

Comunidades arbóreas no saturadas en las Yungas de Argentina

Juan Manuel Morales

Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas, Universidad Nacional de Tucumán,
CC 34, 4107 Yerba Buena, Argentina

Resumen. Cuando la diversidad local en una comunidad está limitada por factores ecológicos que actúan a escala local (exclusión competitiva, factores ambientales, disturbios, depredación, parasitismo) se dice que la comunidad está saturada de especies. Sin embargo, procesos que actúan a escala regional pueden limitar el número de especies capaces de ocupar un lugar en la comunidad. En ese caso, se dice que la comunidad no está saturada de especies. Considerando las especies arbóreas de 42 sitios de bosque maduro de las Yungas de Argentina, se puede observar una estrecha relación positiva entre riqueza regional (calculada a partir de distribuciones geográficas) y riqueza local (calculada sobre la base de censos de 0.1 ha y listas de especies). Esto implica que, más allá del tipo y naturaleza de los factores ecológicos que puedan estar actuando a escala local, éstos no son suficientes para limitar a la riqueza local, sino que ésta depende más bien de la disponibilidad regional de especies para ocupar determinada comunidad. De esta forma, se resalta la importancia de estudios que puedan discriminar entre los factores ecológicos locales y los procesos regionales como determinantes de la riqueza local.

Abstract. When local community diversity is limited by local ecological factors (competitive exclusion, environmental factors, disturbance, predation, parasitism) is referred as saturated. However, processes acting at regional scale can set limits to the number of species available for colonizing the local community. Considering arboreal species from 42 sites of old growth forests in Argentine Yungas, a close and positive relationship between regional species richness (calculated from geographic distributions) and local species richness (calculated from 0.1 ha census and species lists) can be observed. This means that local ecological factor is not sufficient to limit local species richness and regional availability of colonizing species is important. This underscores the need for studies that discriminate between the effects of local ecological factors and regional processes in determining the local species richness.

Introducción

La llamada crisis de la biodiversidad (Wilson 1988) renovó el interés en los estudios de diversidad de comunidades y sus causas o determinantes. De acuerdo con los conceptos de exclusión competitiva (Hardin 1960), de nicho ecológico y similitud limitante (Hutchinson 1957), la riqueza de especies dentro de áreas pequeñas y ecológicamente homogéneas (i.e. escala local) estaría limitada por las interacciones entre las especies (competencia, depredación, parasitismo). Además, muchos autores han intentado relacionar la diversidad con el medio físico local (e.g. Pianka 1966, Connell 1978, Gentry 1988). Sin embargo, en los últimos años se ha reconocido que los atributos y el funcionamiento de las comunidades y los ecosistemas dependen de procesos que operan a distintas escalas espaciales y temporales (Ricklefs 1987, Allen y Starr 1982, Ricklefs y Schluter 1993).

Si las interacciones entre poblaciones son las principales fuerzas que regulan la diversidad en una comunidad local, esta debería estar saturada de especies (Terborgh y Faaborg 1980), en el sentido de que aumentos en la riqueza de especies regional tendrían poco o ningún efecto en la riqueza de especies local. Si por el contrario, aumentos en la riqueza regional se traducen en aumentos en la riqueza local, se dice que la comunidad está no-saturada, y la diversidad local estaría limitada por el aporte de especies desde la región circundante (Cornell 1985a y 1985b, Ricklefs 1987, Cornell 1993).

Muchos procesos que ocurren a gran escala espacial y temporal como la evolución de especies, los cambios

climáticos y la historia biogeográfica, condicionan el número de especies en una región. Además de los procesos biogeográficos y evolutivos, en una escala intermedia ("mesoscale" Roughgarden et al. 1988) varios procesos ecológicos pueden conectar la riqueza regional con la riqueza local (Holt 1993). Por ejemplo, el efecto de masa (Shmida y Wilson 1985) explicaría la presencia de especies, debido a que tienen su núcleo reproductivo en una comunidad vecina en lugares en los que no pueden automantenerse. Si las especies funcionan como metapoblaciones (Gilpin y Hanski 1991), la ocurrencia de una especie en una comunidad local depende de un proceso regional que involucra dispersión y dinámica de parches.

Desde un punto de vista tanto teórico como práctico, es importante establecer en qué caso considerar causas ecológicas locales o regionales para explicar la diversidad de especies en una comunidad. Para esto se debe probar si la comunidad de interés está o no saturada (Cornell 1993, Cresswell et al 1994). Una forma de responder a esta pregunta es examinar la relación entre la riqueza regional y la riqueza local de muestras de comunidades comparables en distintas áreas geográficas (Terborgh y Faaborg 1980, Cornell 1985b, Cornell 1993). Las comunidades saturadas mostrarán un "techo" en el número de especies a escala local cuando aumenta la riqueza regional. Por el contrario, las comunidades no saturadas mostrarán un incremento proporcional de la riqueza local con los aumentos de la riqueza regional.

Las comunidades vegetales constituyen un sistema interesante para este tipo de estudio, ya que las plantas comparten la necesidad de unos pocos recursos esenciales (Harper 1977), lo que hace más probable que la competencia sea importante. Aquí examino, para especies arbóreas, la relación entre la riqueza local y regional en tres sectores latitudinales y en todo el rango altitudinal de las Yungas Argentinas (Cabrera 1976).

Los estudios de estructura, composición y diversidad en las Yungas han sido de tipo descriptivo y comparativo (e.g. Brown y Ramadori 1989, Grau y Brown 1995 a y b.), destacando al clima y las posibles influencias de los cambios Pleistocénicos como responsables de la distribución regional actual de las especies. También se ha destacado la importancia de los disturbios (deslizamientos de ladera principalmente) como determinantes de la estructura y composición de estas comunidades (Grau y Brown 1995b).

Las Yungas Argentinas aparecen en las laderas orientales de las Sierras Subandinas desde el límite con Bolivia (22°LS) hasta el límite entre Tucumán y Catamarca (28°LS). Se pueden reconocer, sobre la base de la combinación de especies y la fisonomía, tres pisos altitudinales: (1) selva pedemontana, entre 400 y 600 msnm; (2) selva montana, entre los 600 y 1500 msnm; y (3) bosque montano, que representa el límite de la línea continua de bosque y se sitúa entre los 1500 y 2000 msnm pudiendo llegar hasta los 3000 msnm. Descripciones más completas de estas unidades de vegetación se pueden encontrar en Cabrera (1976), Hueck (1978), Brown et al. (1985) y Morales et al. (1995).

La ocurrencia de las Yungas está fuertemente relacionada con la precipitación, encontrándose bosques chaqueños en áreas más secas. Como las precipitaciones son en su mayoría de tipo orográficas (Bianchi 1981), la disposición geográfica de los cordones montañosos hace que las Yungas aparezcan fragmentadas. La lluvia está concentrada en verano, cuando se registra casi el 85% del total anual (Bianchi 1981).

En un estudio anterior (Morales et. al. 1995) se observó que el principal factor de cambio en la composición y riqueza de especies a escala regional está asociado con la altitud, a pesar de existir una importante disminución en el número de especies con el aumento de la latitud. Esta disminución latitudinal no es gradual sino que sigue la fragmentación de los cordones montañosos, lo que permite distinguir claramente tres sectores latitudinales (Brown y Ramadori 1989, Morales et. al. 1995).

Materiales y Métodos

Se estimó la riqueza local (RL), diversidad alfa *sensu* Whittaker (1972), de 39 sitios mediante recuentos de especies (18 sitios) y censos de 0.1 ha (21 sitios) compuestos de 10 transectas de 50x2m en las que se midieron todas las especies arbóreas de más de 1 cm de diámetro a la altura del pecho (1.3 m). Se utilizaron además datos de tres sitios estudiados por Brown et al. (1985). Los sitios (Figura 1) fueron elegidos considerando que correspondan a bosques "maduros", que no mostraran signos recientes de explotación o de grandes disturbios (factores que podrían retardar la exclusión competitiva) y que no presentaran cambios ambientales obvios. El bosque montano y el pedemonte correspondientes al sector central no están representados en este juego de datos.



Figura 1. Esquema de la distribución de las Yungas de Argentina y los sitios muestreados. Los puntos en el mapa corresponden a uno o más sitios muestreados.

Figure 1. Scheme showing the distribution of Argentina Yungas and sample sites. Dots correspond to one or more sample sites.

Los datos aquí considerados no corresponden a áreas geográficas totalmente independientes. De hecho, a excepción de dos especies endémicas en el sector sur, la lista de especies de los sectores central y sur son versiones empobrecidas de la del sector norte. El punto importante al definir las áreas geográficas en las que se compara la relación entre la riqueza regional y la riqueza local es que éstas contengan diferente número de especies disponibles para colonizar los hábitats locales. En nuestro caso, los sectores latitudinales presentan límites evidentes (áreas bajas ocupadas por vegetación chaqueña). Por otra parte, los rangos de distribución altitudinal de las especies implican cambios en el número de especies disponibles a diferentes altitudes dentro del mismo sector latitudinal.

Para calcular el número de especies que estarían disponibles para colonizar cada sitio (i.e. riqueza regional), se utilizó la base de datos de Morales et al. (1995), en la que cada especie arbórea de las Yungas de Argentina tiene asignada una distribución latitudinal (en tres sectores) y un rango altitudinal. Esta base fue confeccionada a partir de datos bibliográficos y de colección (Fundación Miguel Lillo y Museo de La Plata). Dada la posición geográfica (sector latitudinal y altitud) de cada sitio se calculó la riqueza regional (RR) contando aquellas especies cuya distribución altitudinal y latitudinal comprende al sitio en cuestión. De esta manera, la riqueza regional de un sitio está limitada, en primer término, por el sector latitudinal en el que se encuentra (167 especies para el sector norte, 90 para el sector central y 79 para el sector sur), y en segundo término por su altitud, ya que las especies tienen rangos limitados de distribución altitudinal, incluso dentro del mismo piso de vegetación.

Los rangos altitudinales (y por lo tanto la riqueza regional) podrían estar subestimados, ya que dependen de los esfuerzos de colecta. Además, la proximidad geográfica de los sitios implicaría cierto grado de autocorrelación espacial. Para minimizar los posibles sesgos de estos dos problemas, se calculó para las combinaciones de pisos de vegetación y sectores latitudinales, el valor de riqueza regional (ahora RR') como el número de especies que habitan cada piso de vegetación según el sector latitudinal y se comparó con el promedio de la riqueza local (ahora RLp). RR' es entonces una estimación más amplia que RR, ya que no considera las diferencias por altitud dentro de los pisos de vegetación. Utilizar RLp en lugar de RL corregiría los efectos de autocorrelación espacial.



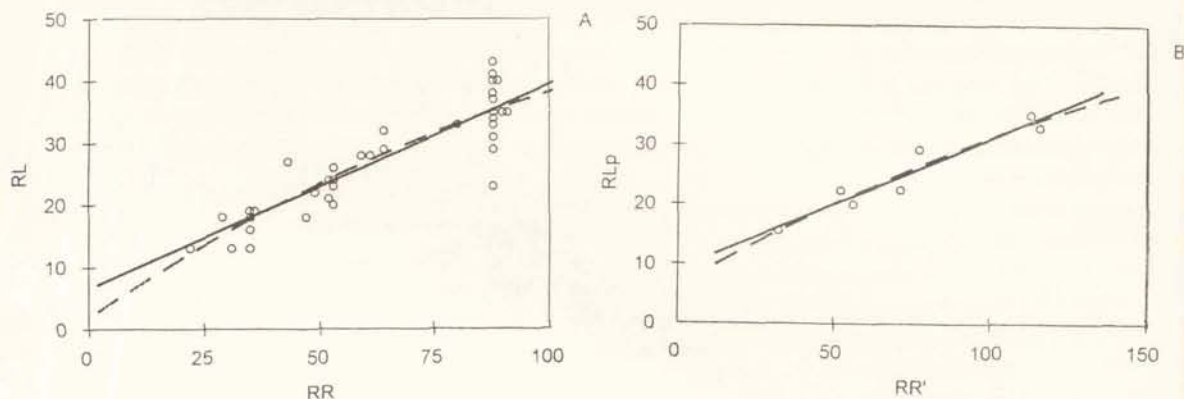


Figura 2. Relación entre la riqueza de especies arbóreas regional y local para las Yungas de Argentina. Línea continua=modelo lineal; línea segmentada=polinomio de segundo orden. (A) considerando todas las localidades (RL) y la riqueza regional según el sector latitudinal y la altitud (RR). Regresión lineal: $R^2=0.79$, $F=159.8$, $P<0.0001$. Polinomio de segundo orden: $R^2=0.8$, $F=79.6$, $P<0.0001$. (B) considerando el promedio de riqueza local para cada piso de vegetación y sector latitudinal (RLp) y la riqueza regional de cada piso y sector (RR'). Regresión lineal: $R^2=0.92$, $F=57.7$, $P<0.001$. Polinomio de segundo orden: $R^2=0.92$, $F=24.2$, $P<0.005$.

Figure 2. Relationship between regional and local arboreal species richness in Argentine montane forests. Solid line=linear model; dashed line=second order polynomial. (A) considering all localities (RL) and regional richness of latitudinal sector and altitude (RR). Linear regression: $R^2=0.79$, $F=159.8$, $P<0.0001$. Second order polynomial: $R^2=0.80$, $F=79.6$, $P<0.0001$. (B) Considering mean local richness for each latitudinal sector and vegetation belt (RLp) and the regional richness for each sector and belt (RR'). Linear regression: $R^2=0.92$, $F=57.7$, $P<0.001$. Second order polynomial: $R^2=0.92$, $F=24.2$, $P<0.005$.

El efecto de saturación implica llegar a pendiente cero, sin embargo las comunidades serían hipotéticamente saturables si la riqueza local es una función decelerante de la riqueza regional. Resulta entonces útil comparar el ajuste de los datos con un modelo lineal contra un modelo decelerante, como un polinomio de segundo orden. Para esto se incorporó un término cuadrático a la regresión. Se utilizó el programa TableCurve, 3.0 (1991).

Resultados

Puede observarse, para ambas estimaciones, una estrecha relación lineal entre la riqueza regional y la riqueza local (Figura 2). El valor de R^2 tiende a aumentar a medida que aumenta el número de parámetros del modelo de regresión, sin embargo el polinomio de segundo orden mejoró muy poco el valor de R^2 . Además, en ningún caso el término cuadrático es significativo, por lo que no habría razones para preferir este modelo en vez del lineal.

Discusión

Los resultados obtenidos con las dos estimaciones de riqueza regional y local, implican que en las Yungas de Argentina, más allá del tipo y naturaleza de los factores ecológicos que puedan estar actuando a escala local, éstos no son suficientes para limitar la diversidad local, sino que ésta depende más bien de la disponibilidad regional de especies para ocupar determinada comunidad. En ambos casos, la riqueza local aumentó linealmente al aumentar la riqueza regional y no hay indicios de saturación.

Estos resultados concuerdan con otros estudios, como en himenópteros formadores de agallas en robles (Cornell 1985a y b), en insectos herbívoros (Lawton 1990) y en aves de las islas del Caribe

(Ricklefs 1987). La relación entre los patrones de diversidad a escala local y regional, sugiere que estos deben ser considerados como partes de un sistema jerárquico en el que los procesos regionales, junto con hechos históricos conforman el contexto que influye el resultado de los procesos internos que ocurren en la comunidad local (Ricklefs y Schluter 1993). Esto pone en relieve la importancia de los procesos regionales a la hora de explicar la diversidad local. Preguntas como ¿de dónde vienen las especies? o ¿qué factores limitan la radiación de los taxa? son útiles para comprender estas situaciones. También es de esperarse la influencia de factores actuando a escala "intermedia" como los efectos de masa y la dinámica de metapoblaciones. Por otra parte, todavía no se comprenden cuáles son los factores ambientales que limitan la diversidad local del sistema estudiado. El desafío es comprender cómo los procesos regionales afectan el *pool* de especies regional y por lo tanto a la comunidad local.

Agradecimientos. Este trabajo fue realizado gracias a una beca de CONICET. Agradezco a dos revisores anónimos y a Martín Oesterheld por sus comentarios.

Bibliografía

- Allen, T.F.H. y T.B. Starr. 1982. *Hierarchy: Perspectives for ecological complexity*. Chicago. University of Chicago Press., Chicago.
- Bianchi, A.R. 1981. Las precipitaciones del noroeste argentino. INTA, Salta. Pp. 388.
- Brown, A.D. y E.D. Ramadori 1989. Patrón de distribución, diversidad y características ecológicas de especies arbóreas de las selvas y bosques montanos del noroeste de la Argentina. Anales VI Congreso Forestal Argentino:177-181.
- Brown, A.D., Chalukian S.C. y L.M. Malmierca. 1985. Estudio florístico estructural de un sector de selva semidecidua del noroeste argentino. I. Composición florística, densidad y diversidad. Darwiniana 26:27-41.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. 2a edición. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería 2:1-85. Acme, Buenos Aires.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Cornell, H.V. 1985a. Local and regional richness of cynipine gall wasps on California oaks. *Ecology* 66:1247-1260.
- Cornell, H.V. 1985b. Species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. *Am. Nat.* 126:565-569.
- Cornell, H.V. 1993. Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. En *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Ricklefs R.E. y D. Schluter (Eds.). Univ. of Chicago Press, Chicago. Pp. 243-252.
- Cresswell, J.E., Vidal-Martinez V.M. y N.J. Crichton. 1994. The investigation of saturation in the species richness of communities: some comments on methodology. *Oikos* 72:301-304.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Mo. Bot. Garden.* 75:1-34.
- Gilpin, M.E. y I. Hanski. 1991. *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grau, H.R. y A.D. Brown. 1995a. Patterns of tree species diversity in latitudinal, altitudinal and successional gradients in the argentinian subtropical montane forests. En *Biodiversity and conservation of Neotropical Montane Forests*. S. Churchil et. al. (Eds.). The New York Botanical Garden. Pp. 295-300.
- Grau, H.R. y A.D. Brown. 1995b. Los deslizamientos de ladera como condicionantes de la estructura y composición de la selva subtropical de montaña. En *Investigación, conservación y desarrollo en las selvas de montaña del noroeste argentino* Brown A.D. y H.R. Grau (Eds.). Pp. 79-84.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131:1292-1297.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press., New York Pp. 891.
- Holt, R.D. 1993. Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. En *Ricklefs R.E. y D. Schluter (Eds.). Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Univ. of Chicago Press, Chicago. Pp. 77-98.
- Hueck, K. 1978. Los bosques de Sudamérica. Ecología, composición e importancia económica. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica Ltda. Rep. Fed. Alemana. Pp. 476.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Sym. Quant. Biol.*, 22:415-427.
- Lawton, J.H. 1990. Local and regional species-richness of bracken-feeding insects. En *Bracken Biology and management*, Thompson J.S. y R.T. Smith (Eds.). Sydney: Australian Institute of Agricultural Science. Pp. 197-202.

- Morales, J.M. Sirombra M. y A.D. Brown. 1995. Riqueza de árboles en las Yungas argentinas. En Investigación, conservación y desarrollo en las selvas de montaña del noroeste argentino. Brown A.D. y H.R. Grau (Eds.), Tucumán, Pp. 163-174.
- Morales, J.M. y A.D. Brown. Riqueza de árboles en las yungas argentinas: una perspectiva regional. Actas del II Simposio Internacional. Desarrollo sostenible en ecosistemas de montaña: manejo de áreas frágiles en los Andes. Huarina-Bolivia. (*En prensa*)
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Am. Nat.* 100:33-46.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167-171.
- Ricklefs, R.E. y D. Schlutter. 1993. Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives. Ricklefs R.E. y D. Schlutter (Eds.). The University of Chicago press. Pp. 414.
- Roughgarden, J. Gaines S. y H. Posiingham. 1988. Recruitment dynamics of complex life cycles. *Science* 241:1460-1466.
- Shmida, A. y M.V. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12:1-20.
- TableCurve v. 3.0. 1991. Users manual. AISN software.
- Terborgh, J.W. y J. Faaborg. 1980. Saturation of bird communities in the West Indies. *Am. Nat.* 116: 178-195.
- Wilson, E.O. 1988. Biodiversity. National Academy press., Washington, Pp. 521.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-251.

Recibido: Diciembre 14, 1995

Aceptado: Julio 13, 1996