haber podido generarse un espectro de diversidad - por los problemas de ahuyentamiento señalados en el tópico anterior - se optó por usar una medida relativa de la cantidad de especies de cada hábitat. Es decir, se usó la Riqueza de Especies (d) cuya expresión es :

$$d = S/N^{1/2} \quad (6)$$

donde :

S = número de especies

N = número de individuos.

Se recordará que esta expresión evalúa la cantidad relativa de especies con que cuenta un hábitat porque pone al número total de especies en relación al número total de individuos de los cuales provienen.

La opción escogida permite superar incluso el problema derivado de tener tamaños de muestra diferentes en cada hábitat.

Conviene indicar que en la caracterización de la diversidad de especies de aves de cada hábitat, se ha usado el valor mas alto que tuvo la Riqueza de Especies (d) durante el periodo de siete meses. Al hacerlo así se ha procedido de modo similar a lo hecho por Mc Naughton (1977); el mencionado autor usa el valor más alto - en un periodo de varias semanas - de un índice de diversidad (en su caso el valor de H de Shannon - Wiener) al evaluar cómo esta diversidad se correlaciona con la estabilidad en comunidades de pastos africanos .

En la medida en que la Riqueza de Especies mide la capacidad de tener especies en un hábitat determinado, usar el valor más alto de este índice durante un periodo de tiempo equivale a medir la máxima capacidad de contención de especies en ese periodo y por eso mismo parece lógico que se use este valor al caracterizar la

diversidad del hábitat en cuestión.

3.2.3 Cálculo de la Estabilidad de cada Hábitat

Como se recordará, la idea de estabilidad que se había decidido tomar y que representaba de mejor manera a las lomas en el periodo de estudio, era la de Constancia (Orians, 1980). Se dijo, además, que entendiendo la Constancia como la ausencia de variación en alguna ó algunas partes de un ecosistema, en términos operacionales se le podía evaluar con cualquiera de las medidas de dispersión estadística (Pimm, 1984). Aún cuando no suele ser común, en el presente caso se ha usado la Incertidumbre asociada a una serie de datos, como estimadora de su variabilidad.

La noción de incertidumbre ha sido tomada de la Teoría de la Información (Ulanowicz, 1986). Parte de suponer que un conjunto determinado tiene a sus elementos en varias categorías mutuamente excluyentes. La incertidumbre asociada a este conjunto dependerá de cuántas categorías existen y de cuán parejos son sus tamaños en términos del número de elementos que contiene. Se mide esta incertidumbre mediante la cantidad de información que se requiere, en promedio, para ubicar a un elemento extraído al azar, en la categoría que le corresponde. La información necesaria - y por lo tanto la incertidumbre - es mayor cuantos más categorías hayan y cuanto más homogéneas sean en lo que a número de elementos se refiere. La ecuación para

calcular la incertidumbre de un conjunto es la de Shannon - Wiener y es la misma que se usa para medir la diversidad de un ecosistema :

$$H = - p_i \log_2 p_i \quad (3)$$

donde : p_i = probabilidad de ocurrencia de la categoría i ó del estado i

La confusión entre Incertidumbre y Diversidad se supera recordando que la primera es estrictamente una medida de desorden, de entropía. en tanto que la segunda se ha visto siempre como una medida de la organización de un ecosistema (Ulanowicz, 1986).

Cuando se usa la expresión de Shannon-Wiener para medir el desorden de un sistema, se evalúa cuántos estados diferentes puede tomar el sistema y cuál es la probabilidad de ocurrencia de cada uno de esos estados; es decir se evalúa la diversidad funcional de ese sistema. Por el contrario, cuando se mide la organización del ecosistema, se hace referencia al número de elementos estructurales diferentes que conforman ese sistema y a la proporción que esos elementos representan del total. Esto podría denominarse diversidad estructural.

En el presente caso se ha usado la expresión de Shannon-Wiener como una medida de la incertidumbre asociada a cada hábitat, es decir, su diversidad funcional. Las variables sobre las que se ha calculado la incertidumbre

han sido : Número total de individuos, Número de individuos en el segundo nivel trófico, Número de individuos en el tercer nivel trófico, Porcentaje de individuos del segundo nivel trófico y Porcentaje de individuos del tercer nivel trófico. La selección de variables se hizo siguiendo criterios similares a los de Mc Naughton (1977), es decir, variables que pudiesen mostrar Estabilidad Funcional.

Para las tres primeras variables (Número total de individuos y Número de individuos en los niveles tróficos segundo y tercero) los estados por los que pasa cada hábitat se definieron mediante un número entero de individuos calculándose luego cuántas veces el sistema se había presentado en ese estado. Se trata de responder a la pregunta ¿cuántas veces este hábitat tuvo un individuo, dos individuos, tres individuos,...., n individuos? Como no siempre los estados eran consecutivos, se tuvo que realizar una transformación de los datos originales la misma que tomó la forma :

$$\text{Registro transformado} = \text{Registro original} + 1$$

Con esta transformación se superó el problema de los estados que tenían cero individuos pero que era obvio que por ellos había pasado el hábitat. Se trata por ejemplo de que un hábitat tenía el estado "5 individuos" y el estado "8 individuos" pero no los intermedios. Sin embargo, para pasar de 5 a 8 necesariamente tiene que pasar por 6 y 7. Estas ausencias de estados intermedios

se eliminan con los datos transformados y así es posible apreciar el número total de estados por los que pasó el hábitat en cuestión. Por lo demás esta transformación es similar a la que se hace en un Análisis de Varianza para conseguir linealidad mediante la transformación logarítmica o la transformación por la raíz cuadrada. En estos casos, para evitar el problema de los registros cero se les adiciona una unidad (Steel y Torrie, 1985).

En el caso de las variables expresadas como porcentaje, los estados se definieron por intervalos de cinco unidades porcentuales procediendo luego del modo ya descrito.

Las unidades en las que se expresa la incertidumbre son "bits/estado" pues se emplearon logaritmos en base 2. El bit representa la cantidad de información contenida en una decisión entre dos opciones igualmente probables (Bernardo, 1931).

Se han construido dos gráficos por cada variable cuya incertidumbre se ha calculado. El primero es un diagrama tridimensional que sirve para apreciar cuánta incertidumbre tiene cada variable; mientras más quebrada sea la superficie que corresponde a una variable - hábitat ó mes -, mayor será la incertidumbre del mismo. El segundo gráfico es un diagrama de isolíneas para los mismos datos, que permite ubicar los hábitats y/o los meses en los que la incertidumbre ha sido mayor.

3.2.4 Evaluación de la Estructura Vegetal

La evaluación de la estructura vegetal se ha hecho tomando en cuenta la dimensión vertical y la dimensión horizontal. La primera se hizo considerando trece estratos de diez cm que abarcaron desde el suelo hasta una altura de 130 cm. A partir de este punto se consideraron nueve estratos de un metro de altura hasta llegar a nueve metros. El separar dos secuencias de estratos (0 - 130 cm y 2 - 9 m) tuvo por objeto separar dos fuentes de cobertura: la que generan los arbustos y/o hierbas y la que generan los árboles.

La cobertura vegetal se estimó de dos maneras: para los trece primeros estratos se usaron láminas de cartón de 10x10 cm y de 20x20 cm cuadrículadas en 100 unidades cada una. Para los nueve estratos superiores la cobertura se evaluó con una lámina de cartón de 1 m por 20 cm cuadrículada en 20 unidades y montada sobre un parante con un sistema de poleas que permitía elevar la lámina hacia los estratos superiores.

En cada punto de registro se contaba el número de cuadrículas que la vegetación cubría a los ojos de un observador ubicado a 30 cm de la lámina para los 13 primeros estratos y a 10 m para los nueve restantes.

Por cada hábitat, se tuvieron un total de 20 puntos de registro para los trece primeros estratos y 10 puntos para los nueve restantes estratos dispuestos a lo largo de una línea de 100 mt cuya orientación se escogió

buscando que fuera paralela al mayor gradiente de heterogeneidad del hábitat. En el caso de los hábitats Bosque de Casuarinas, Bosque Ralo de Eucalyptos y Bosque Denso de Eucalyptos, la forma y el tamaño del hábitat no permitían que la línea de evaluación fuera mayor a 100 metros. Por eso se escogió esta longitud como base para las evaluaciones en todos los hábitats. De este modo se evaluó la variación de la cobertura no sólo en la dimensión vertical sino también en la dimensión horizontal.

Los registros de cobertura se analizaron considerando de modo independiente la dimensión horizontal y la vertical tanto para arbustos como para árboles y finalmente de modo conjunto. En todos los casos lo que se trató de medir fue la riqueza estructural de la vegetación en cada uno de los mencionados componentes. Se trata por tanto de medir la Diversidad Estructural en cada caso y por eso mismo se hizo uso nuevamente de la expresión de Shannon-Wiener .

$$H = - p_i \log_2 p_i \quad (3)$$

donde: p_i = probabilidad de ocurrencia de la categoría i ó del estado i

En el caso de la dimensión vertical, se tomaron los totales de estratos de los 10 ó 20 puntos - según correspondiera - refiriéndolos luego al total general para conocer la contribución porcentual de cada estrato.

Para la dimensión horizontal, en cambio, se usaron los totales de cada punto de registro y se los refirió nuevamente al total general. Así, se calculó la contribución porcentual de cada punto al total. Finalmente, la estructura total se calculó refiriendo la cobertura que correspondió a cada estrato de cada uno de los puntos al total. Se conoció entonces la contribución del estrato i-ésimo en el punto j-ésimo a la cobertura total. En todos los casos se hicieron estos análisis para arbustos, para árboles y para el conjunto. Las unidades son bits/dato.

3.2.5 Evaluación de las Correlaciones entre Estructura del Hábitat y Riqueza de Especies y entre Riqueza de Especies y Estabilidad Funcional

La herramienta fundamental para evaluar la relación que existe entre la estructura de un hábitat y la riqueza de las especies de aves que posee y entre esta riqueza y la estabilidad funcional de la comunidad, ha sido el análisis de correlación lineal simple tomando pares de variables y contando con la hipótesis nula de que la correlación entre ambas era inexistente. Aún cuando estas hipótesis se evaluaron buscando significación estadística que permitiera aceptarlas, se tuvo presente también que la sensibilidad de cualquiera de estas pruebas depende del tamaño de muestra; por eso cada vez que hubo que juzgar una correlación, no bastó calcular el Coeficiente de Correlación correspondiente

sino que se recurrió a la evaluación del correspondiente Diagrama de Dispersión en busca de lo que Hurlbert, (1987) llama Significación Biológica.

IV. RESULTADOS Y DISCUSION

4.1 ESPECIES DE AVES REGISTRADAS

Se han registrado un total de 23 especies de aves, pertenecientes a 13 Familias y a cinco Ordenes (Cuadro 1). Debe indicarse que en el Orden Apodiformes, los picaflones fueron registrados sólo como Familia ya que su gran velocidad, su pequeño tamaño y las - a veces - no muy buenas condiciones de visibilidad a consecuencia de la neblina, no permitieron una identificación hasta el nivel de especie.

En términos del número de especies, es notoria la preponderancia de los Passeriformes y dentro de éstos las Familias Fringillidae, Furnariidae y Tyranidae - en ese orden - . Veremos más adelante, sin embargo, que en términos de número de individuos, fueron los Columbiformes los más importantes.

En el Cuadro 1 se indican además las claves con las que se identifican luego a las especies de aves y su ubicación trófica en base al tipo de alimento que prefieren, habiéndose empleado las categorías Herbívoro (H), Granívoro (G), Frugívoro (F), Insectívoro (I) y Omnívoro (O).

CUADRO 1 ESPECIES REGISTRADAS EN LA RESERVA NACIONAL DE LACHAY. (MARZO - SEPTIEMBRE 1986)

ESPECIE	CLAVE	UBICACION TROFICA
Orden Tinamiformes Familia Tinamidae <i>Nathoprocta pentlandi</i>	NOPEN	H
Orden Columbiformes Familia Columbidae <i>Zenaidura macroura</i> <i>Columba crinita</i> <i>Cyrtonyx montezumae</i>	ZEAL COCRU GYMCE	G G G
Orden Psittaciformes Familia Psittacidae <i>Salicinctes obsoletus</i>	BOLAU	H,F,G
Orden Apodiformes Familia Apodidae <i>Apus acedactylus</i> Familia Trochilidae (registrada como familia)	APAN	I
Orden Passeriformes Familia Furnariidae <i>Geothlypis trichas</i> <i>Geothlypis maritima</i> <i>Geothlypis palmeri</i> <i>Asthenes cactorum</i> Familia Tyrannidae <i>Pyrocephalus rubinus</i> <i>Muscisaxicola maculirostris</i> <i>Muscisaxicola brevicauda</i> Familia Hirundinidae <i>Pygocentrus cyanoptera</i> Familia Troglodytidae <i>Troglodytes aedon</i> Familia Turdidae <i>Turdus chiguanco</i> Familia Corvidae <i>Corvus sinuatus</i> Familia Icteridae <i>Sturnella bellicosa</i> Familia Fringillidae <i>Phrygilus sibilans</i> <i>Zonotrichia capensis</i> <i>Pooecetes hispanolensis</i> <i>Carpodacus mexicanus</i> <i>Sicalis sp.</i> Fringilla NN	GECRA GEMA GEPAY ASCAC PYRU MUMA MUSBRE PYCY TROA TUCHI COCIN STURBE PHRYA ZOCA POHIS CARMA SICALIS? FRING. NN	I I I I I I I I I O O O G G G G G G

H = HERBIVORO
G = GRANIVORO
F = FRUGIVORO
I = INSECTIVORO
O = OMNIVORO

4.2 ABUNDANCIA Y RIQUEZA DE ESPECIES POR HABITAT Y POR NIVEL TROFICO

En el Cuadro 2 se muestran los valores del Número de Individuos (N) y el Numero de especies (S) en los niveles tróficos segundo (herbívoros, granívoros y frugívoros), tercero (insectívoros) y los que corresponden a los Omnívoros. Igualmente se tienen estos mismos datos para la comunidad total de aves de cada hábitat. La información es similar para los seis meses en los que se hicieron registros.

Un primer análisis - que luego se completará gráficamente - muestra la marcada dominancia del Bosque Ralo en lo que a número de individuos se refiere; de hecho llega casi a triplicar la abundancia registrada en el Hábitat que le sigue en importancia (Casuarinas). Esta abundancia tiene su origen en individuos del segundo nivel trófico. Se trata de ejemplares de *Zenaida auriculata* que en algunos casos llegaron casi a bordear el centenar de individuos en las estaciones de registro; esta es la especie que mostró mayor abundancia en todo el periodo de registro. Debe indicarse que los datos que se muestran por hábitat provienen de la suma de lo registrado en las dos estaciones, por tanto, corresponden en cada caso a una superficie de 0.3 hectáreas.

En la Figura 2 se muestran, mediante un gráfico de isolíneas, las variaciones de N entre meses y entre

CUADRO 2. NÚMERO DE ESPECIES (S), NÚMERO DE INDIVIDUOS (N) POR NIVELES TRÓFICOS Y TOTALES REGISTRADOS EN LA R. N. LAGUNAS EN EL PERIODO MARZO 1968 - SEPTIEMBRE 1968.

ESPECIES ZONA	B. PALO	B. DENGO	CAGUARINAS	TAJOS	ARBUSTOS	CACTUS
MARZO						
SEGUNDO NIVEL TRÓFICO						
(S)	42	8	0	1	2	0
(N)	2	2	0	1	1	0
TERCER NIVEL TRÓFICO						
(S)	4	0	7	2	4	3
(N)	2	0	2	2	2	1
OMNIVOROS						
(S)	0	9	9	1	0	0
(N)	0	2	2	1	0	0
TOTAL						
(S)	48	17	16	4	6	3
(N)	4	4	4	4	3	1
ABRIL						
SEGUNDO NIVEL TRÓFICO						
(S)	4	5	2	0	5	0
(N)	2	2	2	0	2	0
TERCER NIVEL TRÓFICO						
(S)	13	5	5	4	1	3
(N)	2	1	1	1	1	2
OMNIVOROS						
(S)	0	1	0	0	0	0
(N)	0	1	0	0	0	0
TOTAL						
(S)	17	11	7	4	6	3
(N)	4	4	3	1	3	2
MAYO						
SEGUNDO NIVEL TRÓFICO						
(S)	82	1	1	0	1	0
(N)	3	1	1	0	1	0
TERCER NIVEL TRÓFICO						
(S)	11	8	7	8	1	0
(N)	4	3	2	3	1	0
OMNIVOROS						
(S)	0	0	7	0	0	0
(N)	0	0	1	0	0	0
TOTAL						
(S)	93	9	16	8	2	0
(N)	7	4	4	3	2	0
JULIO						
SEGUNDO NIVEL TRÓFICO						
(S)	12	4	6	6	0	0
(N)	1	2	2	1	0	0
TERCER NIVEL TRÓFICO						
(S)	2	1	5	8	14	4
(N)	2	1	2	1	3	2
OMNIVOROS						
(S)	0	0	2	2	0	0
(N)	0	0	1	1	0	0
TOTAL						
(S)	14	5	15	16	14	4
(N)	3	3	5	3	3	2
AGOSTO						
SEGUNDO NIVEL TRÓFICO						
(S)	18	11	4	5	12	0
(N)	2	4	2	2	2	0
TERCER NIVEL TRÓFICO						
(S)	5	3	3	3	21	1
(N)	3	2	1	1	4	1
OMNIVOROS						
(S)	2	7	2	2	0	0
(N)	1	1	1	1	0	0
TOTAL						
(S)	25	21	9	10	33	1
(N)	6	7	4	4	6	1
SEPTIEMBRE						
SEGUNDO NIVEL TRÓFICO						
(S)	8	3	8	9	6	0
(N)	2	1	2	1	1	0
TERCER NIVEL TRÓFICO						
(S)	0	3	1	4	3	2
(N)	0	2	1	1	2	2
OMNIVOROS						
(S)	4	0	4	7	4	1
(N)	1	0	1	1	1	1
TOTAL						
(S)	10	6	13	20	13	3
(N)	3	3	4	3	4	3

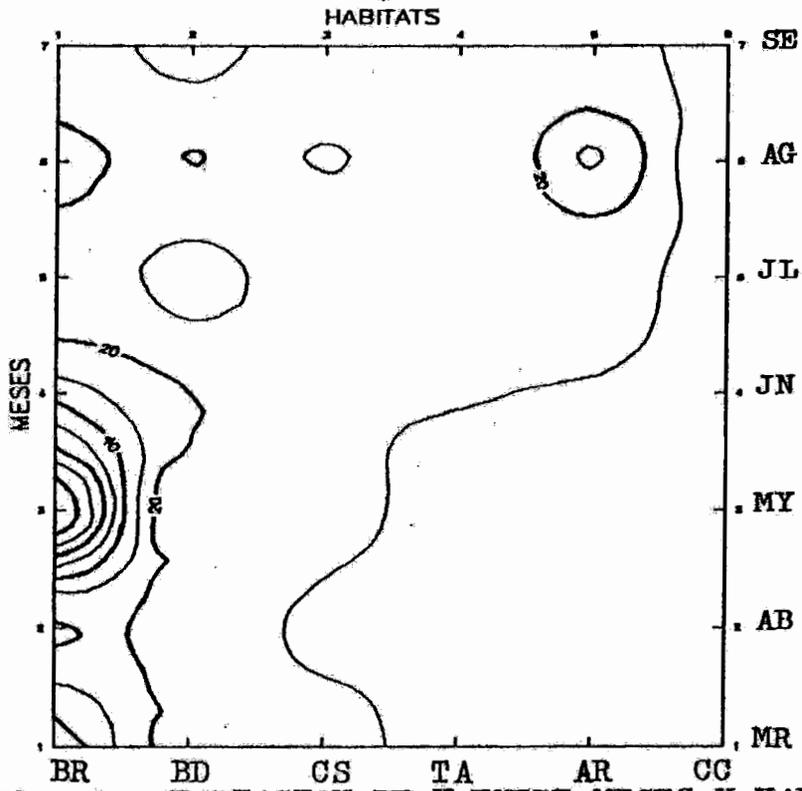


Fig. 2.- VARIACION DE N ENTRE MESES Y HABITATS

hábitats.

Cactus mostró valores de N sensiblemente menores que los de los otros hábitats. Esto habrá de repercutir en el hecho de que su Riqueza de Especies de aves se vea incrementada ya que a pesar de no tener muchas especies tiene tan pocos individuos que este índice crece. Por su parte, Taros, Arbustos, Bosque Denso y Casuarinas tienen valores medios para esta variable.

Juzgando la variación de N en el tiempo, queda de manifiesto que su mayor valor se tuvo entre Abril, Mayo y Junio, meses que coinciden con la época de mayor disponibilidad de agua en la loma. Anteriores registros de abundancia de aves visitantes al único punto de agua permanente de Lachay (el "puquial"), mostraron que en este periodo, las visitas se hacen mínimas (Sánchez, 1982). Se trataría entonces de un momento en el que la dinámica de la loma alcanza valores altos y su avifauna se hace mayor entre otras cosas porque ya no está sometida a las restricciones que la escasez de agua plantea.

El crecimiento de N no es parejo. Ya se dijo que es el Bosque Ralo el que lo experimenta en mayor medida; en términos de la estructura trófica de la comunidad, el segundo nivel es el que crece en este periodo (Figura 3). El tercer nivel, por su parte, mostrará su crecimiento mayor recién a partir de Julio y hasta Setiembre expresándose este crecimiento además en

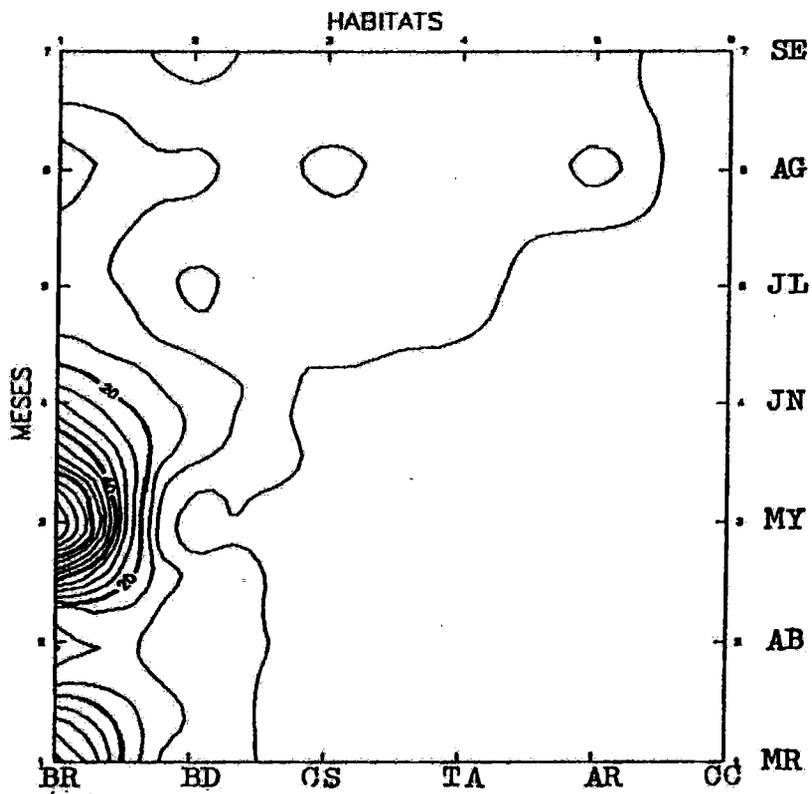


Fig. 3.- VARIACION DE N DEL 2do. NIVEL TROFICO

Arbustos principalmente (Figura 4). Esta demora que muestra el tercer nivel tiene sentido pues la afluencia adicional de energía que significa un periodo de crecimiento en la comunidad llegará tanto mas tarde a un organismo cuanto mas arriba se encuentre en la pirámide trófica; los niveles precedentes constituyen el canal a través del cual les llega esa energía. Este fenómeno ya se ha señalado para Lachay en relación con el incremento de la abundancia de "zorros andinos" (*Dusicyon culpaeus*) como consecuencia de crecimientos sucesivos de poblaciones de "tabaco silvestre" (*Nicotiana paniculata*) y de roedores (Múridos y Cricétidos) luego del fenómeno "El Niño 1982 - 83" (Falero, 1986).

La comparación de las Figuras 3 y 4 muestra la clara dominancia (en términos de N) del segundo nivel trófico sobre el tercero. Esto es consecuencia del hecho de que al pasar la energía de un nivel trófico al siguiente se pierde un importante volumen vía respiración - ver por ejemplo Odum (1972) -, por tanto, es de esperar que los individuos sean más escasos cuanto más arriba estén en la pirámide trófica. Por su parte, los omnívoros sólo se presentan ocasionalmente.

Si juzgamos la contribución porcentual de cada nivel a la comunidad (Figuras 5 y 6), la dominancia del segundo nivel es muy clara en el Bosque Ralo y se da en menor medida en los otros hábitats. Los Insectívoros (tercer

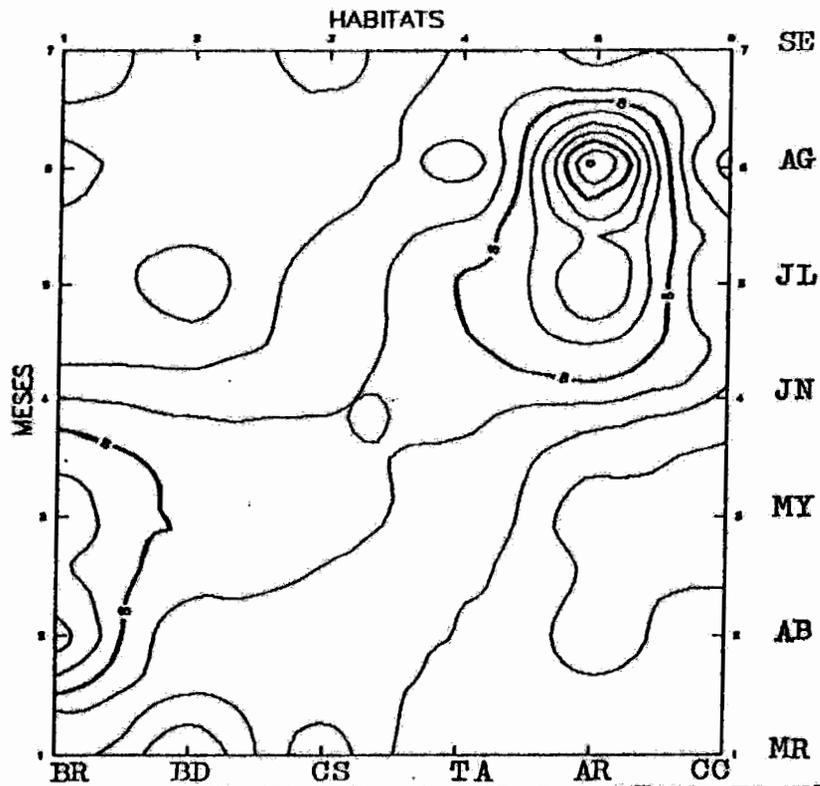


Fig. 4.- VARIACION DE N DEL 3r. NIVEL, TROPICO

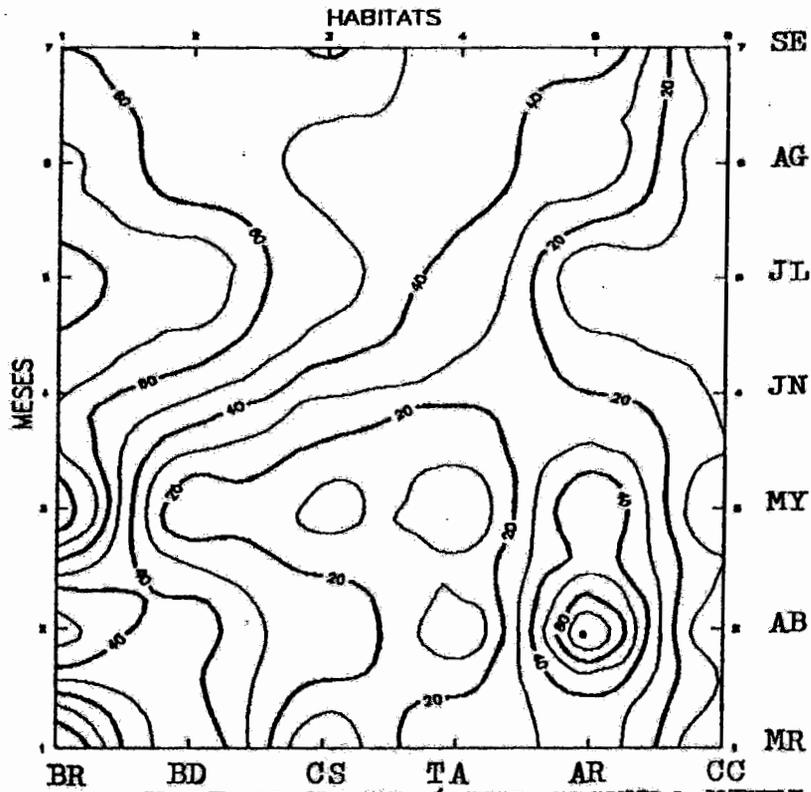


Fig. 5.- VARIACION DEL % DEL SEGUNDO NIVEL

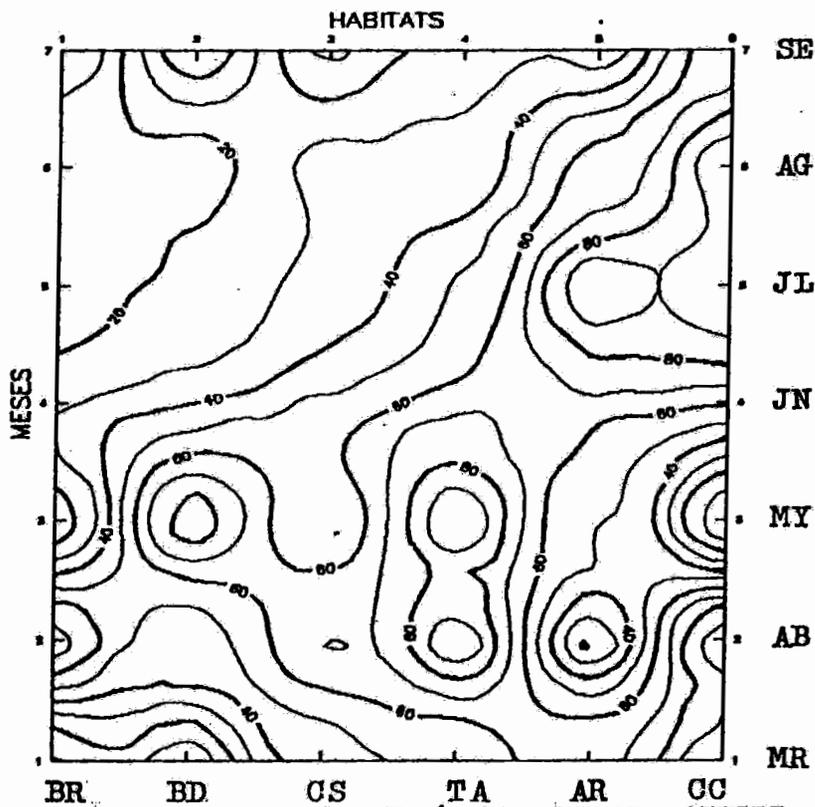


Fig. 6.- VARIACION DEL % DEL TERCER NIVEL

nivel trófico) son los que decididamente dominan la comunidad en Cactus . Es más, excepto en Setiembre, los insectívoros constituyen el 100 % de la comunidad en este hábitat lo que parece conferirle un caracter especial.

En relación al Número de Especies (S) de cada hábitat, éste también se da en el Cuadro 2. La información de N y S por mes por hábitat, se usó para calcular la Riqueza de Especies correspondiente, índice éste que se ha empleado para caracterizar la diversidad de cada hábitat. En la Metodología se indicó que este índice es en cierto modo equivalente a elaborar una curva de especies-área porque calcula un S relativo al poner el número total de especies en relación al número total de individuos de los cuales proceden esas especies. Por otro lado, se indicó también que para caracterizar la diversidad de un hábitat se usó el valor más alto que su Riqueza de Especies había mostrado en los seis meses de registro, procedimiento similar al empleado por Mc Naughton (1977) en un problema de la misma naturaleza que el presente. Estos valores máximos se han graficado y se muestran en la Figura 7 para el total y para cada nivel trófico en todos los hábitats.

La diversidad total muestra dos cosas remarcables: Primero los valores extremos que corresponden a Bosque Ralo (valor mínimo) y a Cactus (valor máximo) y segundo, la relativa semejanza en diversidad entre Bosque Denso,

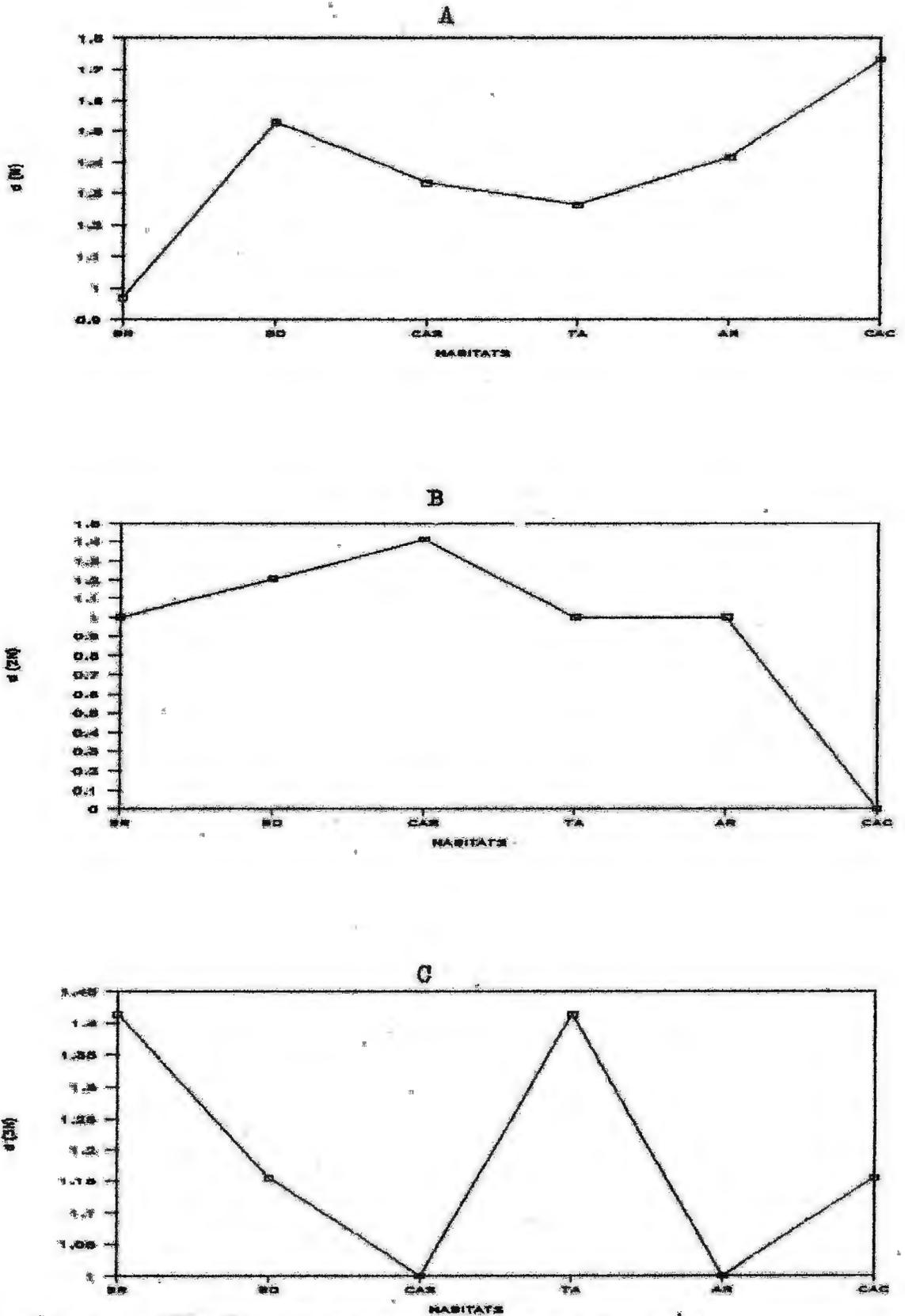


Fig. 7.- RIQUEZA DE ESPECIES DE CADA HABITAT
 A = H total
 B = H 2do. Nivel Trófico
 C = H 3r. Nivel Trófico

Casuarinas, Taros y Arbustos, semejanza que se da alrededor de valores medios. El valor mínimo que se encuentra en Bosque Ralo se debe a que tiene una especie que claramente ejerce dominancia sobre las demás. Se trata de *Zenaida auriculata*. De este modo, aún cuando este hábitat tiene un valor absoluto de especies similar a los otros hábitats, el hecho de que ese número de especies provenga de un número muy alto de individuos hace que su valor relativo de especies (su Riqueza de Especies) sea bastante bajo.

Cosa contraria es la que sucede con Cactus. Este hábitat tiene pocas especies - incluso en Mayo tiene ninguna - pero su muy escaso número de individuos hace crecer considerablemente su Riqueza de Especies.

La diversidad al interior del segundo nivel trófico presenta un panorama algo distinto (Figura 7). Al grupo de hábitats medianamente diversos se suma ahora Bosque Ralo, formando un conjunto que difiere sensiblemente de Cactus ya que este, al no haber tenido nunca especies de este nivel, tiene una diversidad cero.

La diversidad al interior del tercer nivel trófico no se muestra con tendencias tan claras. Paradójicamente Bosque Ralo tiene una diversidad que incluso supera a la de Cactus comportándose en esto de modo similar a Taros. Conviene señalar, sin embargo, que el rango de variaciones que muestra ésta diversidad es bastante menor a la que corresponde al segundo nivel trófico o al

total. Por tanto estas diferencias entre hábitats no tienen la trascendencia de las que corresponden al segundo nivel o al total.

4.3 AMPLITUDES DE NICHOS Y RIQUEZA DE ESPECIES

En lo que a las amplitudes de nicho se refiere, éstas se evaluaron tomando de base la utilización que las aves hicieron de seis estratos previamente definidos: Suelo, Hierbas, Arbustos, Troncos y Ramas, Copas Bajas y Copas Altas. Las amplitudes correspondiente a cada especie - calculadas con la expresión de Simpson, ver sección Metodología - se usaron para estimar una amplitud media ponderada por hábitat para cada mes. El criterio de ponderación fue la proporción que del total de la comunidad correspondía a cada especie.

Los resultados por hábitat y por mes se presentan en el Cuadro 3 en el que se incluye la Mediana muestral (me) que corresponde a cada hábitat para los seis meses para los cuales se tiene registros. Se ha visto por conveniente usar la mediana como medida de tendencia central en lugar de la media, ya que la asimetría de la distribución de los seis promedios ponderados mensuales hacen que sea mas representativa que la media.

Lo que interesa resaltar es la correlación existente entre estas medianas y los correspondientes valores de Riqueza de Especies de cada hábitat. Se obtiene un valor de $r = -0.9145$ ($p < 0.05$, 4gl) con lo que podemos afirmar

CUADRO 3 AMPLITUDES DE NICHOS ECOLOGICOS AL INTERIOR DE CADA HABITAT

MES	B. RALO	B. DENSO	CASUARINAS	TAROS	ARBUSTOS	CACTUS
MARZO	0.4307	0.0000	0.1250	0.0000	0.2400	0.4800
ABRIL	0.2392	0.3708	0.2286	0.6400	0.0000	0.0000
MAYO	0.4324	0.1667	0.1844	0.0000	0.2500	0.0000
JULIO	0.6171	0.0000	0.2000	0.1875	0.0000	0.1250
AGOSTO	0.3604	0.0000	0.2963	0.1833	0.3108	0.0000
SEPTIEMBRE	0.1333	0.0000	0.2473	0.4910	.	0.0000
MEDIA	0.3699	0.0896	0.2136	0.2503	0.1335	0.1008
MEDIANA	0.3956	0.0000	0.2143	0.1854	0.2400	0.0000

que la hipótesis de Pianka (1971) de que a mayor número de especies menor traslape de sus nichos, parece cumplirse en este caso ya que especies con nichos estrechos difícilmente los traslaparán. Se da entonces una suerte de retracción de los nichos sobre si mismos en las comunidades que tienen muchas especies lo que obviamente disminuye sus traslapes.

Esta disminución de traslapes de las comunidades mas ricas en especies tendrá consecuencias en relación a los mecanismos de estabilización como se verá mas adelante.

4.4 INCERTIDUMBRE ASOCIADA A CADA HABITAT

Las Figuras 2 a la 6 mostraron cómo variaron las variables N (total y por nivel trófico) y Porcentaje de cada nivel. Se ha indicado que son estas variables las que se usarían para medir la incertidumbre, medida inversa a la estabilidad (= constancia) asociada a cada hábitat.

Ahora bien, la incertidumbre es una varianza, de modo que su medición equivale a medir cómo varía la variable en la que estamos interesados. De este modo, las Figuras mencionadas son en realidad reflejo de esa incertidumbre. La información contenida en esas figuras se ha puesto en diagramas tridimensionales que permitan una apreciación gráfica más clara de la incertidumbre (Figuras 8 a la 12). La idea de estas figuras es que una variable que no variara en el tiempo (meses) ni en el espacio (hábitats) debería generar una superficie

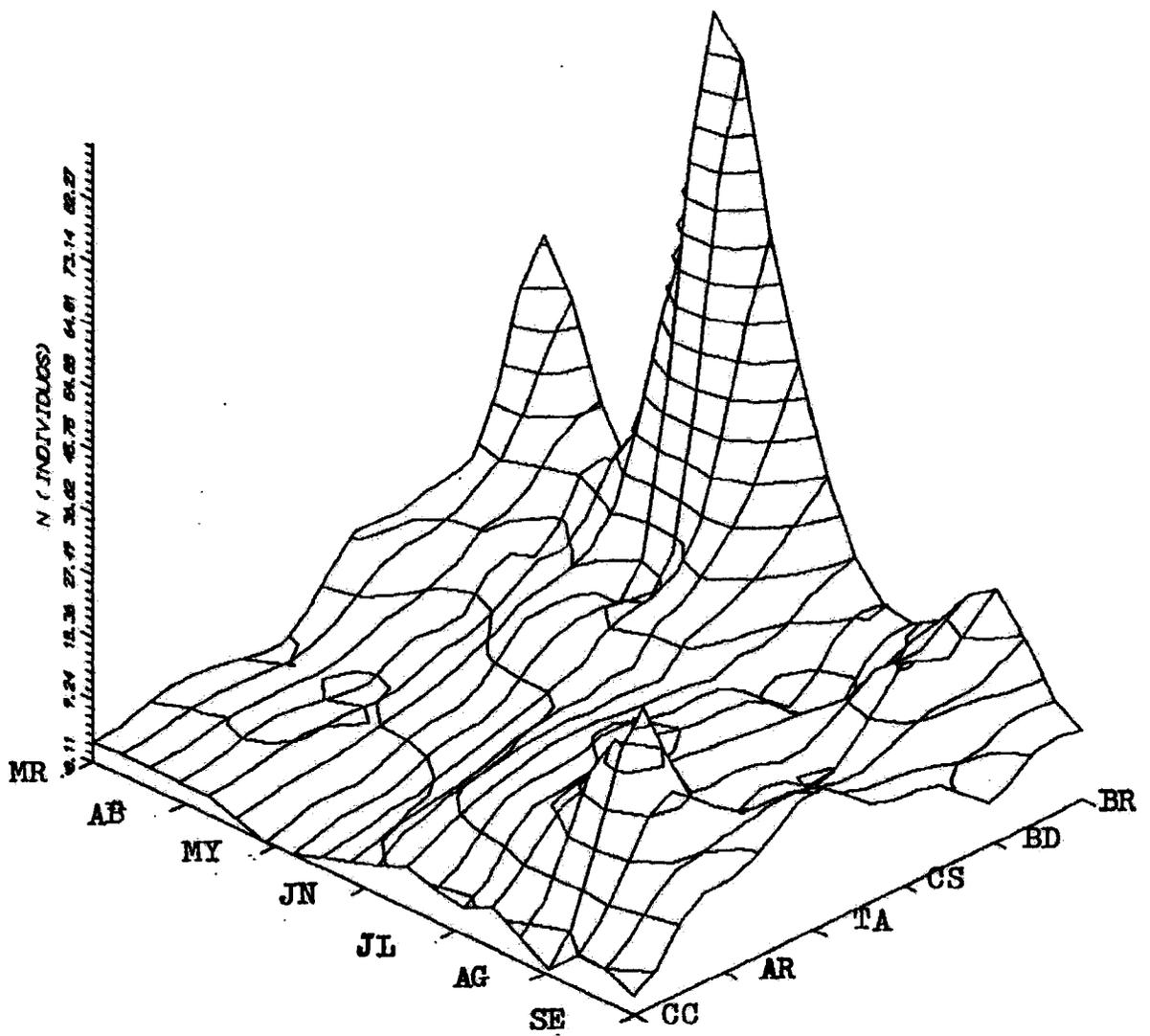


Fig. 8.- VARIACION DE N ENTRE MESES Y HABITATS

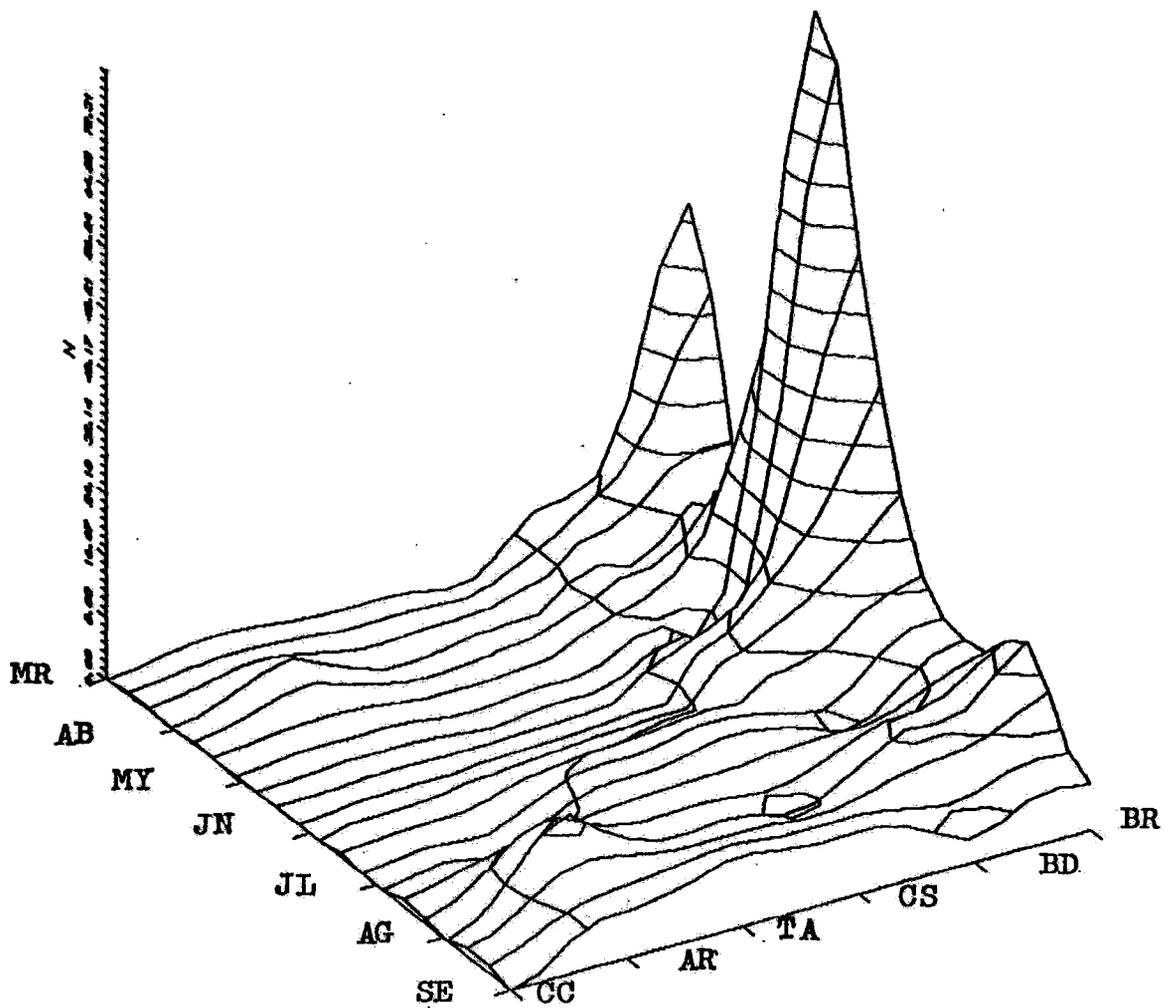


Fig. 9.- VARIACION DE N DEL 2do. NIVEL TROFICO

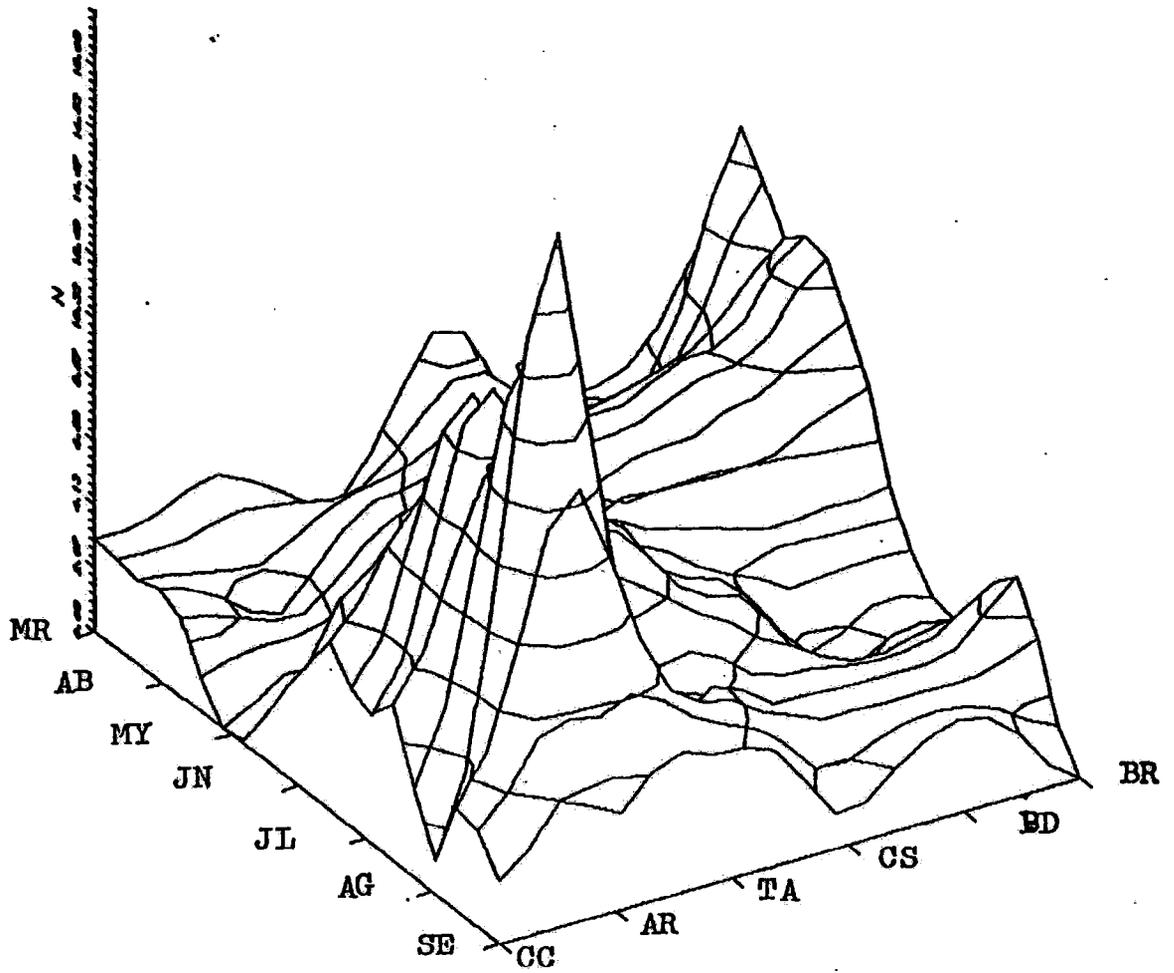


Fig. 10.- VARIACION DE N DEL 3r. NIVEL TROFICO

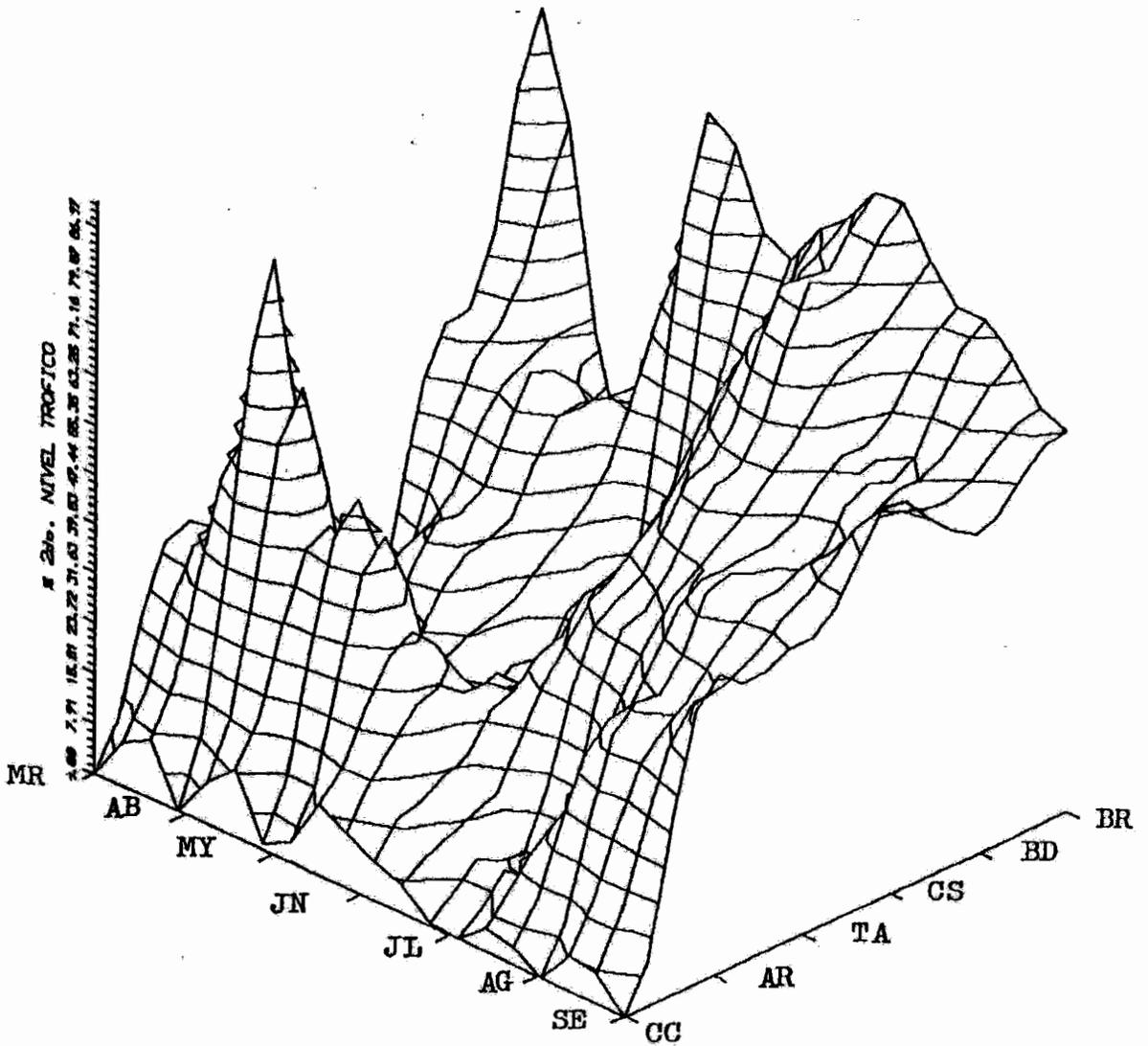


Fig. 11.- VARIACION DEL % D EL SEGUNDO NIVEL TROFICO

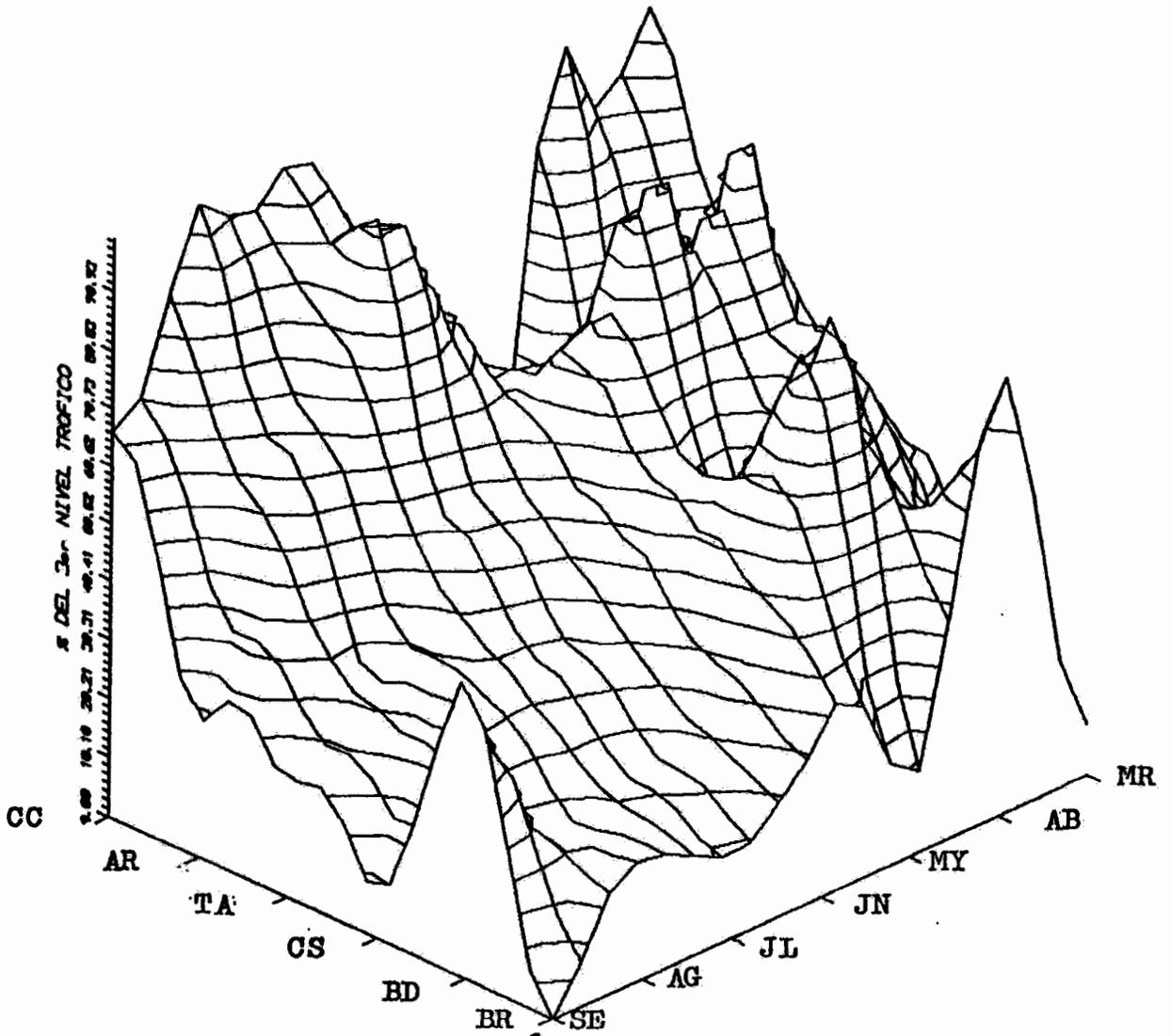


Fig. 12.- VARIACION DEL % DEL 3r. NIVEL TROFICO

totalmente plana y paralela al plano que forman el espacio y el tiempo. Por lo tanto, a mayor complicación del relieve mayor incertidumbre de la variable.

Por otro lado, recuérdese que la incertidumbre es una medida de la ignorancia que tenemos acerca de los estados que puede tomar un sistema y que esta ignorancia será mayor cuantos más estados sean posibles y cuanto más se parezcan sus probabilidades de ocurrencia. Todo esto es evaluable empleando la expresión de Shannon-Wiener desarrollada para este fin en la Teoría de la Información.

La incertidumbre calculada para cada hábitat se ha graficado en la Figura 13 para los valores absolutos de N (total y niveles tróficos segundo y tercero) y en la Figura 14 para el porcentaje que del total toca al segundo y al tercer nivel trófico.

En el caso del valor de N total (Figura 8), es claro que el Bosque Ralo muestra una mayor variabilidad en los siete meses de estudio, alcanzando su pico más alto en Mayo y su valle más profundo en Julio. Comparadas a estas fluctuaciones, las que corresponden a los otros meses son bastante menores; en particular, Casuarinas y Cactus a los cuales les toca una porción del gráfico en forma de meseta. Este comportamiento se refleja en los valores que toma H y que se muestran en la Figura 13A. En efecto, los menores valores les toca a Cactus y Casuarinas, en ese orden, en tanto que el Bosque Ralo

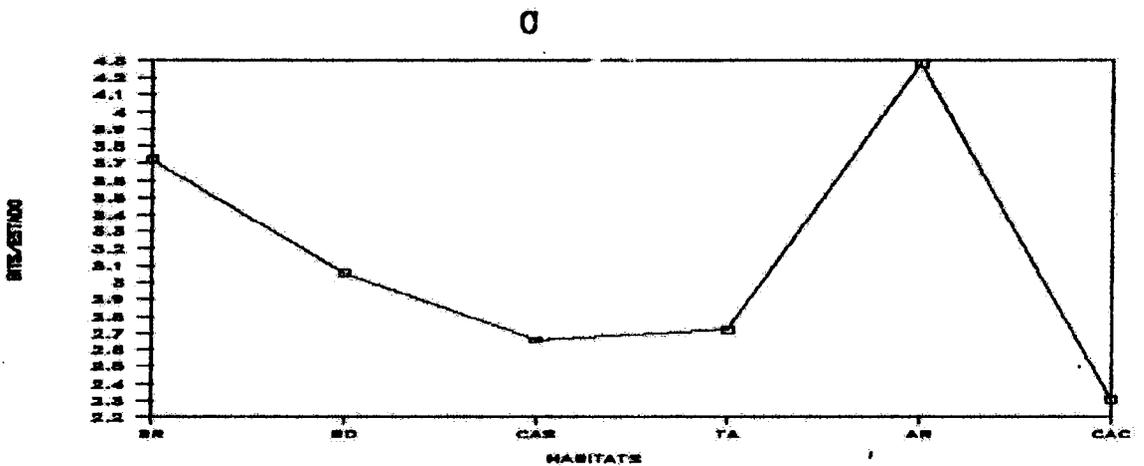
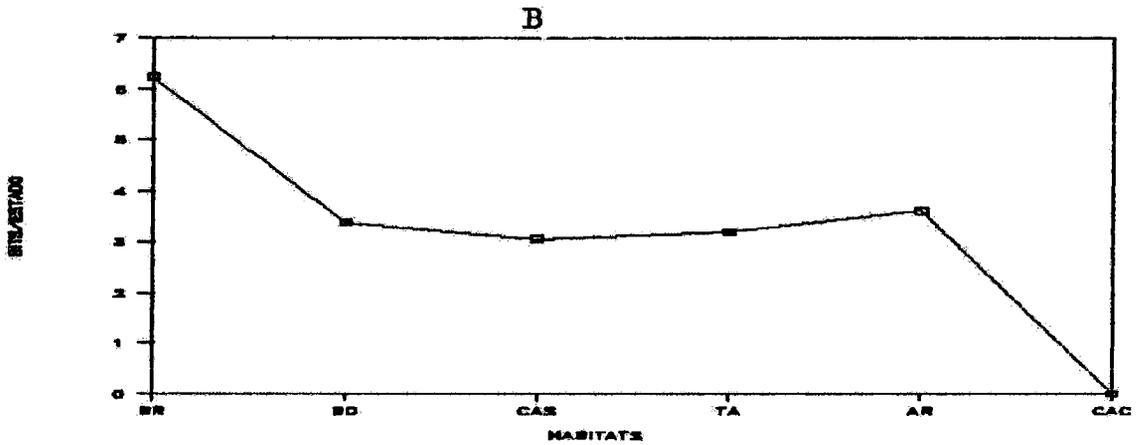
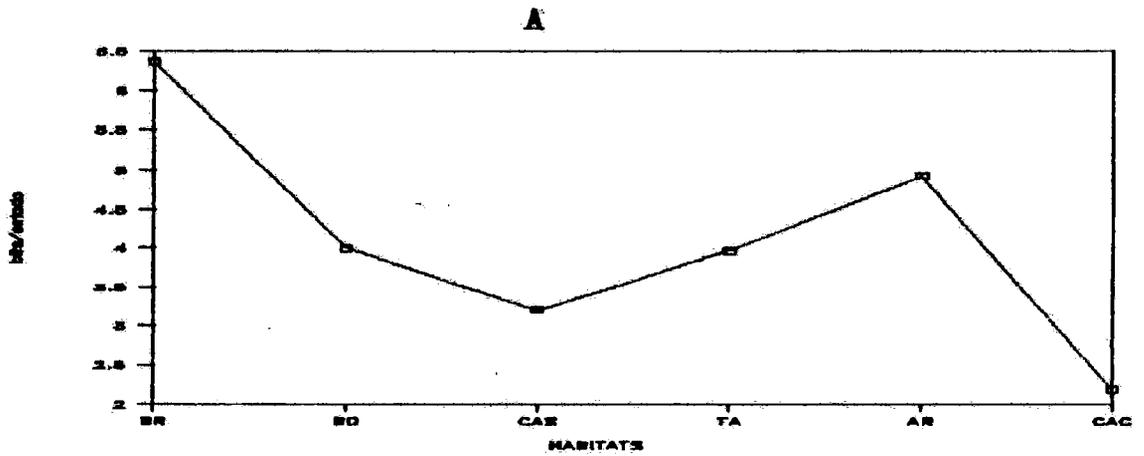


Fig. 13.- INCERTIDUMBRE ASOCIADA A LOS HABITATS
 A = N total
 B = N 2do. nivel trófico
 C = N 3r. nivel trófico

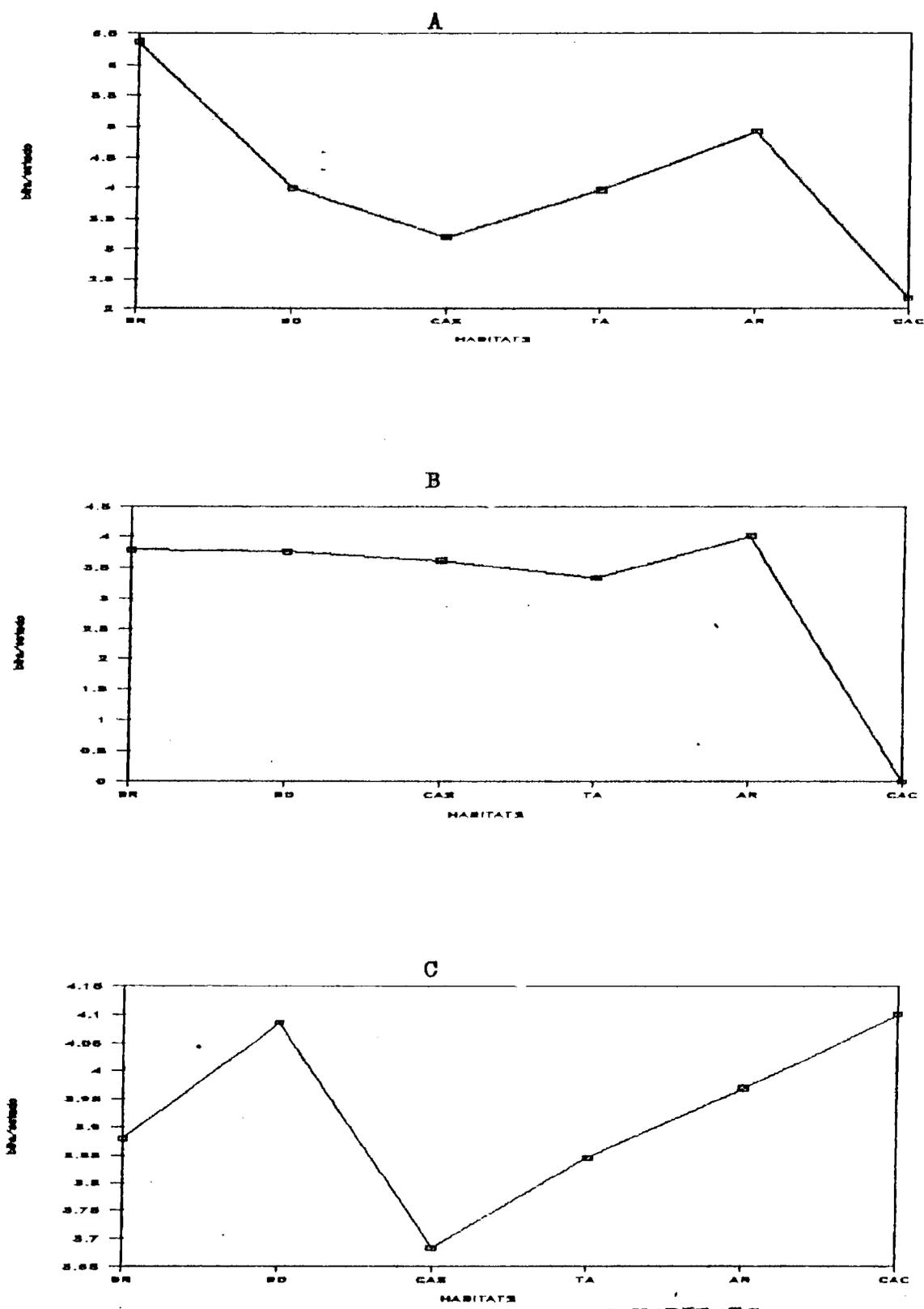


Fig. 14.- INCERTIDUMBRE ASOCIADA A LOS HABITATS
 A = N total
 B = % del 2do. nivel trófico
 C = % del 3er. nivel trófico

supera largamente a los demás hábitats.

Si nos referimos al valor de N para el segundo nivel trófico, su comportamiento es similar al valor de N total. Nuevamente el Bosque Ralo es el que mayor incertidumbre tiene y Cactus tiene el valor mínimo. Como nunca tuvo representantes del segundo nivel trófico, este hábitat sólo tuvo un estado en relación a esta variable: estado cero; por lo tanto su incertidumbre es cero, es decir sabemos siempre en que estado se encuentra. Todo esto queda claro también en los valores que toma H (Figura 13B): el Bosque Ralo con valores muy altos, Cactus con incertidumbre cero y la meseta que conforman Bosque Denso, Arbustos y Casuarinas se mantiene.

Finalmente, la Figura 10 muestra la incertidumbre asociada a la variable Número de Individuos en el tercer nivel trófico hallándose un comportamiento que si bien en términos generales no tiene picos tan altos como las dos variables anteriores es un tanto más variable pues Taros muestra picos aún cuando estos se mantienen más o menos constantes. Arbustos en cambio, experimenta variaciones relativamente mayores lo que se traduce en que sus valores de H (Figura 13C) sean mayores que los de los demás hábitats. Casuarinas sigue experimentando valores bajos de incertidumbre. Sin embargo, una inspección mas detallada de esta Figura pone de manifiesto que la variabilidad que experimenta esta

variable es inferior - menos de la mitad - de la que muestran las dos variables anteriores lo que hace que sea menos determinante que aquellas.

En lo que toca a los porcentajes que del total representan el segundo y el tercer nivel trófico, sus variabilidades se representan en las Figuras 11 y 14B y 12 y 14C respectivamente. El porcentaje del segundo nivel trófico es bastante variable para todos los hábitats excepto Cactus. Este comportamiento se invierte con el porcentaje del tercer nivel trófico ya que en este caso es Cactus quien tiene el valor más alto aún cuando también Bosque Denso tiene un valor relativamente alto. Nuevamente se debe indicar que, de modo semejante a la variable Número de Individuos del tercer nivel trófico, este porcentaje tiene una variabilidad bastante menor que su equivalente del segundo nivel trófico por lo que su importancia se ve minimizada. Conviene, sin embargo, señalar que esta menor variabilidad del tercer nivel trófico - tanto en números absolutos como en porcentajes - sugiere que variables ligadas a niveles tróficos superiores serán menos variables que sus equivalentes de niveles tróficos inferiores. Esto tiene sentido pues los niveles tróficos inferiores no sólo transferirían energía hacia niveles tróficos superiores sino que también servirían de filtro de la variabilidad de esa energía.

En ese sentido, Ulanowicz (1986) señala que en sistemas

altamente disipativos como los ecosistemas (recuérdese que se ha planteado que la eficiencia de transferencia de energía de un nivel trófico al siguiente es de sólo 10%) mecanismos cibernéticos como la retroalimentación positiva, que en otros sistemas menos disipativos serían desestabilizadores, no perturban para nada la estabilidad del sistema. Esto está de acuerdo con la posibilidad de que los niveles tróficos sirvan de filtro, como los presentes resultados parecen sugerir.

4.5 RIQUEZA DE ESPECIES E INCERTIDUMBRE

La Figura 15 muestra el diagrama de dispersión correspondiente a la correlación entre riqueza de especies (d) e incertidumbre de la variable Número Total de Individuos (H_N). El diagrama muestra una relación lineal inversa con un coeficiente de correlación de $r = -0.8311$ ($p < 0.05$, 4gl) y que por tanto está de acuerdo con la hipótesis de Mc Naughton (1977) de que un mayor número de especies permite estabilizar la comunidad (en el presente caso reducir la incertidumbre) por medio del mecanismo de la compensación.

El análisis del diagrama muestra que el Bosque Ralo, con una riqueza de especies reducida, es el que mayor incertidumbre (menor estabilidad) tiene. En el otro extremo está la loma de Cactus con una gran riqueza de especies y con mínima incertidumbre. De éste último hábitat se ha dicho, líneas arriba, que es un tanto especial ya que posee pocas especies pero muy pocos

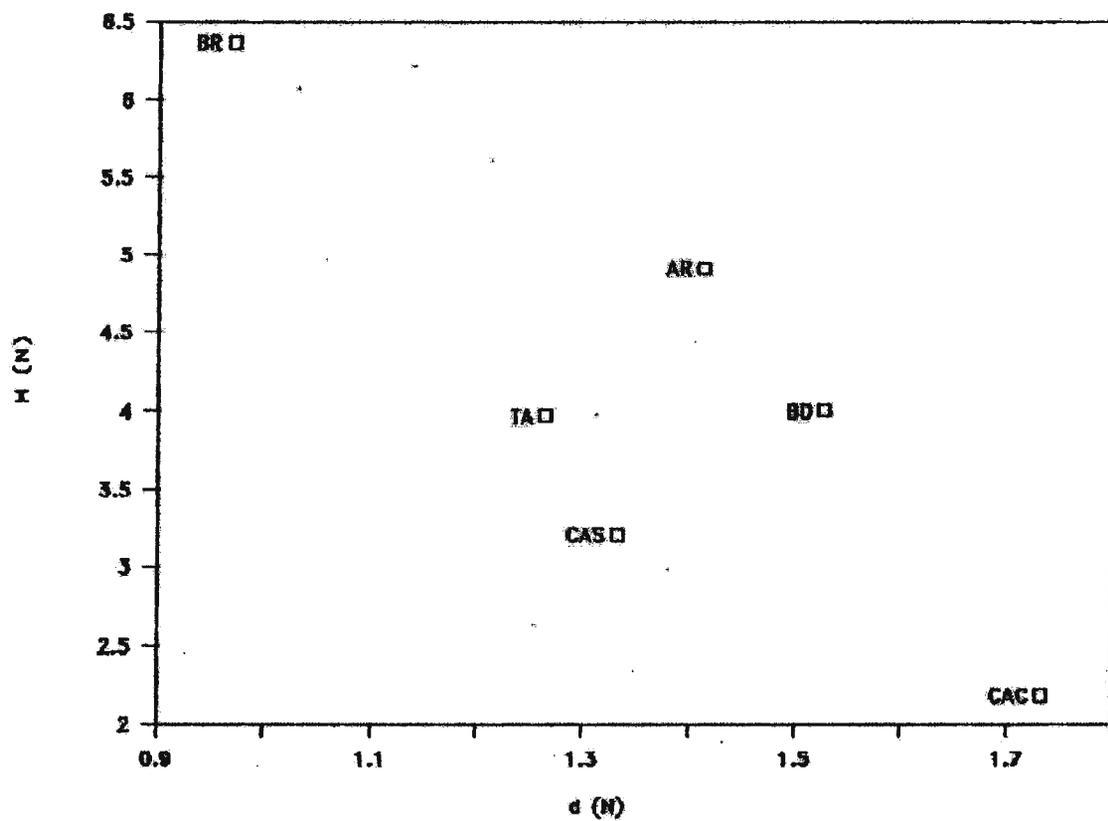


Fig. 15.- RIQUEZA DE ESPECIES E INCERTIDUMBRE
 $d(N) - H(N)$

individuos, por eso su gran riqueza; se dijo, además, que sólo tuvo insectívoros y omnívoros todo lo cual le da un carácter de especial que hace pensar incluso que podría no formar una sola serie con el resto de los hábitats. De ser así, la relación lineal inversa entre d y H se daría sólo por los valores que tiene el Bosque Ralo ya que el Bosque Denso, Taros, Casuarinas y Arbustos parecen no tener una relación clara entre estas variables.

En todo caso, parece que el mensaje del diagrama de dispersión es doble : en términos generales un hábitat con pocas especies tendrá mas incertidumbre que uno con mayor riqueza de especies. Sin embargo, si comparamos entre sí hábitats de riqueza media, la relación no es clara, sugiriendo esto que en estos casos la disminución de la incertidumbre no se logra sólo - o principalmente - mediante mayor riqueza de especies . En apoyo de esta posibilidad se tiene el hecho de la relación inversa entre riqueza de especies y amplitud de nicho - señalada en el tópico anterior - lo que hace que mientras más rico sea un hábitat en especies, más estrechos serán los nichos de estas especies, menos probables sus traslapes y por tanto menos probable que se de la compensación como mecanismo principal de estabilización.

La Figura 16 muestra el diagrama de dispersión para la correlación de las variables riqueza de especies e

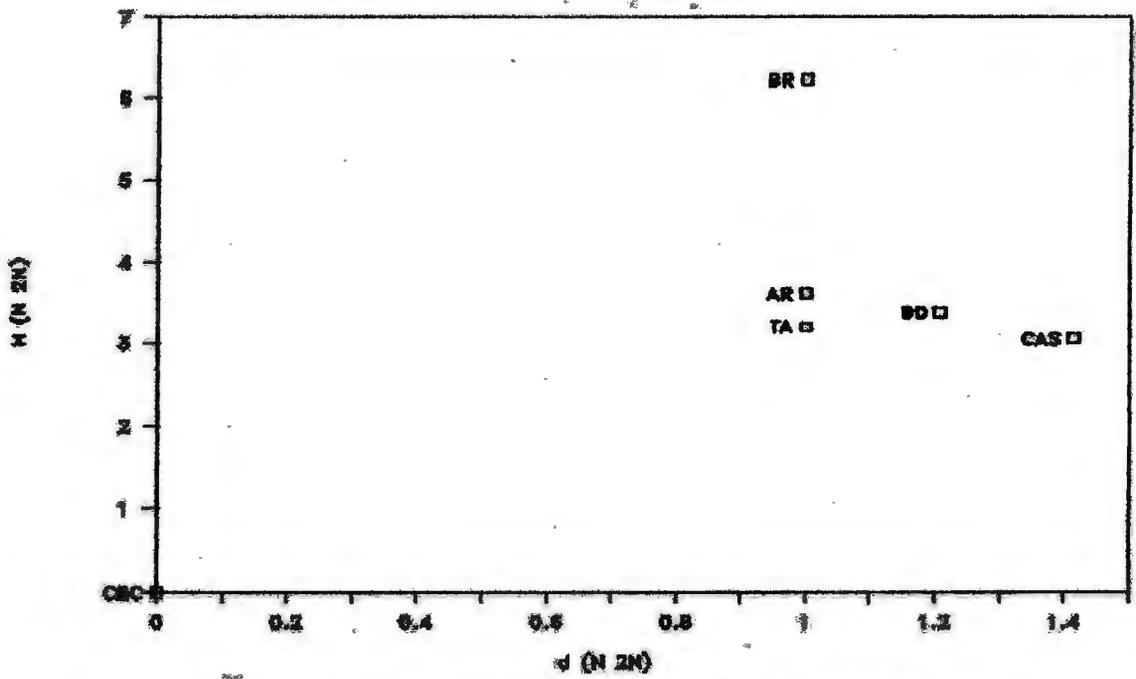


Fig. 16.- RIQUEZA DE ESPECIES E INCERTIDUMBRE
 $d(2do. Nivel) - H(N 2do. Nivel)$

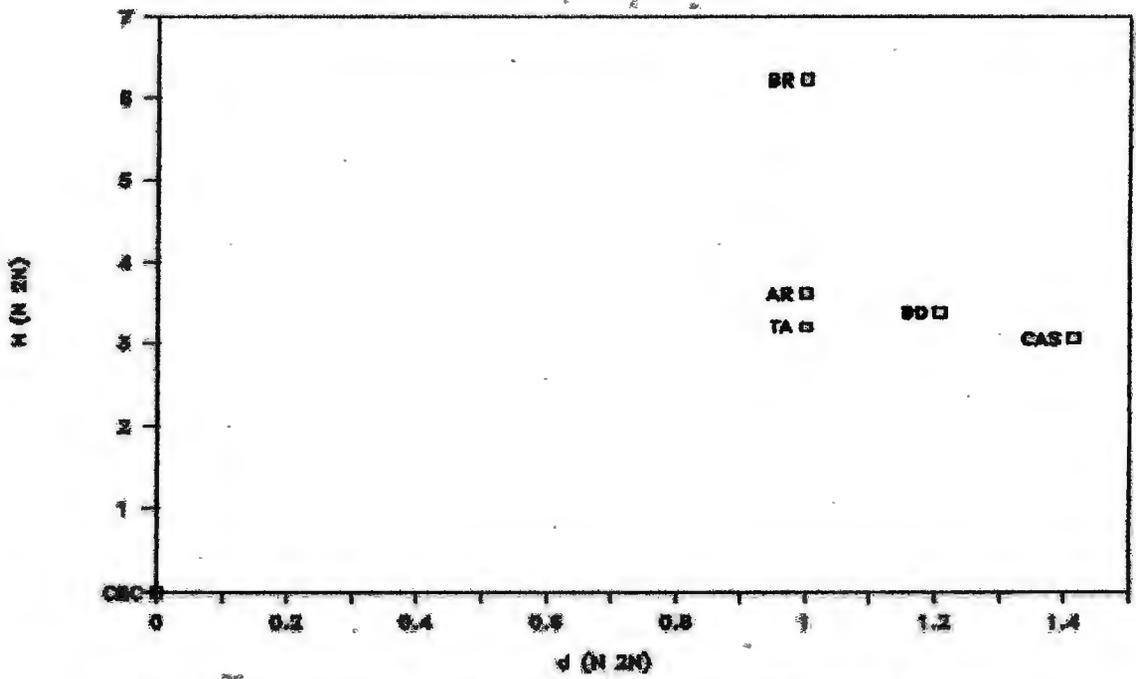


Fig. 16.- RIQUEZA DE ESPECIES E INCERTIDUMBRE
 $d(2do. Nivel) - H(N 2do. Nivel)$

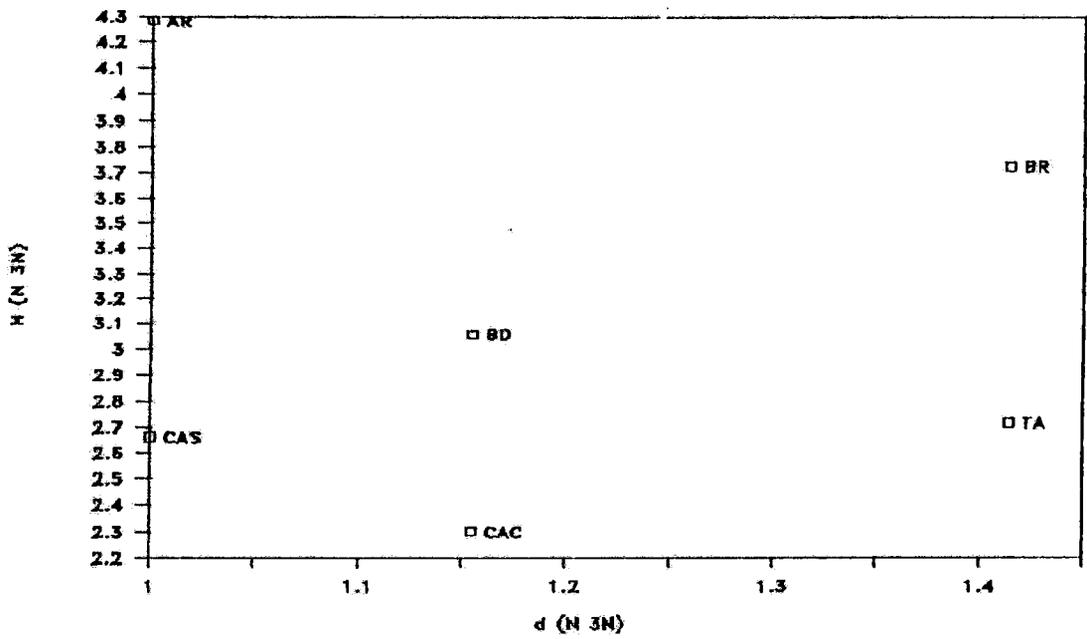


Fig. 17.- RIQUEZA DE ESPECIES E INCERTIDUMBRE
 $d(N \text{ 3r. Nivel}) - H(N \text{ 3r. Nivel})$

aceptar que es en el tercer nivel trófico en donde la estabilización se da por mecanismos diferentes a la compensación o en todo caso por mecanismos adicionales a este. Un fenómeno similar encontró el propio Mc Naughten (1977) teniendo que la hipótesis de la compensación funcionó para la comunidad de plantas de un pastizal pero no para la comunidad de insectos herbívoros que vivía sobre ese pastizal.

Hasta ahora, los niveles tróficos segundo y tercero se han analizado al interior de sí mismos. Si vemos lo que ocurre con los porcentajes que representan en la comunidad, estaremos frente a variables relevantes a éste nivel. Las Figuras 18 y 19 muestran los diagramas de dispersión para estos porcentajes. En el caso del porcentaje del segundo nivel trófico (Figura 18) nuevamente Cactus modifica sustantivamente el signo de la correlación haciéndola positiva ($r = 0.9247$, $p < 0.05$) y nuevamente debe obviarse por las mismas consideraciones dadas para la Figura 16; es decir, al no haber tenido nunca herbívoros los datos que provén son irrelevantes. Al excluir Cactus la correlación cambia de signo ($r = -0.1283$, $p > 0.05$) y aunque no alcanza significación estadística tiene cierto sentido biológico. La magnitud de esta correlación, sin embargo, es inferior a la obtenida con el número absoluto de individuos del segundo nivel, y el diagrama de dispersión sugiere que si bien la relación puede ser lineal, la línea que mejor ajusta los pares de datos es

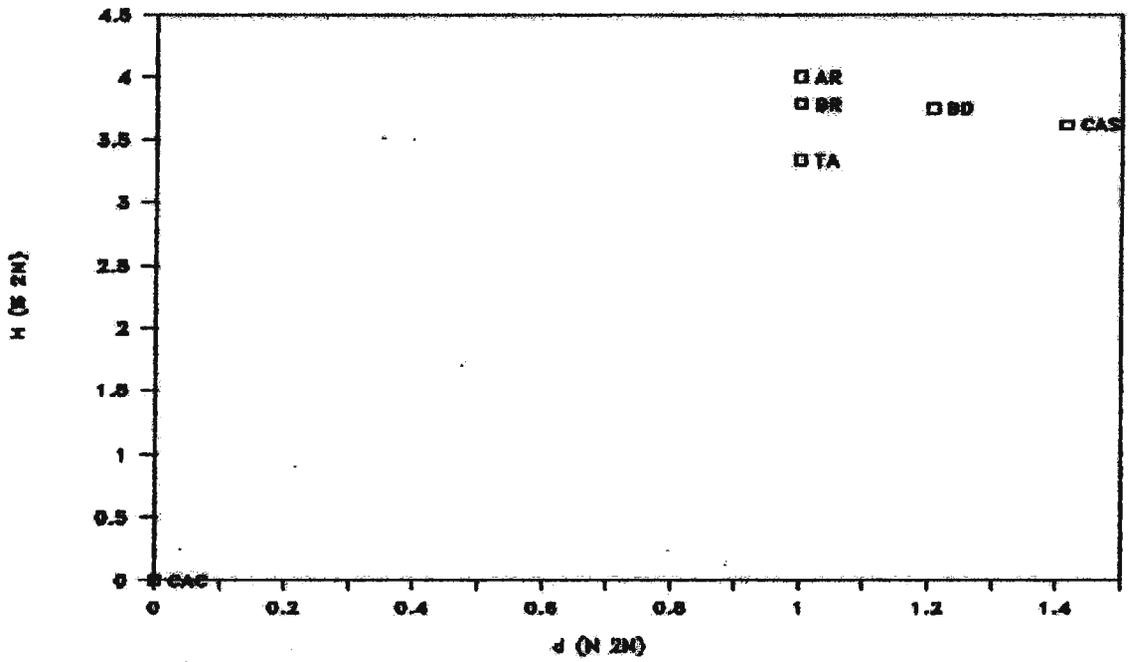


Fig. 18.- RIQUEZA DE ESPECIES E INCERTIDUMBRE
 $d(N\ 2do.\ Nivel) - H(\% 2do.\ Nivel)$

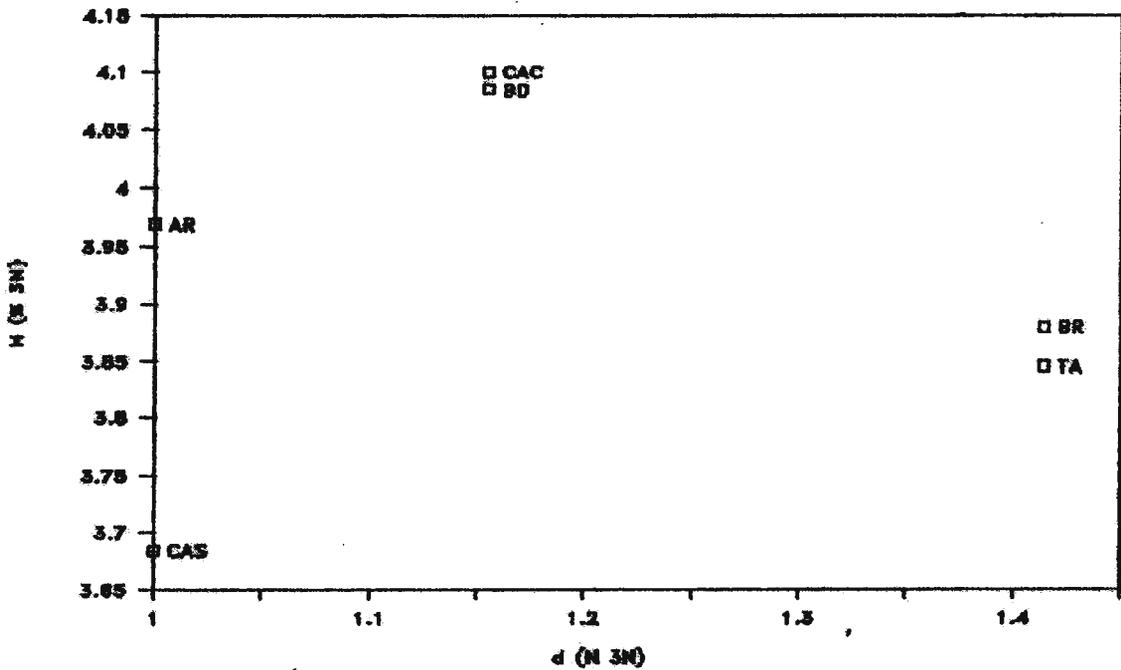


Fig. 19.- RIQUEZA DE ESPECIES E INCERTIDUMBRE
 $d(N\ 3r.\ Nivel) - H(\% 3r.\ Nivel)$

casi una paralela al eje x lo que obviamente implica carencia de relación entre riqueza e incertidumbre.

En lo que toca al tercer nivel trófico, se tiene otra vez el comportamiento sin tendencia clara y registrado con la variable Número de Individuos en el tercer nivel, siendo esto independiente de que se incluya o no a Cactus en el análisis.

Una apreciación general de la relación entre riqueza de especies (d) e incertidumbre (H) puede tenerse al observar la Figura 20 en donde se han graficado los pares de variables "Riqueza de Especies - Incertidumbre" con sus correspondientes coeficientes de correlación (r). Se observa que todos los coeficientes son negativos (debe aclararse que en el segundo nivel trófico se han excluido los valores correspondientes a Cactus por las razones ya expuestas). Los únicos coeficientes que realmente tienen significación estadística son los que corresponden a la Riqueza Total de Especies y a la Riqueza de Especies en el segundo nivel trófico y sus respectivas incertidumbres.

Los valores correspondientes al tercer nivel trófico, en números absolutos y en porcentajes, y al porcentaje de individuos del segundo nivel tienen valores tan bajos que no se justifica tomarlos en cuenta.

A modo de resumen del presente tópico habría que decir que en términos generales (Riqueza Total de Especies e

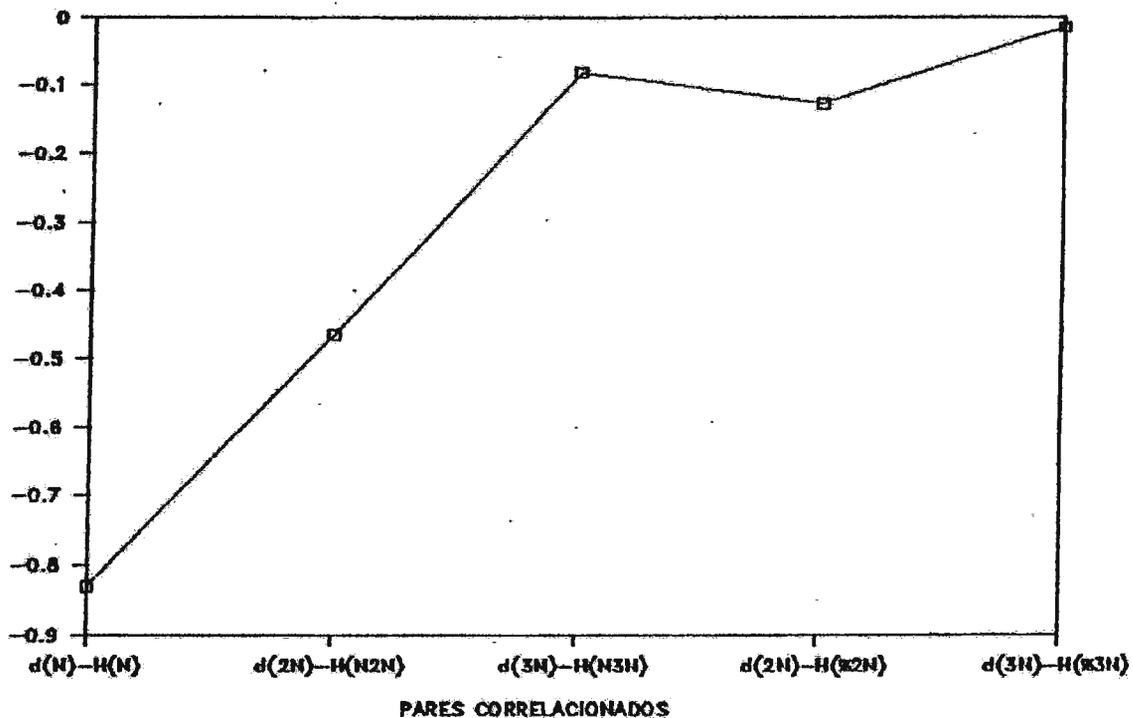


Fig. 20.- RIQUEZA DE ESPECIES E INCERTIDUMBRE
CORRELACIONES POR NIVEL TROFICO Y
TOTAL

Incertidumbre del Número Total de Individuos) la relación inversa que plantea Mc Naughton (1977) es cierta, dando importancia (en términos generales, recuérdese) al fenómeno de la compensación como mecanismo para lograr la estabilización. Dos precisiones deben hacerse sin embargo :

a) Este fenómeno parece ser cierto - en el caso de las lomas - cuando se comparan hábitats con reducida riqueza de especies (el caso del Bosque Ralo) con hábitats de riqueza media en conjunto (Taros, Arbustos, Casuarinas, Bosque Densó). Sin embargo, al interior de estos hábitats de riqueza media, no parece haber una relación inversa entre riqueza e incertidumbre sugiriendo así que en estos casos no es la compensación la única posibilidad de estabilización. En parte esto se debe a que teniendo riquezas relativamente altas, el traslape de los nichos de sus especies es relativamente escaso pues estos nichos son mas estrechos que los que corresponden a hábitats con menor riqueza.

b) Con los hábitats de riqueza media se halla que en el segundo nivel trófico la relación inversa entre riqueza e incertidumbre se cumple pero que a nivel del tercer nivel trófico la relación no es clara sugiriendo esto que la compensación sólo funciona en niveles tróficos inferiores pero no en los superiores. Esto está de acuerdo con la propuesta de que los niveles tróficos sirven a modo de filtro de la variabilidad inherente a

la disponibilidad de energía gracias a ser altamente disipativos.

Finalmente, el caso de las Cactáceas parece ser muy particular por su muy escasa cantidad de individuos, que incrementa sustantivamente su riqueza de especies, y por su carencia de segundo nivel trófico, que hace que su incertidumbre sea cero en variables relacionadas a este nivel trófico. No obstante, su reducida incertidumbre (total y en tercer nivel trófico) y su alta riqueza de especies parecen hacerla beneficiaria de mecanismos adicionales a la compensación para lograr su estabilización.

4.6 ESTRUCTURA VEGETAL DE LOS HABITATS

La Figura 21 (A,B,C,D,E,F) muestra los perfiles de cobertura vegetal media por estratos para cada hábitat. Las medias de cada estrato se han calculado promediando los valores obtenidos en cada estación de registro. Se indica en el mismo gráfico los valores obtenidos para los 13 primeros estratos, definidos por intervalos de altura de diez centímetros cada uno y los valores de los nueva estratos definidos por intervalos de altura de un metro. Todos los gráficos se han elaborado sobre la misma escala (de cero a 100 %) para tener una impresión visual mas directa de la magnitud de las diferencias entre los hábitats.

Se puede observar claramente la ventaja que tiene Casuarinas sobre los demás habitats ya que en casi

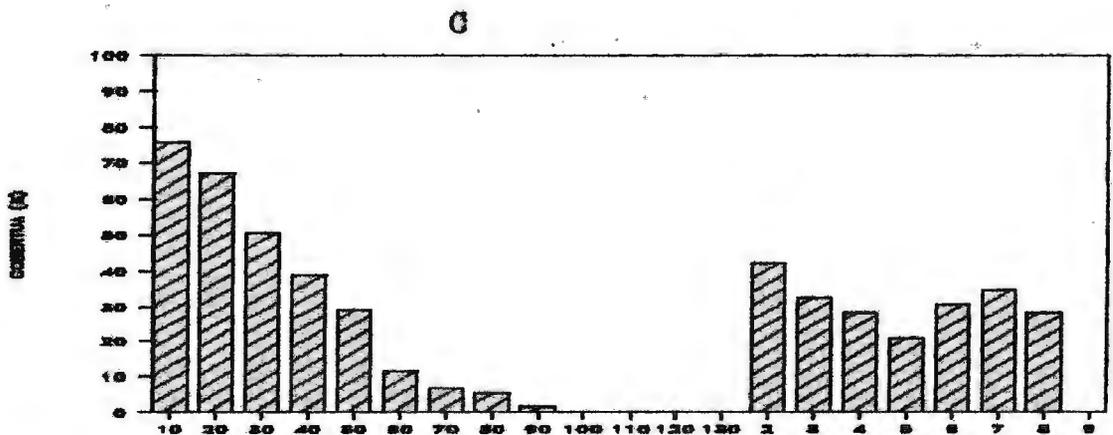
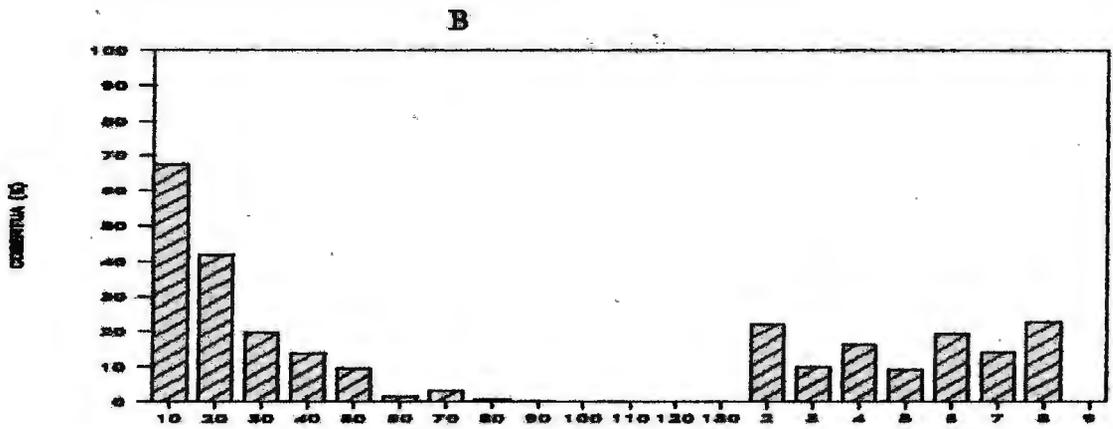
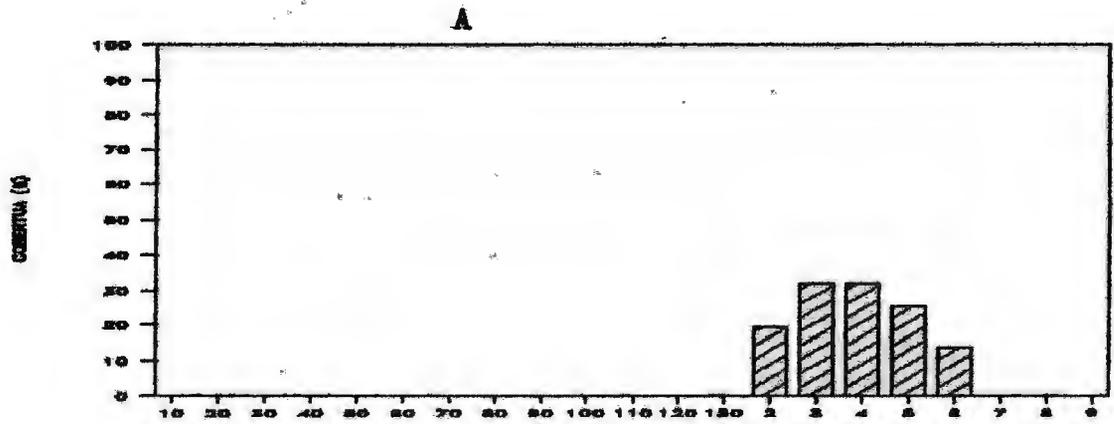


Fig. 21.- COBERTURA VEGETAL POR ESTRATOS
 A = Bosque Ralo D = Teros
 B = Bosque Denso E = Arbustos
 C = Casuarinas F = Cactus

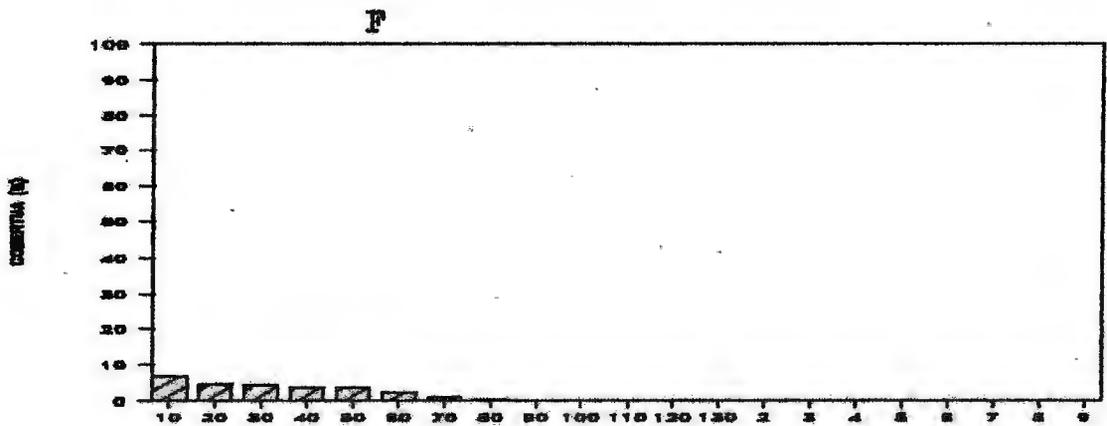
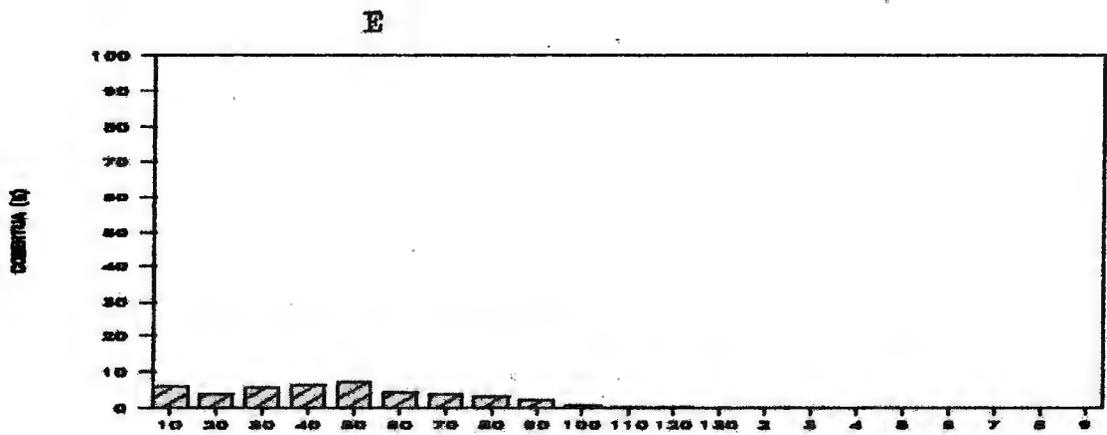
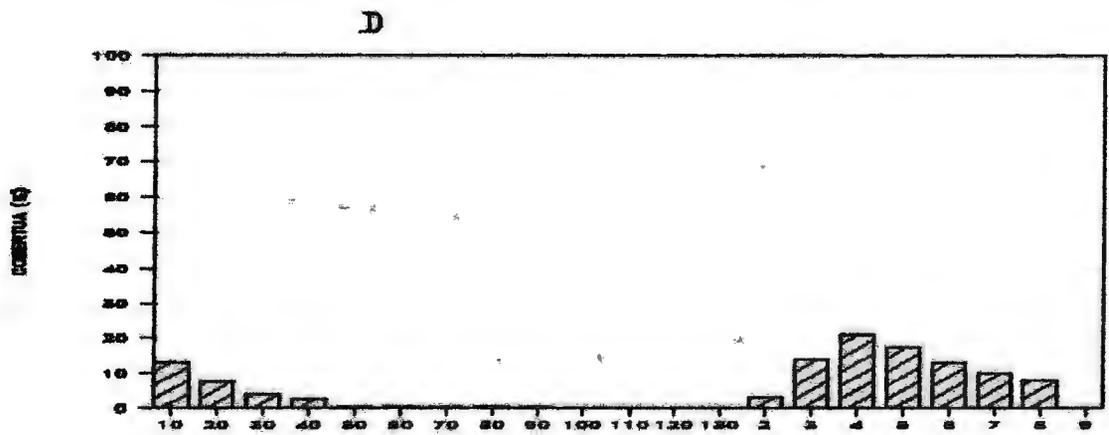


Fig. 21.- continuación.

todos sus estratos tiene alguna cobertura y en algunos casos esta llega ser bastante grande (véase el estrato de cero a diez centímetros que alcanza una cobertura de casi el 80 %).

Es claro que los 13 primeros estratos miden la cobertura que se deriva de hierbas y arbustos en tanto que los nueve estratos restantes miden la cobertura de árboles, fundamentalmente, y algunos arbustos de porte alto, en menor medida. La mayor estructura que tiene Casuarinas - por lo tanto - es reflejo de una mayor cobertura tanto en hierbas y arbustos como en árboles.

En relación a la cobertura de hierbas y arbustos, ésta está presente en todos los hábitats a excepción de Bosque Ralo. Además de Casuarinas, el Bosque Denso tiene también una relativamente alta cobertura. En Taros, Arbustos y Cactus tiene una presencia bastante menor aún cuando en los dos últimos hábitats constituye la única cobertura presente.

La cobertura de árboles, por otro lado, está presente sólo en Bosque Ralo, Bosque Denso, Casuarinas y Taros, en porcentajes por estrato que están alrededor de 20 % a excepción de Casuarinas en donde se dobla esta cifra.

La información presentada hasta este momento sólo considera la variabilidad que tiene cada hábitat en la dimensión vertical - los estratos - pero como ya señaló Roth (1976) aún cuando ésta es la dimensión más

comunmente usada al evaluar la relación entre la estructura vegetal de un hábitat y su riqueza de especies de aves, no es la única importante, siendo necesario considerar también la variación en la horizontal. Siguiendo este criterio, se ha desagregado la variabilidad total que muestra la estructura vegetal de cada hábitat en un componente vertical (ya señalado mediante los estratos), un componente horizontal (calculado tomando en cuenta la variabilidad que tiene la suma de todos los estratos para cada estación de registro) y una variabilidad total ó conjunta evaluada mediante la variabilidad que tienen los valores de cada combinación estrato/estación de registro.

Si representamos la información registrada por una matriz, tendremos que las columnas representan las estaciones de registro, las filas representan los estratos. La estructura vertical se evaluó con la variabilidad de los totales de las filas; la estructura horizontal se evaluó con la variabilidad de los totales de las columnas; la estructura total se evaluó con la variabilidad que mostraron cada una de las combinaciones fila/columna.

Adicionalmente, se ha separado la estructura debida a los estratos de Arbustos - los 13 primeros - de la que se debe a los estratos de Arboles - los nueve restantes -. Ahora bien, en la medición de la estructura de cada componente y la estructura total, se ha empleado la

CUADRO 4 ESTRUCTURA VEGETAL Y RIQUEZA DE ESPECIES DE AVES

FORMACIONES	VERTICALIDAD			HORIZONTALIDAD			DIVERSIDAD TOTAL			RIQUEZA DE ESPECIES DE AVES dN'
	ARBUSTOS	ARBOLES	ARBU+ARBO	ARBUSTOS	ARBOLES	ARBU+ARBO	ARBUSTOS	ARBOLES	ARBU+ARBO	
	H	H	H	H	H	H	H	H	H	
B. PALO	0.0000	2.2586	2.2586	0.0000	2.9504	2.9504	0.0000	4.9132	4.9132	0.9701
B. DENSO	2.1989	2.7355	3.4081	4.0044	2.8995	3.1386	5.8717	4.7854	6.4131	1.8275
CASUPINAS	2.8374	2.7804	3.6851	4.0703	2.9519	3.2229	6.3334	5.3395	6.8887	1.3333
TAPOS	2.1131	2.6382	3.3189	3.8428	3.5239	3.8299	5.0354	5.4713	6.3138	1.2848
ARBUSTOS	3.2805	0.0000	3.2805	4.3555	0.0000	3.3515	6.7042	0.0000	6.7042	1.4142
CACTUS	2.7212	0.0000	2.7212	3.2043	0.0000	2.1038	5.1407	0.0000	5.1407	1.7321
CORR con dN			0.3128			0.4659	0.6598	0.6005	0.1431	
Sin Cactus			0.8828			0.2304	0.9055	0.3059	0.6394	

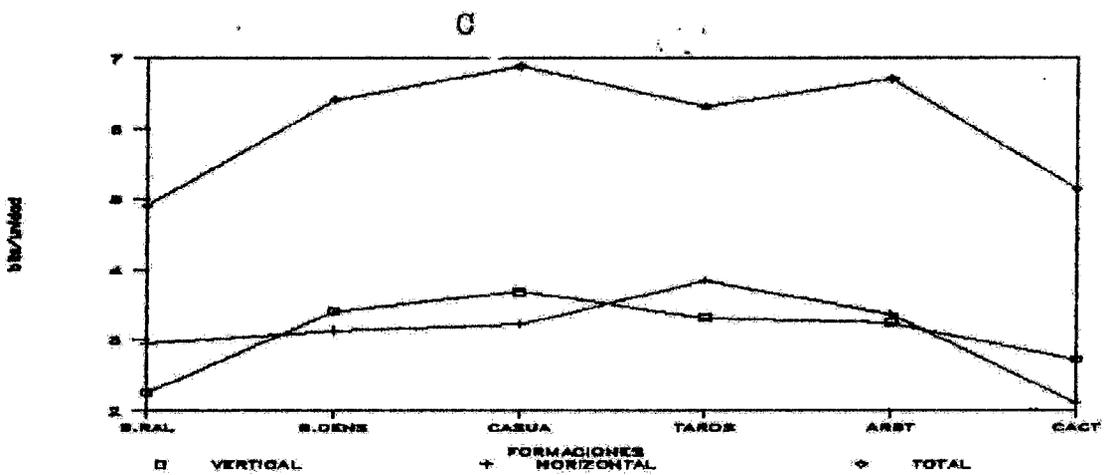
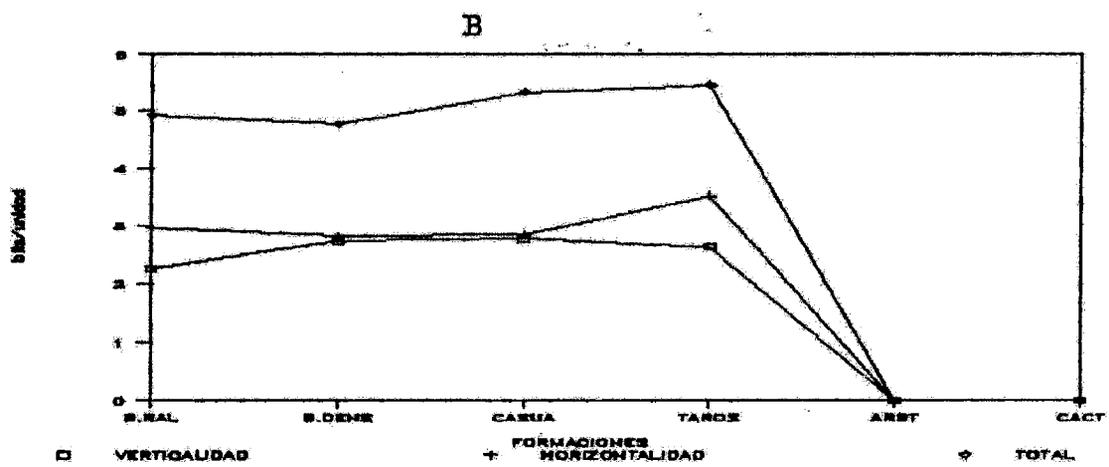
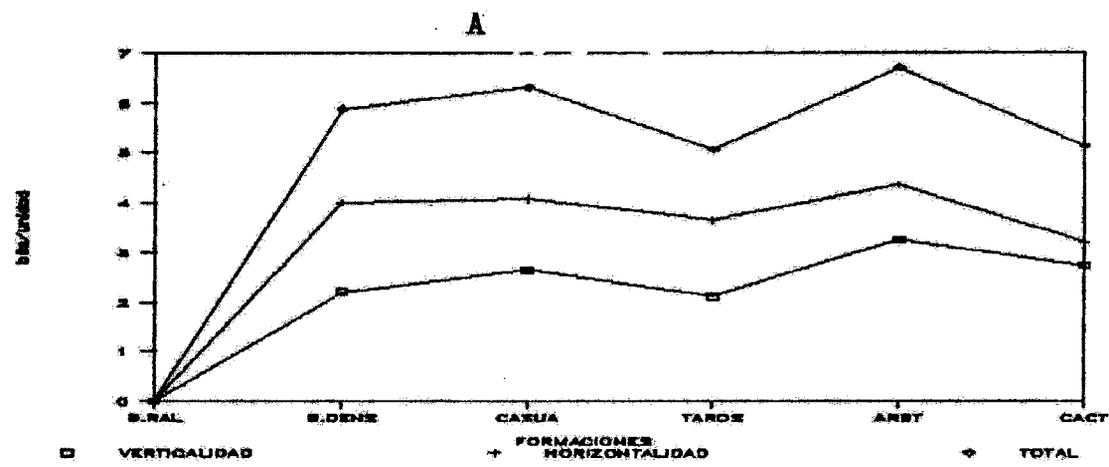


Fig. 22.- DIVERSIDAD ESTRUCTURAL DE LA VEGETACION
 A = Arbustos
 B = Arboles
 C = Vegetación Total

hábitats teniéndose como excepciones a Cactus y Arbustos que por no tener componente arbóreo tienen estructura cero en este rubro. Entre los otros hábitats los componentes vertical y horizontal no difieren grandemente en su contribución a la estructuración.

Si nos referimos a la vegetación total (Arbustos mas Arboles) (Figura 22C), es posible encontrar diferencias que son el reflejo de lo señalado hasta ahora. El valor mas alto corresponde a Casuarinas aún cuando su diferencia con Bosque Denso, Taros y Arbustos no es muy grande. Cactus y Bosque Ralo están en desventaja, el primero por su carencia de componente arbóreo y el segundo por su carencia de componente arbustivo. En relación a la contribución de los componentes vertical y horizontal no hay diferencias remarcables excepto para Bosque Ralo - con dominancia del componente horizontal - y para Cactus - con dominancia del componente vertical - Finalmente, es interesante considerar el caso de Arbustos ya que aún cuando no cuenta con el componente arbóreo, la contribución de su componente arbustivo es suficientemente grande como para que al considerar la estructura total quede en condiciones similares a los hábitats que cuentan con los dos componentes - Bosque Denso, Casuarinas y Taros -.

4.7 ESTRUCTURA VEGETAL Y RIQUEZA DE AVES

La correlación entre estructura vegetal y riqueza de especies de aves puede apreciarse en los coeficientes de

correlación entre estas variables, los mismos que aparecen en la parte inferior del Cuadro 4. En la Figura 23 se tiene el diagrama de dispersión entre la estructura total de la vegetación y la riqueza de especies de aves de cada hábitat. El coeficiente de correlación para este par de variables fue de $r = 0.1431$ ($p > 0.05$, 4 gl), valor demasiado bajo. El análisis del diagrama de dispersión, sin embargo, muestra que esto se debe exclusivamente a Cactus por el alto valor que tiene en su riqueza de especies. Si no se considera este hábitat, se obtiene un valor de $r = 0.8384$ el mismo que casi alcanza significación estadística con un nivel de confianza de 95 % ; debe resaltarse que este nuevo valor si tiene significación biológica pues nos dice que mientras mayor sea la diversidad estructural de la vegetación de un hábitat, mayor será la riqueza de especies de aves del mismo. Por lo demás, este resultado ha sido señalado ya en investigaciones previas (Tomoff, 1974; Willson, 1974; Morgan y Gates, 1982; Roth, 1976) por lo que parece razonable aceptarlo como válido en el presente caso. De otro lado, ya se han señalado las particularidades de Cactus, especialmente su muy escaso número de individuos que exagera notablemente su riqueza de especies, lo que hace también razonable que se prescindiera de éste hábitat en el presente análisis.

Ahora bien, el diagrama de dispersión - sin Cactus - nos da un doble mensaje, -similar al que se obtuvo al relacionar riqueza de especies e incertidumbre :

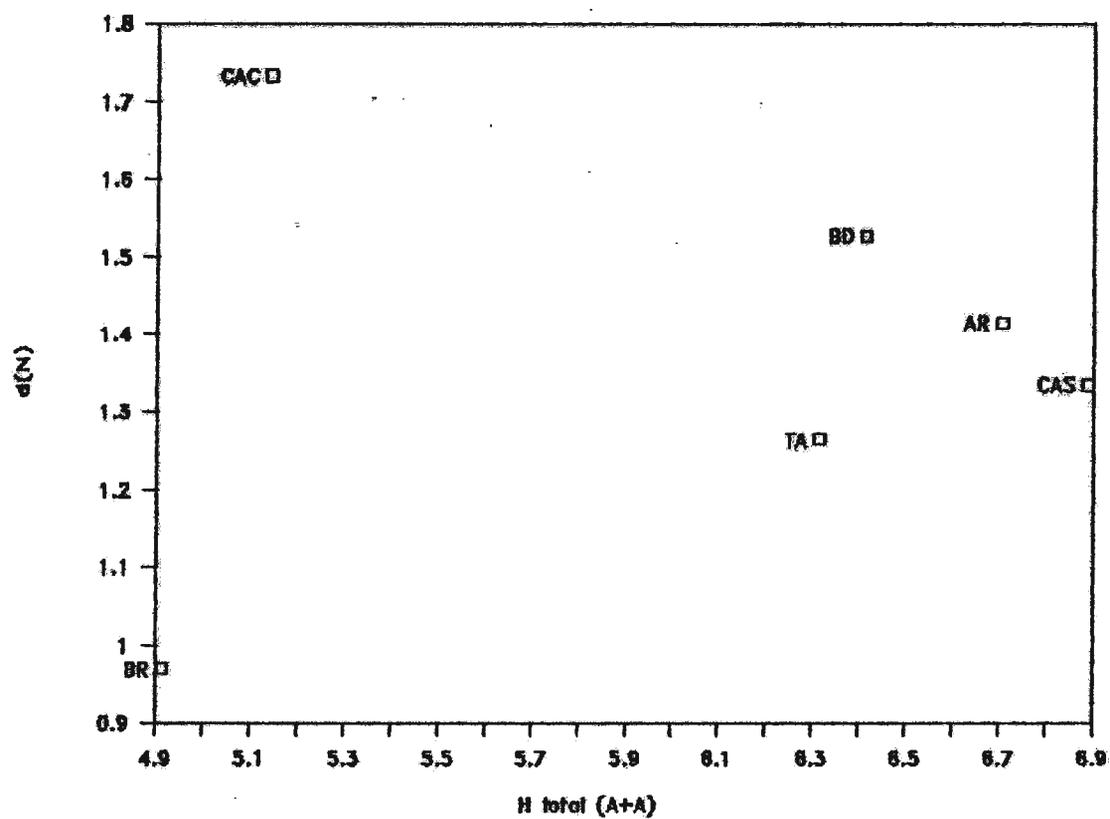


Fig. 23.- ESTRUCTURA VEGETAL Y RIQUEZA DE AVES

La relación directa entre estructura vegetal y riqueza de especies es válida sólo si se comparan hábitats de estructura más bien simple (el Bosque Ralo en este caso) con hábitats de estructura medianamente compleja en conjunto. (Bosque Denso, Taros, Arbustos y Casuarinas). Al interior de éstos últimos, sin embargo, la relación entre estructura vegetal y riqueza de especies no es clara sugiriendo ésto que en estos hábitats existen otros determinantes que fijan la riqueza de especies además de la estructura vegetal.

Por lo tanto, se podría afirmar que la estructura de la vegetación será determinante de la riqueza de especies de aves pero sólo en términos generales, es decir, sólo cuando se pasa de hábitats con muy escasa estructura hacia hábitats más estructurados. Superado cierto límite, sin embargo, son otras variables las determinantes de la riqueza de especies; probablemente estas variables tienen que ver con la amplitud media de los nichos y con los traslapes de los mismos, es decir con variables que dependen más de la propia comunidad de aves. En apoyo de esta propuesta tendría que recordarse el resultado de la correlación entre riqueza de especies y amplitud de nichos vista en el tópico 4.2 y que sugería una relación inversa entre estas variables. Por lo tanto, parece razonable pensar que una vez que se alcanza cierta riqueza, es precisamente ésta la que determinará sus futuros valores a través de la reducción de la amplitud de los nichos - y de los traslapes - de

las especies que la conforman. Se tiene así la imagen de un sistema que se cierra sobre sí mismo y que está de acuerdo con la propuesta Margalefiana de que la información que un sistema acumula le sirve para hacerse en cierto modo "impermeable" (Margalef, 1980 b).

Finalmente, si se examinan los valores de los coeficientes de correlación de los componentes parciales de la estructura de la vegetación - excluyendo Cactus - con la riqueza de especies (Cuadro 4), es interesante ver que el componente arbustivo es más importante que el componente arbóreo. Así, el primero da un valor de $r = 0.9055$ ($p < 0.05$, 3gl) en tanto que el segundo sólo alcanza un valor de $r = 0.3056$ ($p > 0.05$, 3gl). Posiblemente esto sea lo que da al Bosque Ralo - que no tiene componente arbustivo - un valor tan bajo en su estructura total. De otro lado, en relación a los componentes vertical y horizontal, el primero de éstos es mucho más determinante ($r = 0.8328$, $p > 0.05$, 3gl) que el segundo ($r = 0.2304$, $p > 0.05$, 3gl). Por lo tanto, se puede afirmar que la variabilidad vertical del componente arbustivo es la que mayor importancia tiene al determinar la riqueza de especies de aves en los hábitats estudiados.

4.8 EVALUACION GENERAL DE LA RELACION DIVERSIDAD - ESTABILIDAD

Al plantear los objetivos de la presente investigación, se ha señalado que se deseaba hallar

evidencia empírica que permitiera evaluar la adecuación de la propuesta de Mc Naughton (1977) sobre la Estabilidad Funcional a un tipo de variación natural que experimentan las lomas - la alternancia estacional en la disponibilidad de agua - tomando como objeto de estudio a las aves de la Reserva Nacional de Lachay. La elaboración de un marco conceptual general (en esencia Físico) para el problema de la relación entre Diversidad y Estabilidad, permitió mostrar que la hipótesis de la Estabilidad Funcional (lograda a nivel de la comunidad total y mediante mecanismos de compensación) pinta sólo una parte del panorama: está restringida a sistemas medianamente ricos en especies y por tanto a fases intermedias de la sucesión. En estos sistemas se tienen suficientes especies como para hacer posible la compensación pero no demasiadas como para que sus reducidos traslapes de nichos imposibiliten la compensación.

Por lo señalado, la hipótesis de Mc Naughton parece describir bien las situaciones de los sistemas que hallándose fuera de equilibrio, están en régimen lineal, de modo que su opción de satisfacer la Ley de Ashby del requisito de la variedad, es la compensación entre especies, alcanzando una estabilidad definible en términos de Constancia en la clasificación de Orians (1980).

La información empírica obtenida en Lachay, satisface en

principio la propuesta de Mc Naughton. Así, la relación inversa entre riqueza de especies e incertidumbre hallada para todos los hábitats (Figura 15), es evidencia de que realmente sistemas más ricos en especies tienen una menor incertidumbre, es decir, son más estables - usando para estabilidad la acepción de Constancia -. Sin embargo, al comentar esa figura se ha señalado que si bien es cierto esta relación se cumple de modo general, el análisis de los hábitats más ricos en especies - Taros, Arbustos, Bosque Denso y Casuarinas - sugería que la relación no era tan directa abriendo la posibilidad, para estos hábitats, de acceder a otros mecanismos alternativos a la compensación, para lograr estabilidad. De este modo, pasar del estado que tiene Bosque Ralo al que tienen los hábitats más ricos (Taros, Arbustos, Bosque Denso y Casuarinas) significa incrementar las posibilidades de compensación a consecuencia del incremento de la riqueza de especies. En el punto de partida y en el de llegada, sin embargo, se tienen otras opciones adicionales que conviene señalar. En el punto de partida (Bosque Ralo) la escasa riqueza de especies pone al sistema frente a la posibilidad de fluctuar mucho, cosa esta que se ve en los gráficos de incertidumbre (Figuras 13 y 14) y que permite que al hablar de estabilidad de este hábitat debamos tener en cuenta también la acepción de Elasticidad. De este modo, este hábitat no tendría en sí la capacidad de compensación (dada su muy reducida riqueza de especies)

y su estrategia fundamental, en términos del cuadro elaborado en la Sección 2.4, sería el desarrollo de alta Elasticidad. Por lo tanto, el modo de satisfacer la Ley de Ashby que se tendría en este caso sería que el sistema - el hábitat - varíe más que el entorno. Probablemente, el hecho de que este hábitat esté muy dominado por *Zenaida auriculata* sea lo que le confiera el carácter elástico que tiene; cosa parecida se ha registrado para la comunidad de aves del Campus Universitario de la UNALM en donde se tuvo como clara dominante a la especie *Zenaida asiatica* (Sánchez y Quinteros, en prensa),

De otro lado, en el punto de llegada, es decir, en el estado que tienen los hábitats Teros, Arbustos, Bosque Denso y Casuarinas, se abren posibilidades de estabilización adicionales a la compensación y que ya se han mencionado. Da la impresión que con estos hábitats nos encontramos (en términos del cuadro de la sección 2.4) con sistemas que estarían en tránsito entre fases iniciales de la sucesión (en régimen lineal) y fases maduras de la misma (también en régimen lineal). Esto les permitiría acceder no sólo a la compensación que es típica de las fases iniciales sino también a la filtración de variabilidad del entorno que caracteriza a fases de mayor desarrollo. Por tanto tienen abiertas las dos opciones que la Ley de Ashby plantea y que opten por una u otra dependerá de sus capacidades relativas de filtrar y de compensar.

Apoya esta interpretación de los hechos la estructura vegetal que es propia de cada uno de estos hábitats y que muestra (Figura 23) una muy clara ventaja sobre el Bosque Ralo. Adicionalmente, conviene tener en cuenta el hecho de que las capacidades relativas de filtrar y de compensar no son parejas entre los niveles tróficos. Ya se ha mencionado que el nivel trófico tercero tiene en su beneficio la capacidad de filtración que ejerce el segundo nivel trófico, lo que hace que éste último muestre claramente una tendencia a compensar que no se registra en el tercer nivel; este nivel parecería haber desarrollado una mayor capacidad de filtrar. Las capacidades de filtración del tercer nivel trófico de estos hábitats, sin embargo, es algo que requiere ulterior investigación que permita su confirmación.

Una apreciación general del problema a nivel de la loma en su conjunto nos lleva a plantear que, a despecho de la aparente simplicidad estructural que tiene una loma y de su también aparente simplicidad, es un ambiente suficientemente diverso como para que los diferentes hábitats que la conforman utilicen diferentes estrategias en lo que a su estabilización se refiere. Se tiene desde la estrategia de variar más que el entorno que ejecuta el Bosque Ralo y que nos remite a la noción de estabilidad = elasticidad, hasta la estrategia de filtrar variabilidad del entorno que ponen en práctica en mayor o menor medida, hábitats como Taros, Arbustos, Bosque Denso y Casuarinas y que nos obliga a entender la

estabilidad como Persistencia, Inercia o Constancia. En el centro de estas dos opciones extremas, se cumple el proceso de compensación al cual se refería Mc Naughton con su hipótesis de Estabilidad Funcional; éste es el único segmento del espectro planteado, en el que *strictu sensu* se cumple la propuesta de que la diversidad está en la base de la estabilidad haciendo sin embargo la aclaración que la noción de estabilidad que se emplea es la de constancia.

Finalmente, conviene indicar que lo hecho en la presente investigación corresponde a una variación más o menos predecible que experimenta la loma y que es la alternancia estacional en la disponibilidad de agua. En un siguiente momento tendría que investigarse la respuesta de cada hábitat y del conjunto a otra variación del entorno que siendo también natural es mucho más impredecible y usualmente tiene una capacidad perturbadora mucho mayor. Se trata de los efectos de los fenómenos "El Niño". Esto requiere de una investigación posterior.

V. CONCLUSIONES

- 5.1 Se han registrado un total de 23 especies de aves pertenecientes a 13 familias y cinco órdenes. Los Passeriformes son los más ricos en especies (Familias Fringillidae, Furnariidae y Tyrannidae). Los Columbiformes son los más abundantes, en particular la especie *Zenaida auriculata*.
- 5.2 Los patrones temporales de variación de las abundancias de individuos han sido similares a los ya reportados para los lomas, es decir, una mayor abundancia alrededor de los meses de Abril, Mayo, Junio.
- 5.3 En términos de estructura trófica, el segundo nivel trófico (Granívoros, Frugívoros y Herbívoros) ha sido más importante que el tercer nivel (Insectívoros) a excepción de la loma de Cactus. Los Omnívoros han tenido una presencia esporádica.
- 5.4 La Riqueza de Especies por hábitat, mostró una clara diferencia entre el Bosque Ralo (con valores muy bajos), Cactus (con valores muy altos) y el resto de hábitats (Teros, Arbustos, Bosque Denso y Casuarinas) que tienen valores intermedios. En el caso de Cactus, su riqueza se encuentra sobredimensionada por su escaso número de

individuos.

5.5 Las incertidumbres de cada hábitat, muestran tanto para el total como para el segundo nivel trófico, una separación entre dos Hábitats con valores extremos (Bosque Ralo con un valor máximo y Cactus con un valor mínimo) y un conjunto de Hábitats con incertidumbres medias (Taros, Arbustos, Bosque Denso, Casuarinas). El tercer nivel trófico muestra variaciones de menor cuantía y sin patrón definido.

5.6 Existe correlación inversa entre Riqueza de Especies e Incertidumbre, alcanzando significación estadística. Además, tiene significación biológica ya que es coherente con la hipótesis de que en la base de la estabilidad (Constancia) se encuentra la compensación entre elementos diversos del conjunto. Esta es la llamada hipótesis de Estabilidad Funcional.

5.7 Además de la Estabilidad Funcional, se encontró que en el caso del Bosque Ralo, se tiene un tipo de estabilidad más cercano al concepto de Elasticidad y que haría que su estrategia de sobrevivencia sea variar más que el medio en términos de la Ley de Ashby.

5.8 Los hábitats de Riqueza de Especies más o menos alta (Taros, Arbustos, Bosque Denso, Casuarinas), parecen tener acceso a otro tipo de estabilidad que se puede

definir como Inercia o Persistencia y que se basa en que su mayor estructura vegetal les permite filtrar parte de la variabilidad del entorno. En términos de la Ley de Ashby, persisten disminuyendo la variabilidad de su entorno.

5.9 Los resultados corresponden a las respuestas de los diferentes hábitats a variaciones en la disponibilidad de agua que se presenta estacionalmente y por eso tienen cierto nivel de predecibilidad.

VI. RECOMENDACIONES

- 6.1 La investigación desarrollada corresponde a la respuesta de los diferentes hábitats de las lomas a variaciones en la disponibilidad de agua que se presentan estacionalmente y por eso son más o menos predecibles. Sería conveniente investigar la respuesta de estos mismos hábitats a las variaciones mayores y de mayor impredecibilidad como las que el fenómeno "El Niño" representa.
- 6.2 Dado lo complejo del problema de la estabilidad de los ecosistemas y considerando la naturaleza física de los mismos, conviene contar con marcos conceptuales generales basados en principio en la física y en donde las contribuciones más importantes podrían venir de la termodinámica de sistemas fuera de equilibrio, la cibernética (La Ley de Ashby en particular) y la Teoría de la Información (para la medición de la estructura y la incertidumbre de los ecosistemas).
- 6.3 Convendría que en la solución de problemas de ecología aplicada que involucran la relación diversidad/estabilidad se tuviera presente lo complicado de la relación y las múltiples acepciones que tiene. En particular convendría que al hablar de estabilidad, se indicara por lo menos si se hace

referencia a la Elasticidad o a la Constancia del Ecosistema.

VII. BIBLIOGRAFIA

- ALTIERI, M. 1983 Agroecology. The scientific basis of alternative agriculture. University of California. Berkeley. California.
- ALLEN, E. and R. FORMAN 1976 Plant species removals and old field community structure and stability. *Ecology*, 57(6): 1233-1243.
- AMBUEL, B. and S. TEMPLE 1983 Area-dependent changes in the bird communities and vegetation of southern Wisconsin forests. *Ecology*, 64(5):1057-1068
- ARAUJO, H. 1986 Civilización andina : acondicionamiento territorial y agricultura prehispánica. Una revalorización de su tecnología. pp 277-300 En : Andenes y Camellones en el Perú Andino. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Lima.
- BERNARDO, J.M. 1981 Bioestadística, una perspectiva bayesiana. Editorial Vicens-Vives. España.
- COLWELL, R. and D. FUTUYMA 1971 On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52(4):567-576.
- DRITSCHILO, W. and T. ERWIN 1982 Responses in abundance and diversity of cornfield carabid communities to differences in farm practices. *Ecology*, 63(4):900-904.
- EARLS, J. 1989 Planificación Agrícola Andina. Bases para un manejo cibernético de sistemas de andenes. Ediciones COFIDE. Lima.
- FALERO, M. 1986 Composición de la dieta de *Dusicyon culpaeus* "Zorro Andino" en la Reserva Nacional de Lachay. Tesis para optar el Título de Biólogo. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Agraria "La Molina". Lima.
- FEISINGER, P.; E. SPEARS and R. POOLE 1981 A simple measure of niche breadth. *Ecology*, 62(1):27-32
- GOLTE, J. 1987 La Racionalidad de la Organización Andina. Instituto de Estudios Peruanos. Lima.
- GREEN, R. 1971 A multivariate statistical approach to the Hutchinsonian niche : Bivalve molluscs of central Canada. *Ecology*, 52(4):543-556

- GRILLO, E. 1990a Sociedad y Naturaleza. Sus relaciones en las culturas andina y occidental moderna. pp 13-38 En : Sociedad y Naturaleza en los Andes. Proyecto Andino de Tecnologías Campesinas - PRATEC. Proyecto Piloto de Ecosistemas Andinos - PPEA. Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente - PNUMA. Cajamarca.
- _____, 1990b Visión Andina del Paisaje. pp 133-169 En : Sociedad y Naturaleza en los Andes. Proyecto Andino de Tecnologías Campesinas - PRATEC. Proyecto Piloto de Ecosistemas Andinos - PPEA. Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente - PNUMA. Cajamarca.
- _____, ;J. VALLADOLID; V. RODRIGUEZ; A. DE LA TORRE y S. CUZCO 1988 Chetilla : Paradigma Cultural Andino. Proyecto Piloto de Ecosistemas Andinos - PPEA. Cajamarca.
- HARDESTY, D. 1977 Antropología Ecológica. Ediciones Bellaterra S.A. Barcelona
- HURLBERT, S. 1971 The non concept of species diversity : a critique and alternative parameters. Ecology, 52(4):577-586.
- HUTCHINSON, G. 1981 Introducción a la Ecología de Poblaciones. Editorial Blume. Barcelona.
- JAMES, F. and N. WAMER 1982 Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. Ecology, 63(1):159-171
- KUSHLAN, J. 1976 Environmental stability and fish community diversity. Ecology, 57(4):821-825
- LISTER, B. 1981 Seasonal niche relationships of rain forests anoles. Ecology, 62(6):1548-1560.
- MARGALEF, R. 1977 Ecología. Ediciones Omega S.A. Barcelona.
- _____, 1980a Diversidad, Estabilidad y Madurez en los Ecosistemas Naturales. En : Conceptos Unificadores en Ecología. W.H. van Dobben y R.H. Lowe McConnell Editores. Editorial Blume. Barcelona.
- _____, 1980b La Biosfera. Entre la Termodinámica y el Juego. Ediciones Omega S.A. Barcelona.
- MAY, R. 1980 Estabilidad en los ecosistemas : algunos comentarios. En : Conceptos Unificadores en Ecología. W.H. van Dobben y R.H. Lowe McConnell Editores. Editorial Blume. Barcelona.

- M'CLOSKEY, R. 1976 Community structure in sympatric rodents. *Ecology*, 57(4):728-739.
- McNAUGHTON, S. 1977 Diversity and stability of ecological communities : a comment on the role of empiricism in ecology. *The American Naturalist*, 111(979):515-525.
- MEENTS, J.; J. RICE; B. ANDERSON; and R. OHMART 1983 Nonlinear relationships between birds and vegetation. *Ecology*, 64(5):1022-1027.
- MORGAN, K. and E. GATES 1982 Bird populations patterns in forest edge and strip vegetation at Remington farms, Maryland. *J. Wildl. Manage.* 46(4):939-944.
- MORALES, A. 1990 Sistemas agroforestales en el altiplano Boliviano. *Hortisilvicultura en Vinto*. pp 105-114 En : *Prácticas Agroforestales en los Andes*. Leoncio Lojas Editor. Programa de Desarrollo Forestal Participativo en los Andes. Quito.
- ODUM, E. 1972 *Ecología*. Editorial Interamericana. Mexico.
- _____, 1980 La diversidad como función del flujo de energía. En : *Conceptos Unificadores en Ecología*. W.H. van Dobben y R.H. Lowe McConnell Editores. Editorial Blume. Barcelona.
- MURRA, J. 1975 El control vertical de un máximo de pisos ecológicos en la economía de las sociedades andinas. pp. 59-116 En : *Formaciones Económicas y Políticas del Mundo Andino*. Instituto de Estudios Peruanos. Lima.
- ONSAGER, L. 1931 Reciprocal relations in irreversible processes. *Phys. Rev.* 37:405-426 (citado por Ulanowicz, 1986).
- ORIAN, G. 1980 Diversidad, estabilidad y madurez en los ecosistemas naturales. En : *Conceptos Unificadores en Ecología*. W.H. van Dobben y R.H. Lowe McConnell Editores. Editorial Blume. Barcelona.
- PETRAITIS, F. 1981 Algebraical and graphical relationships among niche breadth measures. *Ecology*, 62(3):545-548.
- PIANKA, E. 1971 Lizard species density in the Kalahari desert. *Ecology*, 52(6):1024-1029.
- PIMM, S. 1984 The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307(26):321-326.
- POWER, D. 1971 Warbler ecology : diversity, similarity and seasonal differences in habitat segregation.

- Ecology, 52(3):434-443.
- REYNEL, C. y C. FELIPE-MORALES 1987 Agroforestería tradicional en los Andes del Perú. Proyecto FAO/Holanda/INFOR. Instituto Nacional Forestal y de Fauna. Lima.
- ROTH, R. 1976 Spatial heterogeneity and bird species diversity. Ecology, 57(4): 773-782.
- SANCHEZ, E. 1982 Actividad diurna y estacionalidad de la avifauna del puguial de las lomas de Lachay. Zonas Aridas No. 1. Lima.
- _____, 1987 La población de vicuñas de Pampa Galeras. Primera Edición. Lima. Proyecto Especial Utilización Racional de la Vicuña. Ministerio de Agricultura. 1987.
- _____, y D. VELASQUEZ 1982 Estudio Bioecológico de la loma Paloma: 2 Fauna :Vertebrados. Zonas Aridas No. 2. Lima.
- _____, y Z. QUINTEROS (en prensa) Acerca de la Sostenibilidad en el Manejo de Recursos Bióticos en Zonas Aridas. A publicarse en BIOTA.
- SMEDES, G. and L. HURD 1981 An empirical test of community stability : resilience of a fouling community to a biological patch-forming disturbance. Ecology, 62(6): 1561-1572.
- SMITH, M.; I. BRISBIN and J. WEINER 1979 Some basic principles concerning biological response to environmental change. In : Selection Management and Utilization of Biosphere Reserves. Proceedings of the USA-URSS Symposium on Biosphere Reserves. Moscow USSR, May 1976. US Department of Agriculture.
- STEARNS, S. 1981 On measuring fluctuating environments : predictability, constancy and contingency. Ecology, 62(1): 185-199.
- STEEL, R. and J. TORRIE 1985 Bioestadística. Mc Graw Hill. Bogotá.
- THOMSON, J. and K. RUSTHERHOLZ 1982 Overlap summary indices and the detection of community structure. Ecology, 63(2): 274-277.
- TOMOFF, C. 1974 Avian species diversity in desert scrubs. Ecology, 55(2): 396-403.
- TORRES, J. 1981 Productividad primaria neta y los factores que la determinan en las lomas costeras

del centro del Perú. Tesis para optar el título de Biólogo. Universidad Nacional Agraria "La Molina".

ULANOWICZ, R. 1986 Growth and Development. Ecosystems Phenomenology. Springer-Verlag. New York.

VELA RDE, D. 1983 Evaluación de la Fauna de Vertebrados de las lomas de Iguanil. Zonas Aridas No. 3.

WAGNER, J. 1981 Seasonal change in guild structure : Oak woodland insectivorous birds. Ecology, 62(4): 973-981.

WAGENSBERG, J. 1981 El Azar Crador. Mundo Cientifico 2(12): 316-322.

WHITTAKER, R. 1980 El diseño y la estabilidad de las comunidades vegetales. En : Conceptos Unificadores en Ecología. W.H. van Dobben y R.H. Lowe McConnell Editores. Editorial Blume. Barcelona.

WILLSON, M. 1974 Avian community organization and habitat structure. Ecology, 55(5): 1017-1029.

ZARET, T. 1982 The stability/diversity controversy : a test of hypothesis. Ecology, 63(3): 721-731.