

## EFFECTOS DE LA RIQUEZA Y DE LA EQUITATIVIDAD SOBRE LOS VALORES DE DIVERSIDAD EN COMUNIDADES DE AVES

J. LÓPEZ DE CASENAVE<sup>1</sup> y L. MARONE<sup>2</sup>

### RESUMEN

En este trabajo ponemos a prueba la Hipótesis de Tramer acerca del efecto de la riqueza y la equitatividad sobre la diversidad de comunidades de aves en condiciones ambientales contrastantes. Las predicciones de la hipótesis son: *i*) en condiciones favorables la diversidad varía en función de los cambios en la riqueza, y *ii*) en condiciones rigurosas las variaciones de la diversidad están determinadas por cambios en la equitatividad. Analizamos cuatro series de datos correspondientes a distintas comunidades de aves terrestres (Ñacuñán, Mendoza, Argentina) y acuáticas (Costanera Sur, Buenos Aires, Argentina) en diferentes condiciones ambientales. En dos de los casos no existió un control diferencial de la diversidad por sus componentes, mientras que en los otros dos casos las variaciones observadas fueron opuestas a las predichas bajo la hipótesis. Además, revisamos trabajos publicados cuyos resultados fueron también poco consistentes con la hipótesis. La diversidad de las comunidades biológicas y sus componentes varían de acuerdo al tipo de sistema, al grado de variabilidad ambiental y a la escala del análisis. Concluimos que las predicciones no se cumplen y consideramos que no constituyen un modelo adecuado para identificar procesos de organización comunitaria.

### INTRODUCCION

El concepto de diversidad de especies ha provisto un marco teórico importante para el desarrollo de numerosas especulaciones acerca de la estructura y organización de las comunidades biológicas (MAGURRAN, 1988). En las últimas décadas se ha prestado especial atención a la elucidación de los procesos que determinan la diversidad de las comunidades (*e.g.*, CODY y DIAMOND, 1975; RICKLEFS y SCHLUTER, 1993), originándose importantes debates sobre la importancia relativa de los factores ambientales y biológicos (*e.g.*, variabilidad ambiental vs. competencia, véase WIENS, 1977, 1984; SCHOENER, 1982; GRANT, 1986), así como sobre la importancia de los eventos históricos, las circunstancias geográficas y los procesos evolutivos (RICKLEFS y SCHLUTER,

1993). Al mismo tiempo, el interés por este tipo de análisis se ha incrementado debido a la creciente necesidad de comprender los factores que gobiernan los patrones globales de biodiversidad.

La diversidad de una comunidad es una función de su riqueza (número de especies) y de su equitatividad (grado de uniformidad de las abundancias relativas de las especies). La variación conjunta de ambos componentes determina los cambios en la diversidad. TRAMER (1969) ha realizado una serie de predicciones sobre el efecto de la riqueza y la equitatividad sobre la diversidad en condiciones ambientales contrastantes. Él propuso que: *i*) en ambientes favorables la diversidad varía en función de los cambios en la riqueza, y *ii*) en ambientes rigurosos las variaciones de la diversidad están determinadas por cambios en la equitatividad. Según TRAMER (1969), en el primer caso el nivel de los recursos sería estable en el tiempo y las poblaciones estarían cerca del equilibrio, de manera que los cambios en la diversidad se deberían casi exclusivamente a la aparición o desaparición de tipos de recurso y a la

<sup>1</sup> Depto. Biología, FCEyN, Universidad de Buenos Aires. Piso 4, Pab. 2, Ciudad Universitaria, 1428, Buenos Aires, Argentina.

<sup>2</sup> CONICET. Unidad de Ecofisiología Vegetal, IADIZA. Casilla de Correos 507, 5500, Mendoza, Argentina.

consiguiente adición o sustracción de especies que los exploten (*i.e.*, cambios en riqueza). Por el contrario, en ambientes rigurosos las poblaciones estarían debajo de sus niveles de equilibrio y serían más propensas a fluctuar numéricamente en función de la disponibilidad de sus recursos. De este modo, los cambios en la diversidad estarían determinados por la variación de la equitatividad. Varios autores han extendido estas ideas al proponer que la regulación diferencial de la diversidad reflejaría la acción de distintos procesos de organización comunitaria. En ambientes poco severos el proceso determinante sería la competencia interespecífica por los recursos, mientras que en condiciones rigurosas la variación en la disponibilidad de los recursos sería más importante que la competencia (ROTEBERRY, 1978; ROTEBERRY *et al.*, 1979; véase BETHKE y NUDDS, 1993).

Las predicciones de TRAMER (1969) han sido puestas a prueba con resultados dispares (BETHKE y NUDDS, 1993), por lo que su utilización como base para la identificación de procesos de organización de comunidades es aún de dudoso valor (véase WIENS, 1989: 136). En este trabajo analizamos varias series de datos correspondientes a distintas comunidades de aves terrestres y acuáticas en diferentes condiciones ambientales, con el objeto de evaluar la influencia de la equitatividad y de la riqueza sobre la diversidad de especies.

## MATERIAL Y METODOS

### Áreas de estudio y métodos de muestreo

Los datos analizados en este trabajo corresponden a las comunidades de aves terrestres de la Reserva de Ñacuñán (Mendoza, Argentina) y de aves acuáticas de la Reserva Costanera Sur (Buenos Aires, Argentina).

La Reserva de Ñacuñán (34° 02' S, 67° 58' W) está ubicada en la parte central del desierto del Monte. La fisonomía típica de la región es la estepa arbustiva perennifolia de *Larrea spp.*, aunque la mayor parte de la Reserva está ocupada por un bosque abierto de algarrobo (*Prosopis flexuosa*), con alta cobertura de arbustos (*Larrea spp.*, *Capparis atamisquea*, *Condalia microphylla*) y herbáceas (principalmente gramíneas). El clima

es marcadamente estacional, con inviernos fríos y secos, y veranos calurosos y relativamente húmedos (véase MARONE, 1992). La Reserva Costanera Sur (34° 36' S, 58° 27' W), ubicada en la ciudad de Buenos Aires, es una superficie ganada al Río de la Plata ocupada en gran parte por lagunas y su vegetación asociada. Los niveles de agua de las lagunas dependen del régimen de precipitaciones y temperaturas, de manera que éstas sufren una reducción en la superficie anegada en los meses cálidos del verano y aumentan durante el invierno (FILIPELLO y LÓPEZ DE CASENAVE, 1993; LÓPEZ DE CASENAVE y FILIPELLO, 1995).

Las aves de Ñacuñán fueron muestreadas en las primaveras (octubre), veranos (diciembre-enero) e inviernos (junio-julio) de 1985 a 1988 en sitios de 4 ha (MARONE, 1992). En cada sitio realizamos transectos de banda (BURNHAM *et al.*, 1980) de 0,5 km de largo, que recorrimos varias veces ( $\bar{x} = 8$ ) durante cada ocasión de muestreo, después del amanecer (no más de 4 horas) y en las últimas 3 horas del día. En Costanera Sur las aves acuáticas (no Passeriformes) fueron muestreadas exhaustivamente durante un ciclo anual. Realizamos dos visitas por mes a la reserva desde noviembre de 1988 hasta octubre de 1989, registrando la abundancia de aves en 22 bandas de 50 m de ancho perpendiculares a la costa de las lagunas, entre las 07:00 y las 11:00 hs (LÓPEZ DE CASENAVE y FILIPELLO, 1995). Las listas de las aves presentes en cada área de estudio durante los muestreos pueden verse en el Apéndice.

### Diseño muestral

Para poner a prueba las predicciones de TRAMER (1969) se deben comparar las variaciones de la diversidad y sus componentes en situaciones de rigor ambiental contrastante. Si la hipótesis es válida, la diversidad debería estar controlada por la riqueza en situaciones favorables y por la equitatividad en las desfavorables. Para realizar estas comparaciones utilizamos cuatro conjuntos de datos:

a) En los primeros meses de 1986 un incendio afectó 45 ha en la Reserva de Ñacuñán. El fuego produjo una importante disminución en la disponibilidad de recursos y provocó una marcada simplificación estructural del hábitat (MARONE, 1990b). De esta manera, las áreas quemadas

constituirían un ambiente más riguroso para las aves que las no quemadas. Para este análisis comparamos los muestreos de la estación de cría (*i.e.*, primavera y verano) de 4 sitios sin disturbio (4 sitios  $\times$  2 estaciones  $\times$  4 años = 32 muestreos) con los de 2 sitios quemados (2 sitios  $\times$  2 estaciones  $\times$  3 años = 12 muestreos).

b) Según TRAMER (1969), las comunidades de aves durante la época invernal estarían bajo condiciones rigurosas y su diversidad sería entonces más dependiente de la equitatividad que durante la temporada de cría (véase también ROTENBERRY *et al.*, 1979). Analizamos las diferencias entre las comunidades invernales (estación no reproductiva) y las de primavera y verano (estación de cría) en Ñacuñán, comparando los muestreos de 4 sitios (en invierno: 4 sitios  $\times$  4 años = 16 muestreos; en primavera y verano: 2 estaciones  $\times$  4 sitios  $\times$  4 años = 32 muestreos).

c) En septiembre de 1987 comenzó un período de extrema sequía en Ñacuñán. Las dos estaciones de crecimiento posteriores fueron las más secas registradas hasta ese entonces (MARONE, 1992). Los efectos de esta sequía fueron marcadamente negativos para las poblaciones de aves granívoras de la Reserva, en especial durante la estación de crecimiento cuando la abundancia de semillas alcanza su nivel mínimo (MARONE, 1992). En este caso utilizamos la abundancia de los granívoros en primavera y verano, comparando los dos años anteriores a la sequía (1985 y 1986) con los años secos (1987 y 1988) en 4 sitios de la Reserva (4 sitios  $\times$  2 estaciones  $\times$  2 años = 16 muestreos en ambos casos).

d) Los valores de temperatura durante 1988-89 en la Reserva Costanera Sur fueron superiores al registro normal y las precipitaciones fueron muy escasas en el verano, acentuándose la dinámica característica de las lagunas y produciéndose una drástica desecación de las mismas durante la época estival (FILIPELLO y LÓPEZ DE CASENAVE, 1993). Esta situación provocó condiciones mucho más severas para las poblaciones y gremios de aves acuáticas de la Reserva que las correspondientes a la época con mayor disponibilidad de agua (LÓPEZ DE CASENAVE y FILIPELLO, 1995). Para este análisis comparamos los muestreos de la estación favorable del ciclo anual (invierno-primavera, 12 muestreos) con

los de la estación desfavorable (verano-otoño, 10 muestreos).

### Análisis de datos

En cada ocasión de muestreo calculamos la diversidad de especies mediante el complemento del Índice de Simpson:

$$\text{Diversidad} = 1 / (\sum p_i^2)$$

(HILL, 1973), donde  $p_i$  es la proporción de cada especie  $i$  en el total de individuos de la muestra. La riqueza es el número de especies presente en cada muestra, y la equitatividad fue calculada usando la corrección de MOLINARI (1989) del índice propuesto por ALATALO (1981):

$$\text{Equitatividad} = (\text{sen}^{-1} F_{21} / 90) F_{21}$$

cuando  $F_{21} > \sqrt{0,5}$ , y

$$\text{Equitatividad} = F_{21}^3$$

cuando  $F_{21} \leq \sqrt{0,5}$ ; donde

$$F_{21} = (1 / \sum p_i^2 - 1) / [\exp(-\sum p_i \ln p_i) - 1]$$

Este índice es el menos dependiente de problemas de muestreo al ser poco sensible a las especies raras e independiente de los valores de riqueza de la muestra (ALATALO, 1981; MOLINARI, 1989).

Evaluamos estadísticamente las diferencias en los valores de diversidad y sus componentes entre situaciones contrastantes mediante la prueba de  $F'$ , que no requiere homogeneidad de varianzas (SOKAL y ROHLF, 1981). Para analizar la contribución particular de la riqueza y la equitatividad a la variación de la diversidad realizamos análisis de correlación parcial (STEEL y TORRIE, 1985). Las correlaciones simples son inadecuadas ya que los cálculos de los índices son matemáticamente dependientes.

### RESULTADOS

La diversidad de la comunidad completa de Ñacuñán varió significativamente al comparar los sitios sin disturbio vs. los quemados y también la estación reproductiva vs. la invernal (Tabla I, a y b). La diversidad de granívoras en Ñacuñán y la de aves acuáticas en Costanera Sur, por el contrario, no variaron significativamente

como consecuencia de la escasez de agua (Tabla I, c y d). Esto se debió a las tendencias opuestas de sus componentes: en ambos casos la riqueza disminuyó y la equitatividad aumentó, compensando las variaciones en diversidad.

La riqueza fue el componente más afectado por las condiciones ambientales, ya que siempre fue menor cuando el rigor era mayor (Tabla I, sólo en el caso de los granívoros de Ñacuñán esta diferencia no fue significativa). Por otro lado, la equitatividad nunca difirió significativamente entre condiciones (Tabla I). Los ensambles estudiados no disminuyeron su equitatividad en situaciones de mayor severidad.

La riqueza y la equitatividad tuvieron un aporte igualmente significativo a los cambios temporales en la diversidad en Ñacuñán, independientemente de la rigurosidad de las condiciones (Tabla II, a y b). Por lo tanto, no se encontró un control diferencial de la diversidad, lo cual no apoya las predicciones de TRAMER (1969). Por otra parte, las variaciones en la diversidad de los granívoros y las aves acuáticas tuvieron un aporte diferencial

de cada componente, ya que la riqueza determinó los cambios en la diversidad en condiciones rigurosas (sequía y estación seca) y la equitatividad en condiciones favorables (años sin sequía y estación húmeda) (Tabla II, c y d). Estos resultados son opuestos a los predichos por TRAMER (1969).

**DISCUSION**

**Variaciones en la diversidad**

Las comunidades de aves estudiadas presentaron variaciones importantes en la diversidad y sus componentes al analizar situaciones ambientales contrastantes (Tabla I), pero el patrón más definido fue la constancia de los valores de equitatividad. Una predicción implícita en el razonamiento de TRAMER (1969) es que la equitatividad es mayor en los ambientes benignos que en los rigurosos, debido a que en aquellos la competencia por recursos limitantes debería minimizar las variaciones de abundancia (PULLIAM *et al.*, 1968; TRAMER, 1969; ROTENBERRY, 1978; pero véase COTGREAVE y HARVEY, 1994). Nuestros resultados no son consistentes con dicha predic-

TABLA I  
VALORES MEDIOS DE DIVERSIDAD, RIQUEZA Y EQUITATIVIDAD BAJO SITUACIONES AMBIENTALES CONTRASTANTES EN DISTINTAS COMUNIDADES DE AVES DE LAS RESERVAS DE ÑACUÑAN Y COSTANERA SUR

Condiciones	n	Diversidad	Riqueza	Equitatividad
<b>a. Ñacuñán</b>				
Sitios sin disturbio .....	32	6,87 **	16,44 **	0,33 ns
Sitios quemados .....	12	4,91	10,25	0,37
<b>b. Ñacuñán</b>				
Estación de cría .....	32	6,87 **	16,44 **	0,33 ns
Estación no reproductiva .....	16	3,07	7,13	0,34
<b>c. Ñacuñán</b>				
Años sin sequía .....	16	1,92 ns	4,63 ns	0,31 ns
Años con sequía .....	16	2,41	3,94	0,42
<b>d. Costanera Sur</b>				
Estación favorable .....	12	4,64 ns	20,92 *	0,24 ns
Estación desfavorable .....	10	4,00	12,00	0,32

\*: P>0,05, \*\*: P<0,01, ns: no significativo (prueba de t').

TABLA II

RELACIONES ENTRE LA DIVERSIDAD (DIV) Y SUS DOS COMPONENTES —RIQUEZA (RIQ) Y EQUITATIVIDAD (EQUIT)—, ESTIMADAS A PARTIR DE LOS COEFICIENTES DE DETERMINACION PARCIAL ( $R^2$ ) DE UN ANALISIS DE CORRELACION PARCIAL, BAJO SITUACIONES AMBIENTALES CONTRASTANTES EN DISTINTAS COMUNIDADES DE AVES DE LAS RESERVAS DE ÑACUÑÁN Y COSTANERA SUR

Condiciones	n	$R^2$	
		DIV VS RIQ	DIV VS EQUIT
<b>a. Ñacuñán</b>			
Sitios sin disturbio .....	32	0,81 **	0,79 **
Sitios quemados .....	12	0,87 **	0,92 **
<b>b. Ñacuñán</b>			
Estación de cría .....	32	0,81 **	0,79 **
Estación no reproductiva .....	16	0,75 **	0,70 **
<b>c. Ñacuñán</b>			
Años sin sequía .....	16	0,12 ns	0,39 *
Años con sequía .....	16	0,87 **	0,83 **
<b>d. Costanera Sur</b>			
Estación favorable .....	12	0,03 ns	0,52 *
Estación desfavorable .....	10	0,91 **	0,48 *

\*:  $P < 0,05$ , \*\*:  $P < 0,01$ , ns: no significativo.

ción (véase también AUSTIN y TOMOFF, 1978; BETHKE y NUDDS, 1993). Además, la constancia de esos valores no fue, como se verá más adelante, debida a la existencia de poblaciones numéricamente estables, ni siquiera en condiciones favorables. En Ñacuñán, por ejemplo, la invariabilidad de la equitatividad fue el resultado de la similitud de las distribuciones de abundancias relativas entre muestreos, aún cuando cada especie modificó su posición relativa en esa distribución de un muestreo al otro (MARONE, 1990a).

Los cambios en la riqueza de especies, en general, parecen responder a las condiciones ambientales. Esto sucede principalmente como consecuencia de las respuestas a nivel gremial. En Ñacuñán, gremios enteros estuvieron ausentes en las áreas incendiadas (MARONE, 1990b), mientras que otros evitaron períodos de escasez de alimentos (e.g., invierno, sequía) abandonando temporalmente la reserva (MARONE, 1992). En Costanera Sur también desaparecieron varios gremios cuando la superficie anegada de las lagunas disminuyó durante el verano (FILIPELLO y LÓPEZ DE CASNAVE, 1993; LÓPEZ DE CASNAVE y FILIPELLO, 1995).

### Efecto de los componentes sobre la diversidad

Nuestros resultados muestran que varias comunidades de aves terrestres y acuáticas confrontadas a situaciones de rigor ambiental contrastante no presentaron variaciones en la diversidad y sus componentes en el sentido predicho por TRAMER (1969). En algunos casos no existió control diferencial de la diversidad (Tabla II, a y b) y cuando lo hubo (Tabla II, c y d) las variaciones fueron opuestas a las esperadas.

En la Tabla III reunimos los resultados de varios estudios que permiten poner a prueba las predicciones de TRAMER (1969). Estos trabajos fueron realizados en numerosos ambientes, bajo distintas condiciones ambientales y a diferentes escalas espaciales y temporales. En general, los resultados son poco consistentes con la hipótesis. De esta manera, parece adecuado rechazar la generalidad del postulado según el cual la diversidad es controlada diferencialmente por sus componentes en condiciones de rigor ambiental contrastante.

También es cuestionable que el mero hallazgo de resultados que concuerden con las predicciones pueda atribuirse a los procesos invocados por

TABLA III

REVISIÓN DE ESTUDIOS PUBLICADOS SOBRE COMUNIDADES DE AVES EN LOS CUALES SE PUSIERON A PRUEBA (IMPLICITA O EXPLICITAMENTE) LAS PREDICCIONES DE TRAMER (1969). SE INDICAN EL AMBIENTE EN EL CUAL SE DESARROLLÓ EL TRABAJO, EL TIPO DE COMPARACIÓN REALIZADA Y SI LOS RESULTADOS SON O NO CONSISTENTES CON LA PREDICCIÓN *i* (DIVERSIDAD VARIANDO CON LA RIQUEZA EN CONDICIONES FAVORABLES) Y LA *ii* (DIVERSIDAD VARIANDO CON LA EQUITATIVIDAD EN CONDICIONES DESFAVORABLES)

Fuente	Ambientes	Comparación	<i>i</i>	<i>ii</i>	Observaciones
TRAMER 1969	Varios	Espacial	SI	-	Comunidades nidificantes en distintos ambientes.
KRICHER 1972	Arbustales y bosques de piedemonte	Espacial	SI	NO	Datos de primavera, verano e invierno en 3 estadios sucesionales.
KRICHER 1975	Bosques de piedemonte	Temporal	-	NO	Durante invierno.
AUSTIN y TOMOFF 1978	Varios	Espacial	-	NO	Comunidades invernales.
AUSTIN y TOMOFF 1978	Bosque montanos	Estacional	SI	NO	Datos de primavera, verano, otoño e invierno en cuatro comunidades vegetales.
ROTEBERRY 1978	Bosques y estepas arbustivas	Espacial	-	SI	A lo largo de un gradiente de variabilidad climática.
ROTEBERRY <i>et al.</i> 1979	Ambientes riparios	Estacional	SI	SI	Invierno y primavera.
WIENS y ROTEBERRY 1980 y WIENS 1981	Estepas arbustivas	Espacial	NO	-	Comunidades nidificantes a escala regional.
WIENS y ROTEBERRY 1980 y WIENS 1981	Estepas arbustivas	Espacial	SI	-	Comunidades nidificantes a escala sub-regional.
WIENS y ROTEBERRY 1980 y WIENS 1981	Estepas arbustivas	Temporal entre sitios	NO	-	Comunidades nidificantes a escala local.
YAHNER 1981 y YAHNER 1983	Arboledas en agroecosistemas	Estacional	NO	SI	Invierno, primavera y verano, datos de 1978/79.
YAHNER 1981 y YAHNER 1983	Arboledas en agroecosistemas	Estacional	NO	NO	Invierno, primavera y verano, datos de 1979/80.
NUDDS 1983	Humedades en parques y praderas	Temporal entre sitios	NO	NO	Gremio de patos buceadores.
NUDDS 1983	Humedades en parques y praderas	Temporal entre sitios	NO	SI	Gremio de patos de superficie.
BETHKE y NUDDS 1993	Humedades en parques, praderas y bosques	Espacial	-	NO	A lo largo de un gradiente de variabilidad ambiental.
BETHKE y NUDDS 1993	Humedades en parques, praderas y bosques	Temporal entre sitios	SI	NO	-
Este estudio	Bosque abierto y estepa arbustiva	Temporal entre sitios	NO	NO	Sitios quemados versus sitios sin disturbio.
Este estudio	Bosque abierto y estepa arbustiva	Estacional	NO	NO	Invierno, primavera y verano.
Este estudio	Bosque abierto y estepa arbustiva	Temporal	NO	NO	Granívoros, años con sequía vs años sin sequía.
Este estudio	Humedales	Estacional	NO	NO	Estación favorable vs estación desfavorable.

TRAMER (1969) y ROTENBERRY *et al.* (1979). Es arriesgado deducir los mecanismos involucrados a partir de la descripción de los patrones observados sin la consideración de explicaciones alternativas (WIENS, 1989). BETHKE y NUDDS (1993) encontraron que parte de sus datos se ajustaban a las predicciones, pero las variaciones en la diversidad estaban más relacionadas con fenómenos de nomadismo que con el resultado de interacciones competitivas en ambientes benignos. En situaciones favorables, nosotros encontramos marcadas variaciones en las abundancias de las especies (MARONE, 1992; LÓPEZ DE CASENAVE y FILIPELLO, 1995) que no coinciden con un escenario de estabilidad poblacional en ambientes saturados y con competencia por recursos limitantes como el propuesto. Estas variaciones provocaron que la diversidad de granívoros y de aves acuáticas estuvieran determinadas por la equitatividad y no por la riqueza en las situaciones favorables. En condiciones rigurosas, por el contrario, los flujos periódicos de recursos podrían provocar no solo variaciones de abundancia sino también adición y pérdida de especies en una comunidad y la diversidad podría variar más con la riqueza que con la equitatividad (NUDDS, 1983). Las áreas quemadas de Ñacuñán, por ejemplo, tuvieron importantes diferencias interanuales en la cobertura de hierbas y gramíneas, y estos cambios provocaron el ingreso y abandono del hábitat quemado por especies que usaron esos recursos de manera oportunista (MARONE, 1990b). Algo similar sucedió con los granívoros a media que las condiciones se modificaban durante los dos años de sequía (MARONE, 1992). En Costanera Sur, el efecto sinérgico del rigor ambiental sobre los recursos y las poblaciones provocó una disminución muy marcada en el número de especies a medida que la situación se hacía más extrema

durante la estación desfavorable (*i.e.*, a medida que las lagunas se iban secando) (LÓPEZ DE CASENAVE y FILIPELLO, 1995). Un efecto similar ha sido observado por KRICHER (1975).

Los resultados de este trabajo y de los estudios anteriores (revisados en la Tabla III) demuestran que la diversidad de las comunidades y sus componentes (riqueza y equitatividad) tienen variaciones que difieren de acuerdo al tipo de sistema, al grado de variabilidad ambiental del mismo y a la escala (temporal, espacial) del análisis. Uno de los principales problemas de los estudios de diversidad es que en ellos se intenta simplificar extraordinariamente a los sistemas, a punto tal que el modelo puede tener poca relevancia para el mundo real (véase HURLBERT, 1971). Los índices comunitarios, en particular, han sido ampliamente usados con la esperanza de que representen propiedades emergentes capaces de desentrañar características ecológico-evolutivas de las comunidades. No obstante, nosotros concluimos que las predicciones de TRAMER (1969) no se cumplen consistentemente en comunidades de aves, y por lo tanto no pueden ser generalizadas. Además, desestimamos que los patrones predichos indiquen de manera inequívoca los mecanismos que los generan y, por lo tanto, consideramos que el modelo propuesto por TRAMER (1969) y ROTENBERRY *et al.* (1979) no es adecuado para identificar procesos de organización comunitaria.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a V. Cueto y a J. P. Pelotto por sus comentarios sobre el manuscrito y a A. Filipello, M. T. Belluscio y A. Ribichich por su colaboración durante el trabajo de campo y el análisis de datos.

## SUMMARY

In this paper we tested Tramer's Hypothesis about the effect of both richness and evenness upon diversity in avian assemblages facing contrasting environmental conditions. The predictions of the hypothesis are: *i*) diversity varies with changes in richness in benign environments, and *ii*) diversity variations are determined by changes in evenness under rigorous conditions. We analyzed four data

sets corresponding to assemblages of terrestrial (Ñacuñán, Mendoza, Argentina) and aquatic (Costanera Sur, Buenos Aires, Argentina) birds in different environmental conditions. There were no differential control of diversity in two cases, whereas observed variations in the other two cases were opposite to predicted ones. Moreover, we reviewed some published studies whose results also showed little consistency with the hypothesis. Both the diversity of biological communities and its components vary according to the type of system, environmental fluctuations, and scale of analysis. We conclude that Tramer's predictions are not generalized in avian assemblages, and we consider that they do not constitute an adequate model to identify processes responsible for organizing bird communities.

## APENDICE

Lista de las especies de aves registradas en los muestreos en cada área de estudio.

Costanera Sur (aves ligadas a los cuerpos de agua, se excluyen Passeriformes): *Podiceps rolland*, *Podilymbus podiceps*, *Podiceps major*, *Phalacrocorax olivaceus*, *Ardea cocoi*, *Syrigma sibilatrix*, *Egretta alba*, *Egretta thula*, *Bubulcus ibis*, *Butorides striatus*, *Nycticorax nycticorax*, *Myrteria americana*, *Ciconia maguari*, *Phimosus infuscatus*, *Plegadis chihi*, *Platalea ajaja*, *Phoenicopterus chilensis*, *Chauna torquata*, *Coscoroba coscoroba*, *Cygnus melanocoryphus*, *Anas georgica*, *Anas flavirostris*, *Anas platalea*, *Anas cyanoptera*, *Anas versicolor*, *Dendrocygna bicolor*, *Dendrocygna viduata*, *Netta peposaca*, *Heteronetta atricapilla*, *Oxyura vittata*, *Aramus guarauna*, *Rallus sanguinolentus*, *Laterallus melanophaius*, *Fulica armillata*, *Fulica leucoptera*, *Fulica rufifrons*, *Gallinula chloropus*, *Porphyriops melanops*, *Jacana jacana*, *Himantopus melanurus*, *Vanellus chilensis*, *Charadrius collaris*, *Tringa melanolenca*, *Tringa flavipes*, *Calidris spp.*, *Gallinago gallinago*, *Larus dominicanus*, *Larus maculipennis*, *Larus cirrhocephalus*, *Sterna trudeaui*, *Rynchops nigra*.

Ñacuñán (los asteriscos señalan a las especies granívoras, véase MARONE, 1992): *Eudromia elegans* (\*), *Nothura maculosa* (\*), *Geranoetus melanoleucus*, *Milvago chimango*, *Spiziapteryx circumcinctus*, *Zenaidura macroura* (\*), *Columba maculosa* (\*), *Cyanoliseus patagonus*, *Coccyzus cinereus*, *Athene cunicularia*, *Colaptes melanolaemus*, *Drymornis bridgesii*, *Upucerthia certhioides*, *Leptasthenura platensis*, *Craniolaema pyrrhoptera*, *Synallaxis albescens*, *Asthenes baeri*, *Pseudoseisura lophotes*, *Rhinocrypta lanceolata*, *Xolmis coronata*, *Tyrannus savana*, *Empidonomus aurantioatrocristatus*, *Pyrocephalus rubinus*, *Elaenia albiceps*, *Serpophaga munda*, *Stigmatura budytoides*, *Agriornis murina*, *Myiarchus tyrannulus*, *Troglodytes aedon*, *Mimus triurus*, *Phytotoma rutila*, *Saltator aurantirostris*, *Phrygilus carbonarius* (\*), *Sicalis flaveola* (\*), *Diuca diuca* (\*), *Zonotrichia capensis* (\*), *Poospiza torquata*, *Poospiza ornata* (\*), *Saltatricula multicolor*, *Molothrus bonariensis*.

## BIBLIOGRAFIA

- ALATALO R. V. 1981: «Problems in the measurement of evenness in ecology». *Oikos*, 37: 199-204.
- AUSTIN G. T. & TOMOFF C. S. 1978: «Relative abundance in bird populations». *American Naturalist*, 112: 695-699.
- BETHKE R. W. & NUDDS T. D. 1993: «Variation in the diversity of ducks along a gradient of environmental variability». *Oecologia*, 93: 242-250.
- BURNHAM K. P., ANDERSON D. R. & LAAKE J. L. 1980: «Estimation of density from line transect sampling of biological populations». *Wildlife Monographs*, 72: 1-202.
- CODY M. L. & DIAMOND J. M. 1975: *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge.
- COTGREAVE P. & HARVEY P. H. 1994: «Evenness of abundance in bird communities». *Journal of Animal Ecology*, 63: 365-374.
- FILIPPELO A. M. y LÓPEZ DE CASENAVE J. 1993: «Variación estacional de la comunidad de aves acuáticas de la Reserva Costanera Sur». *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales «B. Rivadavia» (Ecología)*, 4: 1-15.
- GRANT P. R. 1986: «Interspecific competition in fluctuating environments». In: *Community ecology*. DIAMOND J. y CASE T. J. (eds). pp. 173-191. Harper y Row Pub., New York.



- HILL M. O. 1973: «Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences». *Ecology*, 54: 427-432.
- HURLBERT S. H. 1971: «The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters». *Ecology*, 52: 577-586.
- KRICHER J. C. 1972: «Bird species diversity: the effect of species richness and equitability on the diversity index». *Ecology*, 53: 278-282.
- KRICHER J. C. 1975: «Diversity in two wintering bird communities: possible weather effects». *Auk*, 92: 766-777.
- LÓPEZ DE CASENAVE J. y FILIPELLO A. M. 1995: «Las aves acuáticas de la Reserva Costanera Sur: cambios estacionales en la composición específica y en la abundancia de poblaciones y gremios». *Hornero*, 14: 9-14.
- MAGURRAN A. E. 1988: *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- MARONE L. 1990a: *Ensamblajes de aves en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán: patrones y procesos de organización espacio-temporal*. Tesis doctoral. Universidad Nacional de San Luis, San Luis, Argentina.
- MARONE L. 1990b: «Modifications of local and regional bird diversity after a fire in the Monte desert, Argentina». *Revista Chilena de Historia Natural*, 63: 187-195.
- MARONE L. 1992: «Seasonal and year-to-year fluctuations of bird populations and guilds in the Monte desert, Argentina». *Journal of Field Ornithology*, 63: 294-308.
- MOLINARI J. 1989: «A calibrated index for the measurement of evenness». *Oikos*, 56: 319-326.
- NUDDS T. D. 1983: «Variation in richness, evenness, and diversity in diving and dabbling duck guilds in prairie pothole habitats». *Canadian Journal of Zoology*, 61: 1547-1550.
- PULLIAM H. R., ODUM E. P. & BARRETT G. W. 1968: «Equitability and resource limitation». *Ecology*, 49: 772-774.
- RICKLEFS R. E. & SCHLUTER D. 1993: *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- ROTEBERRY J. T. 1978: «Components of avian diversity along a multifactorial climatic gradient». *Ecology*, 59: 693-699.
- ROTEBERRY J. T., FITZNER R. E. & RICKARD W. 1979: «Seasonal variation in avian community structure: differences in mechanisms regulating diversity». *Auk*, 96: 499-505.
- SCHOENER T. W. 1982: «The controversy over interspecific competition». *American Scientist*, 70: 586-595.
- SOKAL R. R. & ROHLF F. J. 1981: *Biometry*. Second Edition. W. H. Freeman, San Francisco.
- STEEL R. y TORRIE J. 1985: *Bioestadística: principios y procedimientos*. Second Edition. Mc Graw-Hill Latinoamericana, Bogotá.
- TRAMER E. J. 1969: «Bird species diversity: components of Shannon's formula». *Ecology*, 50: 927-929.
- WIENS J. A. 1977: «On competition and variable environments». *American Scientist*, 65: 590-597.
- WIENS J. A. 1981: «Scale problems in avian censusing». *Studies in Avian Biology*, 6: 513-521.
- WIENS J. A. 1984: «On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes». In: *Ecological communities. Conceptual issues and the evidence*. STRONG D. R., SIMBERLOFF D., ABELE L. G. & THISTLE A. B. (eds.). pp. 439-457. Princeton University Press, Princeton.
- WIENS J. A. 1989: *The ecology of bird communities. Volume 1. Foundations and patterns*. Cambridge University Press, Cambridge.
- WIENS J. A. & ROTEBERRY J. T. 1980: «Bird community structure in cold shrub deserts: competition or chaos?». In: *Acta XVII Congressus Internationalis Ornithologici*. NOHRING R. (ed.). pp. 1063-1070. Berlín.
- YAHNER R. H. 1981: «Avian winter abundance patterns in farmstead shelterbelts: weather and temporal effects». *Journal of Field Ornithology*, 52: 50-56.
- YAHNER R. H. 1983: «Seasonal dynamics, habitat relationships, and management of avifauna in farmstead shelterbelts». *Journal of Wildlife Management*, 47: 85-10.