

UCH-FC
MAB-B
2864
C.2

VARIACION ESTACIONAL EN EL USO DE LOS RECURSOS
ALIMENTICIOS POR ALGUNOS COMPONENTES DE UNA TAXOCENOSIS DE
AVES PASERIFORMES EN QUEBRADA DE LA PLATA. CHILE CENTRAL

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Zoología

Facultad de Ciencias

por

María Victoria López Calleja

Enero, 1990

Tutor: Doctor José Valencia Díaz



Facultad de Ciencias
Universidad de Chile

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por el candidato

María Victoria López Calleja

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de tesis para el grado de Magister en Ciencias con mención en Zoología.

Tutor de Tesis:

Dr. José Valencia Díaz _____

Comisión Informante de Tesis:

Dr. Nelson Díaz _____

Dr. Fabian Jaksic _____

Dr. Javier Simonetti _____



DEDICATORIA

A Carmen, por su permanente ayuda y estímulo para continuar mi crecimiento personal y profesional.



AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mis sinceros agradecimientos a:

Mi tutor, Dr. José Valencia, por sus consejos y colaboración en la realización de esta tesis,

Ines Navarrete por su desinteresada ayuda en el trabajo de laboratorio.

Teresa Agüero, Audrey Grez, Cristina Klesse, Javiera Meza y Carlos Muza por su ayuda en el trabajo de terreno; y en forma especial, a Susana Maldonado, sin la cual este trabajo no se hubiera podido realizar.

Mis padres y hermanos por su apoyo y amor incondicional.

Mis amigos de los buenos y malos momentos: Alvaro, Cristian, Gustavo, Keny, Meche, Paulina, Susana y Yerko por ayudarme cuando más lo necesite; y en especial a Teresa y Leonardo por acogerme en su hogar.



INDICE

Indice.....	iv
Lista de Tablas.....	vi
Lista de Figuras.....	ix
Resumen.....	x
CAPITULO I: INTRODUCCION	1
CAPITULO II: MATERIALES Y METODOS	
II.I Area de estudio	8
II.II Métodos	10
II.II.1 Obtención de la información	10
II.II.2 Análisis de los datos	12
CAPITULO III: RESULTADOS	
III.I Abundancia y riqueza de aves paseriformes en el área de estudio	18
III.II Recursos	25
III.II.1 Semillas	25
III.II.2 Insectos	34
III.III Estudio de las dietas de las paseriformes....	40
III.III.1 Caracterización de las especies estudiadas.	40
III.III.2 Caracterización cuantitativa de las categorías tróficas.	46
III.III.3 Parámetros tróficos.	63
III.IV Correlaciones	68
CAPITULO IV: DISCUSION	
IV.I Fluctuaciones de riqueza y diversidad de las especies paseriformes de la quebrada de La Plata. ...	77
IV.II Respuestas tróficas	82
IV.II.1 Efectos del aumento en riqueza y densidad de aves	83

IV.II.2 Efectos de las fluctuaciones de los recursos tróficos sobre las aves residentes dominantes.	85
IV.III Estructura de comunidades	87

CAPITULO V: CONCLUSIONES

V.I Taxocenosis de aves passeriformes	92
V.II Variación anual de los recursos tróficos	93
V.III Uso de los recursos tróficos	94
V.IV Respuesta trófica de las aves	95

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.	98
----------------------------------	----

Anexos

Anexo I: Demandas de energia y alimento.	106
Anexo II: Predadores potenciales.	109
Anexo III: Competidores potenciales.	111

Apéndices

Apéndice I: Lista sistemática de las aves observadas en quebrada de La Plata.	113
Apéndice II: Lista sistemática de especies vegetales presentes en las muestras de semillas del área de estudio.	115

LISTA DE TABLAS

· Tabla 1 : Lista sistemática de las aves paseriformes de la quebrada de La Plata.	19
· Tabla 2 : Variación mensual de la riqueza, densidad, diversidad y homogeneidad de las aves paseriformes en quebrada de La Plata.	21
Tabla 3 : Variación mensual de la abundancia relativa (%) de cada especie de ave paseriforme de quebrada de La Plata.	23
· Tabla 4 : Matriz del grado de significación de las variaciones de diversidad del conjunto de paseriformes.	24
· Tabla 5 : Densidad y error estándar del promedio de semillas utilizadas.	31
· Tabla 6 : Variación mensual de la diversidad y riqueza de especies de semillas utilizadas.	33
Tabla 7 : Variación estacional de la densidad, peso seco, diversidad y riqueza de insectos del follaje. .	35
Tabla 8 : Variación estacional de la densidad y abundancia relativa (%) de cada orden de insectos de follaje utilizados.	35
Tabla 9 : Variación estacional de densidad, peso seco, diversidad y riqueza de los insectos de suelo..	37
Tabla 10 : Variación estacional de la densidad y abundancia relativa (%) de cada orden de insectos de suelo utilizado.	39
Tabla 11 : Especies capturadas para análisis de dieta.	41
Tabla 12 : Dieta invernal de <u>Sicalis luteola</u> , <u>Phrygilus fruticeti</u> , <u>Phrygilus gavi</u> y <u>Phrygilus alaudinus</u>	47
Tabla 13 : Dieta estacional de <u>Diuca diuca</u>	48
Tabla 14 : Dieta estacional de <u>Zonotrichia capensis</u> ..	49

Tabla 15 : Peso seco y porcentaje (%) de alimento y gastrolitos presentes en los estómagos de las especies estudiadas.	50
Tabla 16 : Invierno: Matriz de sobreposición trófica de las especies granívoras.	52
Tabla 17 : Residentes granívoras: Matriz de sobreposición trófica estacional de <u>Zonotrichia capensis</u> y <u>Diuca diuca</u>	53
Tabla 18 : Dieta estacional de <u>Troglodites aedon</u>	55
Tabla 19 : Dieta estacional de <u>Anairetes parulus</u>	56
Tabla 20 : Dieta estacional de <u>Leptasthenura aegithaloides</u>	57
Tabla 21 : Dieta de <u>Elaenia albiceps</u> y <u>Colorhamphus parvirostris</u>	58
Tabla 22 : Primavera: Matriz de sobreposición trófica de las especies insectívoras.	60
Tabla 23 : Invierno: Matriz de sobreposición trófica de las especies insectívoras.	60
Tabla 24 : Dieta estacional de <u>Thripophaea humicola</u> . ..	62
Tabla 25 : Promedio de presas por estómago en las especies estudiadas.	64
Tabla 26 : Amplitud de nicho estandarizada de las residentes estudiadas.	67
Tabla 27 : Variación mensual en riqueza, abundancia relativa y diversidad de las passeriformes.	69
Tabla 28 : Correlación entre abundancia y diversidad de las passeriformes y los recursos tróficos utilizados.	70
Tabla 29 : Correlación entre variación estacional de la amplitud del nicho trófico de <u>Zonotrichia capensis</u> y <u>Diuca diuca</u> con la riqueza y abundancia de las aves granívoras visitantes.	74
Tabla 30 : Correlación entre variación estacional de la amplitud de nicho de las granívoras e insectívoras residentes.	76

Tabla 31 : Predadores potenciales de aves
paseriformes.:110

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 : Número de semillas disponibles y utilizadas por las aves paseriformes de quebrada de La Plata. 27
- Figura 2 : Variación mensual del porcentaje de densidad de semillas utilizadas. 29
- Figura 3 : Variación mensual del número promedio de semillas utilizadas en áreas con y sin cobertura arbustiva. 30
- Figura 4 : Abundancia relativa (%) de materia animal y vegetal presente en la dieta de las especies estudiadas. 42
- Figura 5 : Variación estacional de las curvas de saturación de la diversidad trófica acumulativa de Zonotrichia capensis. 44
- Figura 6 : Curvas de saturación de la diversidad acumulativa trófica para granívoras e insectívoras... 45
- Figura 7 : Promedio de presas consumidas por estómago en relación al peso corporal para las 12 aves en estudio. 65
- Figura 8 : Variación mensual en la abundancia y diversidad de las aves granívoras y semillas en el área de estudio. 71
- Figura 9 : Variación mensual en la abundancia y diversidad de las aves insectívoras y estacional de los insectos de suelo y de follaje. 73
- Figura 10 : Variación mensual de la precipitación (mm) y temperatura máxima y mínima ($^{\circ}\text{C}$) durante 1986 y 1987 en quebrada de La Plata. 80

RESUMEN

El conocimiento de los factores que modulan las fluctuaciones numéricas de las comunidades y la comprensión de cómo estas se estructuran, ha estimulado permanentemente el trabajo científico empírico y teórico. Así, surgen las ideas explicativas para estos patrones y procesos. El estudio de los modelos y el análisis de las teorías permiten progresar en la comprensión de la estructura y funcionamiento de las comunidades. En los modelos deterministas se postula que las comunidades están en equilibrio con sus recursos, especialmente los tróficos, y acopladas a las fluctuaciones de éstos; y donde las interacciones entre los organismos están reguladas por la competencia. Una postura opuesta se ha desarrollado últimamente, que plantea que no existe equilibrio, ni competencia, ni acoplamientos entre organismos y recursos.

El objetivo de esta tesis fue, utilizando una taxocenosis de aves passeriformes, analizar algunos aspectos de estas proposiciones teóricas en dos niveles: el general, relacionado con el acoplamiento entre fluctuaciones de recursos y los organismos consumidores; y para las especies, los efectos sobre las conductas tróficas de los cambios en densidad de los recursos

disponibles utilizados y de la variaciones numéricas de los miembros de la taxocenosis. En el trabajo empírico evaluamos las variaciones anuales de los componentes de la taxocenosis de aves paseriformes, y también de los recursos utilizados por ellos, integrando al estudio las preferencias tróficas de los principales componentes de la taxocenosis. Este estudio se realizó durante 1987 en quebrada de La Plata, Chile central.

Las variaciones en riqueza de especies están moduladas por las fluctuaciones de las especies visitantes. Las variaciones de estas especies se asocian con las fluctuaciones climáticas anuales de la región mediterránea semiárida y están relacionadas con los rangos de tolerancia fisiológica de cada especie y las características de los diferentes hábitats.

La densidad de aves se mantiene estable durante todo el año, con un promedio de 20 ind./há, sólo en septiembre la densidad aumenta de manera importante: este patrón refleja las características de la dinámica poblacional y del ciclo biológico de las especies residentes.

Los recursos tróficos no son limitantes numérica o energéticamente para las aves. La presión de consumo que ejercen sobre los recursos es limitada, utilizando entre un 1 a 3% del recurso disponible. Estudios que evalúan los recursos utilizados por las aves coinciden en probar la

baja capacidad extractiva que ejercen estos consumidores.

Las variaciones de la taxocenosis, en densidad y riqueza de especies, no se correlacionan con las variaciones de los recursos tróficos utilizados por estas aves.

Las estrategias de alimentación que caracterizan a cada especie pueden cambiar estacional y anualmente; moduladas por sus preferencias tróficas, demandas alimenticias y la variación en la disponibilidad de los recursos utilizados.

Los resultados del análisis de las dietas no se ajustan a los supuestos deterministas sobre el efecto del aumento de especies, potencialmente competidoras, sobre la amplitud de la dieta de las residentes granívoras de quebrada de La Plata. No se encontró, tampoco, un patrón regular de cambio entre las fluctuaciones de los recursos y los cambios en las preferencias tróficas. Algunas especies son oportunistas y otras especialistas. Esta plasticidad espacio-temporal de las especies contradice las consecuencias de los supuestos deterministas.

Los supuestos deterministas no son factores de modulación de los cambios de la taxocenosis de aves passeriformes de quebrada de La Plata, el alimento no es limitante para estas especies y la competencia no tiene un rol estructurador de la taxocenosis.

CAPITULO I

INTRODUCCION

En los últimos 20 años, muchos estudios ecológicos de aves se han dirigido a dilucidar cuáles son los factores que afectan las fluctuaciones en diversidad y abundancia de los componentes de las comunidades. (e.g. MacArthur 1972, Schoener 1974, Wiens 1983a).

Existen dos tendencias opuestas que buscan explicar los diferentes patrones y procesos que podrían estructurar las comunidades: determinista (e.g. MacArthur 1972, Pianka 1972, Cody 1974, Schoener 1974) y no-determinista (e.g. Rotenberry 1980a, Wiens 1977a, 1983a,b).

La visión determinista se fundamenta en el principio de la competencia de los organismos por los recursos (MacArthur 1972; Cody 1974, 1981; Schoener 1974; Pianka 1974), siendo el recurso trófico uno de los factores importantes que afectan la estructura de las comunidades (Pianka 1972; Cody 1974; Schoener 1974; Wiens 1984). En ambientes fluctuantes, los cambios numéricos de los miembros de la comunidad se explicarían por las variaciones en las cantidades de los recursos (Cody 1981). La distribución y composición de la comunidad debería cambiar de manera consistente y relacionada con

los cambios de la estructura del hábitat y sus recursos (Cody 1981). Las poblaciones tendrían un comportamiento denso-dependiente, formando sistemas que se encuentran en equilibrio o cercano a él (ver Wiens 1984).

Como reacción a tales proposiciones teóricas se ha desarrollado una visión paralela, donde la competencia no ejercería el rol estructurador de las comunidades. Habría un gradiente de respuestas posibles frente a cambios bióticos y abióticos, sin existir patrones claros de asociación entre las fluctuaciones de recursos y la comunidad (Wiens 1977a, para revisión Wiens 1984).

Sin embargo, la base empírica de ambas escuelas se ha basado en patrones ecomorfológicos, relaciones de nicho y ocupación del hábitat (MacArthur 1972, Hespeneide 1973, Cody 1974, Schöener 1974, Diamond 1975, Wiens & Rotenberry 1981 entre otros).

Trabajos realizados en los ambientes áridos y semiáridos de Norte América, muestran que existe una alta correlación entre las fluctuaciones anuales de pluviosidad, aumento de semillas disponibles y densidad de fringílidos (Dunning & Brown 1982, Smith 1982). Capurro y Bucher (1982) obtuvieron resultados similares para aves argentinas y Catteral et al. (1982) para aves insectívoras y frugívoras de Inglaterra. Otros autores no encuentran

estas relaciones (Pulliam & Parker 1979, Jarvinen 1980, Rotenberry & Wiens 1980, Wiens 1983a,b).

Frente a todos estos resultados, Cody (1981) plantea que la mayoría de los estudios han sido negligentes al medir sólo la utilización de los recursos por las especies, sin estimar la disponibilidad de éstos. Wiens (1983a, 1984) concluye que es deseable obtener más información sobre las modalidades de uso de los recursos de las aves y los cambios de productividad en el hábitat, porque son escasos los trabajos que analizan este problema.

Los estudios de dieta de algunas de las especies passeriformes más comunes en la zona mediterránea semiárida son descriptivos (López et al. 1986). No se ha intentado relacionarlos con las variaciones en la disponibilidad de los recursos y las fluctuaciones anuales de estas taxocenosis.

Los estudios de abundancia de insectos (Atkings 1977, Saiz 1977; Fuentes et al. 1981; A.A. Grez com per 1988) y semillas (Montenegro et al. 1978; Fuentes et al. 1981), realizados en otras áreas mediterráneas, destacan la variación anual en la disponibilidad de semillas e insectos. Estos son los recursos tróficos de las aves passeriformes del matorral.

Objetivos

El objetivo general de esta tesis es analizar simultáneamente la estructura y dinámica estacional de una taxocenosis de aves paseriformes del matorral centro-chileno y las relaciones con los cambios de la disponibilidad de sus recursos alimentarios.

Objetivos específicos

-Identificar las especies que componen la taxocenosis de aves del área de estudio.

-Estimar mensualmente la riqueza, abundancia relativa y diversidad del conjunto de aves del área de estudio.

-Caracterizar cuantitativamente la dieta de las aves paseriformes residentes y visitantes más abundantes del área.

-Determinar mensualmente la abundancia y diversidad de semillas en áreas con y sin cobertura vegetal.

-Determinar estacionalmente la abundancia y diversidad de insectos de follaje y suelo.

Hipótesis

Una de las predicciones de la teoría de comunidades es que existe correlación positiva entre la riqueza y abundancia de especies consumidoras coexistentes y la diversidad y abundancia de los recursos (Schoener 1965, Emlen 1966, MacArthur & Pianka 1966, MacArthur & Levins 1967, MacArthur 1972). Considerando la posibilidad que

exista variación estacional en la disponibilidad de semillas e insectos presentes en el área de estudio, se puso a prueba la siguiente hipótesis:

H₀₁: Las variaciones estacionales en la composición de la taxocenosis de aves del área de estudio (estimadas como abundancia y diversidad) y de los recursos tróficos disponibles (estimados como abundancia y diversidad) tienen comportamiento independiente.

H₁₁: Las variaciones estacionales, en abundancia y diversidad, de la taxocenosis de aves del área de estudio están correlacionadas positivamente con las variaciones estacionales de los recursos tróficos disponibles.

En la teoría del nicho (Hutchinson 1957, Pianka 1972, 1982, Hurlbert 1981 para revisión) se plantean explicaciones de cómo las especies pueden coexistir en una misma localidad haciendo uso diferencial de los recursos. Se ha postulado que en comunidades poco diversas sometidas a fluctuación ambiental, la separación del nicho debería aumentar junto con el número de especies (May & MacArthur 1972, Pianka 1974). En el área de estudio existe aumento en la riqueza específica de aves granívoras durante el invierno (Egli 1986), lo que permitirá someter a prueba esta hipótesis.

H₀₂: El aumento en riqueza y abundancia de especies

granívoras en el área de estudio no afecta significativamente la separación en el nicho trófico de las especies residentes

H₁₂: El aumento en riqueza y abundancia de especies granívoras en el área de estudio afecta significativamente la separación en el nicho trófico de las especies residentes.

Las teorías del nicho y del forrajeo óptimo (Emlen 1966, MacArthur & Pianka 1966, Charnov 1976a,b) están relacionadas. En la primera, la coexistencia de las especies se explica por la utilización diferencial de los recursos, y en la segunda el factor de optimización en la obtención de energía es un modulador de las conductas selectivas de los organismos. Una de las predicciones de la teoría del forrajeo óptimo es que: "...La amplitud de nicho aumenta a medida que la disponibilidad de los recursos disminuye (Pianka 1982:242), de modo que las comunidades se estructurarían por competencia en condiciones de recursos tróficos limitados. También se sostiene que la competencia por el recurso puede afectar al nicho, tanto expandiendo como contrayendo sus límites (Pianka 1982,pág.241; Pulliam 1986). Otros autores plantean que estas variables son independientes, porque la cantidad de recurso disponible es tal que no afectaría de ningún modo al nicho de las especies coexistentes (e.g.

Rotenberry 1980b, Wiens 1983b). Estos argumentos no se basan en información de disponibilidad del recurso trófico, lo cual hace muy interesante contrastar estas posiciones.

H₀₃: La variación en la disponibilidad de los recursos alimentarios y la amplitud del nicho trófico de las aves residentes se comportan como variables independientes.

H₁₃: Existe correlación significativa entre variaciones en la amplitud del nicho de las aves residentes y variaciones en la cantidad de recursos alimentarios disponibles en el área.

CAPITULO II

MATERIALES Y METODOS

II.I AREA DE ESTUDIO.

Ubicación geográfica: El estudio se realizó en quebrada de La Plata, 30 km al oeste de Santiago en la cordillera de la Costa ($33^{\circ} 30'S, 70^{\circ} 54'W$). Pertenece a la Facultad de Agronomía de la Universidad de Chile.

Clima: Bioclimáticamente corresponde a la región mediterránea semiárida (di Castri 1968), caracterizada por siete meses secos (octubre-abril), y cinco meses húmedos (mayo-septiembre). En esta región los cursos de agua están regulados por las precipitaciones; el agua de las lluvias se acumula en las zonas altas y centrales de las quebradas (di Castri & Hajek 1976). Los rangos de temperatura varían entre 18° a $25^{\circ}C$ (máxima) y 7° a $11^{\circ}C$ (mínima), con una precipitación anual muy variable, de 300 a 900 mm. Los datos de temperatura y pluviosidad registrados en la estación meteorológica de Sécano (Oyanedel 1986), ubicada a 1 km de la quebrada, corresponden a lo esperado para esta región.

Vegetación: El área es una zona de matorrales arbórescentes esclerófilos y xerófilos (Schlegel 1963, Etienne & Contreras 1981). En las laderas de exposición

norte dominan los arbustos, plantas suculentas y xerófilas, como espino (Acacia caven), puya (Puya berteroniana) y cactus (Trichocereus chilensis). Las laderas de exposición sur tienen arbustos esclerófilos con mayor cobertura que las laderas norte, como tevo (Trevoa trinervis) y litre (Lithraea caustica), con ejemplares arbóreos poco frecuentes. La sección central, ubicada en zonas bajas cercanas a cursos de agua, tiene especies siempreverdes del bosque esclerófilo, como peumo (Cryptocaria alba), maitén (Maytenus boaria), arrayán blanco (Luma chequen), maqui (Aristotelia chilensis) y ñipa (Escallonia illinita), además de las especies presentes en la zona de exposición sur (Schlegel 1963).

El área de estudio tiene agrupaciones arborescentes que corresponden a un espinal bajo típico de A caven, modificado por su uso como zona de cultivo en el pasado, y con agrupaciones arbustivas complementarias de colliguay (Colliguaya odorifera) de preferencia en zonas secas, y tevo (Trevoa trinervis) en zonas húmedas. El suelo, entre y bajo arbustos, tiene hierbas nativas e introducidas que varían en cobertura según la época del año.

Fauna: En el área viven unas 62 especies de vertebrados, compuestas por 10 especies de mamíferos, siete de anfibios y unas 45 especies de aves (Hurtubia 1973, Bozinovic com per 1988, Bozinovic et al. 1985, Egli

1986 y este trabajo). Las aves representan el 70% de los vertebrados observados en el área.

II.II METODOS.

II.II.1 OBTENCION DE LA INFORMACION.

El trabajo de campo duró 12 meses, desde enero de 1987 a diciembre de 1987 en forma continua, registrandose información aislada durante 1986. Los métodos utilizados fueron:

Aves

Taxocenosis de aves: Las passeriformes fueron censadas mensualmente, utilizando el sistema de transectos (Emlen 1971) de 500 m de longitud, recorridas en 30 minutos, registrando todo individuo visto o escuchado a una distancia máxima de 30 m hacia cada lado y 25 m hacia arriba. En cada muestreo se recorrieron dos transectos durante las tres primeras horas de luz desde la salida del sol. En esas horas las aves son más activas, evitandose las distorsiones por disminución de actividad en otras horas del día (Gates 1981, Robbins 1981).

Dieta: Las muestras de las aves seleccionadas entre las más abundantes, tanto residentes como visitantes, fueron tomadas con redes de niebla tipo FTX (24 mm de malla, 2,6 m alto y 12 m largo). Para uniformar tiempo disponible para alimentación, las aves se capturaron

siempre en las mañanas. Las capturas fueron realizadas en fechas diferentes que los censos, para evitar alteraciones de los resultados de éstos. Todas las aves, antes de ser sacrificadas, se midieron (con precisión $\pm 0,1$ mm) y pesaron (con precisión $\pm 0,1$ gr) utilizando los patrones estándares.

Los estómagos fueron extraídos y fijados (formalina al 30 %) en terreno. En laboratorio se extrajo el contenido gástrico, analizándolo con lupa binocular ($\times 20$). El material vegetal y animal fue separado e identificado hasta un mismo nivel de resolución sistemática para permitir su análisis comparativo (Greene & Jaksic 1983). También se separó el material mineral. Estas tres fracciones se secaron en estufa durante cinco días a 60°C , se pesaron (balanza de precisión Bosh S2000, $\pm 0,1$ mgr) y almacenaron.

Recursos

Semillas: Fueron obtenidas mensualmente mediante muestreos aleatorios estratificados, se obtubieron 10 muestras mensuales en áreas con cobertura (cubierto) y sin cobertura arbustiva (expuesto). Para la extracción de cada muestra se usó un cubo de 10×10 cm, sacando hasta 1 cm de profundidad (volumen 100 cm^3) según Reichman (1979). Las muestras se tamizaron progresivamente hasta $0,4$ mm de diámetro (Reichman 1979) y se contaron e

identificaron las semillas bajo lupa binocular ($\times 20$).

Insectos: Se obtuvieron muestras del suelo y del follaje, por ser los lugares preferidos de alimentación de las aves en estudio. Para el muestreo en follaje se seleccionaron las tres especies arbustivas dominantes en el área de trabajo, A. caven, T. trinervis y C. odorifera. En cada muestreo se seleccionaron al azar 10 arbustos por especie, y se muestrearon usando la técnica del paraguas (Southwood 1978). Para estimar la oferta de insectos en el suelo se usaron trampas Barber (Southwood 1978), realizando un muestreo aleatorio estratificado (cubierto y expuesto). Se colocaron 18 trampas en seis transectos paralelos a los senderos de censo, y a una distancia de 10 metros entre trampa y transecto. Estos puntos se mantuvieron fijos para los cuatro muestreos anuales.

Las muestras se fijaron en alcohol al 70%. En laboratorio se identificaron utilizando el sistema de claves de Borrow et al. (1981) y Peña (1987). Luego se procedió a secar las muestras (5 días a 60°C) por árbol y por trampa de suelo para pesarlas.

II.II.2 ANALISIS DE LOS DATOS

Aves

Taxocenosis de aves: Para estimar el número mensual

de individuos en quebrada de La Plata, se promediaron los censos mensuales, al menos dos. Con las cifras obtenidas se calculó para cada mes: -i) densidad (ind./há) del conjunto de paseriformes, ii) abundancia relativa, expresada como porcentaje de individuos de una misma especie, encontrados en el total observado, y iii) diversidad, usando el índice de Shannon-Weaver (Tramer 1969), por ser el utilizados en la mayoría de los trabajos relacionados con aves paseriformes. Este índice se calcula como:

$$H = -\sum p_i (\ln p_i)$$

donde p_i = proporción de individuos de la especie i en la muestra.

Dieta: Mediante análisis de contenidos gástricos se caracterizó la dieta de las 12 especies paseriformes capturadas, estimándose estacionalmente para cada especie:

i) Representatividad de la dieta. Se utilizó el índice de diversidad acumulativa trófica, descrito por Pielou (1966) y aplicado por Hurtubia (1973), Sherry (1984) y López et al. (1986), entre otros. Este método se basa en el índice de Brillouin:

$$H_B = 1/N (\ln N! - \sum \ln n_i!)$$

Donde: N = total de presas por colección.

n_i = número de presas en cada una de las i categorías.

El uso de este índice se fundamenta en que cada estómago sólo contiene una parte del espectro posible de presas ingeridas por la población; es decir, a medida que se agregan estómagos a la muestra, la diversidad aumenta hasta estabilizarse sin variar significativamente.

ii) Sobreposición de nicho trófico. Se seleccionó el índice de Levins (1968) y MacArthur (1972):

$$O_{ij} = P_{ia} \times P_{ja} / (P_{ia})^2$$

Donde O_{ij} = índice de sobreposición entre las muestras i y j .

P_{ia} = proporción del recurso a en la muestra i .

P_{ja} = proporción del recurso a en la muestra j .

Este índice es un estimador de la sobreposición en uso de los recursos, como también de la abundancia relativa de ellos en las muestras comparadas, lo que no hacen otros índices (Puttman & Wratten 1984). Los valores que se pueden obtener varían entre 0 (ninguna sobreposición) y 1 (sobreposición completa). Este índice entrega dos valores, en este trabajo se utilizó el promedio.

iii) Amplitud de nicho trófico: Se utiliza el índice descrito por Levins (1968):

$$B = 1 / \sum p_i^2$$

Donde p_i = proporción del tipo de presa i en la dieta de

la especie en estudio.

Este índice varía entre 1 y n, B aumentará según el número de tipos de presas consumidas y su abundancia relativa. B permite las comparaciones entre las especies, así las que tienen mayor amplitud (generalistas), consumen mayor número de tipos de presas y en proporciones similares, y las con menor amplitud (especialistas) consumen menor número de tipos de presas y con dominancia de algunas.

iv) Amplitud estandarizada de nicho trófico (diversidad dietaria): Para analizar las variaciones estacionales de la amplitud de nicho trófico y su relación con la oferta de recursos se realizó una estandarización de los valores de amplitud de nicho trófico. Se utilizó el índice de Levins (1968) modificado por Colwell y Futuyma (1971):

$$B_{sta} = (B_{obs} - B_{min}) / (B_{max} - B_{min})$$

Donde B_{obs} = amplitud de nicho observada

B_{min} = amplitud mínima de nicho posible (= 1).

B_{max} = amplitud máxima de nicho posible (= n).

B_{sta} varía entre 0 (ninguna amplitud) y 1 (máxima amplitud).

Recursos

La terminología utilizada para analizar los recursos fue: RECURSOS DISPONIBLES son los recursos existentes en

un hábitat y tiempo definidos a los cuales tienen acceso directo los consumidores, y RECURSOS UTILIZADOS son los consumidos por las especies, pudiendo ser usados todos los disponibles o sólo algunos de ellos.. En el caso de las semillas fue fácil determinar cuáles son los recursos utilizados, en insectos la identificación fue difícil por el alto grado de desintegración que presentaban en los estómagos.

Para semillas e insectos se estimaron las fluctuaciones en densidad de semillas e insectos por unidad de muestreo, su peso seco, abundancia relativa y diversidad, usando los índices y estadígrafos descritos anteriormente.

Análisis estadístico

El promedio (\bar{x}), la desviación estándar (s) y el error estándar (ee) fueron los estadígrafos usados para caracterizar la mayoría de las variables estudiadas.

Considerando las características de los datos obtenidos, se aplicaron pruebas no paramétricas, porque no exigen una distribución normal de los datos y se puede trabajar con muestras pequeñas. Los niveles de significación utilizados en este trabajo son $P < 0,05$ considerado "significativo" o "*" y $P < 0,01$ considerado "muy significativo" o "**" (Sokal & Rohlf 1981).

Para determinar si las fluctuaciones mensuales y estacionales eran significativas, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Sokal & Rohlf 1982), Conover 1980).

Para determinar si las variaciones de diversidad eran significativas, se aplicó la prueba t de Hutcheson (Hutcheson 1970), la que, usando el índice de Shannon-Weaver, permite estimar la varianza de la diversidad. Con esta información se comparó la variación mensual, calculando los grados de libertad y el valor de t .

Las relaciones entre conjuntos de variables fueron evaluadas usando el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (r_s) (Conover 1980). No se aplicaron regresiones múltiples porque la mayoría de las variables estaban interrelacionadas.

CAPITULO III

RESULTADOS

III.I ABUNDANCIA Y RIQUEZA DE AVES PASERIFORMES EN EL AREA DE ESTUDIO

Taxocenosis del área de estudio.

En quebrada de la Plata la taxocenosis de aves contiene 44 especies agrupadas en nueve órdenes y 20 familias (Apéndice 1). El orden Passeriformes es predominante (59 % del total). La composición de especies, sus porcentajes y predominancias son similares a lo descrito para Melipilla (Cody 1970), La Campana (López et al. 1982) y Peñuelas (Meza 1986).

Aves passeriformes.

Las passeriformes son 26 especies, de 10 familias. Las familias mejor representadas son: Fringillidae (6 sp), Emberizidae (4 sp) y Tyrannidae (4 sp) (Tabla 1).

Las especies se pueden clasificar, según su tiempo de permanencia en el área, en residentes, visitantes y ocasionales. Las especies residentes permanecen en el área todo el año, diferenciándose en residentes permanentes, que utilizan el área día y noche, y residentes nocturnas, que usarían el sector esencialmente

Tabla 1

LISTA SISTEMÁTICA DE LAS AVES PASERIFORMES DE LA QUEBRADA DE LA PLATA POR FAMILIAS. Las abreviaturas serán usadas en todas las tablas y figuras.

FAMILIA	ESPECIE (Nombre común)	CLAVE
1. Furnariidae		
	<u>Aphrastura spinicauda</u> (rayadito)	Asp
	<u>Leptastenura aegithaloides</u> (tijeral)	Lae
	* <u>Thripophaea humicola</u> (canastero)	Thu
2. Rhinocryptidae		
	<u>Pterotochos megapodius</u> (turca)	Pme
	<u>Scelorchilus albicollis</u> (tapaculo)	Sal
	<u>Scytalopus magellanicus</u> (churrin)	Sma
3. Tyrannidae		
	<u>Pyrope pyrope</u> (diucón)	Ppy
	* <u>Anairetes parulus</u> (cachudito)	Apa
	<u>Elaenia albiceps</u> (fio-fio)	Eal
	<u>Colorhamphus parvirostris</u> (viudita)	Cpa
4. Phytotomidae		
	<u>Phytotoma rara</u> (rara)	Pra
5. Hirundinidae		
	<u>Tachycineta leucopygia</u> (golondrina chilena)	Tle
	<u>Hirundo rustica</u> (golondrina bermeja)	Hru
6. Troglodytidae		
	* <u>Troglodytes aedon</u> (chercán)	Tae
7. Muscicapidae		
	<u>Turdus falcklandii</u> (zorzal)	Tfa
8. Mimidae		
	<u>Mimus thenca</u> (tenca)	Mth
9. Emberizidae		
	<u>Sicalis luteola</u> (chirihue)	Slu
	* <u>Zonotrichia capensis</u> (chincol)	Zca
	<u>Sturnella loyca</u> (loica)	Slo
	<u>Curaeus curaeus</u> (tordo)	Ccu
10. Fringillidae		
	<u>Phrygilus gayi</u> (chirihue)	Pga
	<u>Phrygilus fruticeti</u> (yal)	Pfr
	<u>Phrygilus alaudinus</u> (platero)	Pal
	<u>Phrygilus unicolor</u> (pájaro plomo)	Pun
	* <u>Diuca diuca</u> (diuca)	Ddi
	<u>Carduelis barbatus</u> (jilguero)	Cba

como refugio para dormir, ya que abandonan el área de estudio durante el día.

Las especies visitantes utilizan el área durante periodos definidos de tiempo. Pueden ser invernales, si lo hacen en otoño e invierno, o primaverales, si lo hacen durante primavera y verano.

También hay especies con pocos registros desde 1982 (Egli 1986), que no tienen un patrón de presencia temporal definido y con baja densidad, estas son Tachycineta leucopygia, Carduelis barbatus, Turdus falcklandii e Hirundo rustica. Sin embargo, quebrada de La Plata se encuentra dentro de su rango de distribución (Goodall et al. 1957). Estas aves son consideradas especies ocasionales.

Durante finales de verano y principios de otoño (marzo y abril) encontramos los valores más bajos de riqueza de especies (Tabla 2), porque sólo las aves residentes están en el área. En otoño e invierno (mayo a septiembre) están los valores más altos de riqueza, debido al ingreso de las visitantes invernales (6 sp). En las primaveras de 1986 y 1987 (Tabla 2), las especies presentes son las residentes y visitantes primaverales (3 sp), la riqueza de especies es menor que en invierno porque son más las visitantes invernales que las primaverales.

Tabla 2

VARIACION MENSUAL DE LA RIQUEZA, DENSIDAD, DIVERSIDAD Y EQUITATIVIDAD DE LAS AVES PASERIFORMES EN QUEBRADA DE LA PLATA. Meses agrupados por estaciones.

MES	RIQUEZA (n° sp)	DENSIDAD (ind./ha)	DIVERSIDAD (- $\hat{p}ixlog\hat{p}i$)	EQUITATIVIDAD (H'/H'max)
1986				
i SEP	17	28,7	2,40	0,74
p OCT	17	18,3	2,61	0,80
r NOV	15	20,0	1,98	0,61
i DIC	15	21,3	1,99	0,61
1987				
v ENE	16	19,7	2,45	0,75
e FEB	14	21,1	2,30	0,71
r MAR	11	18,0	2,07	0,64
o ABR	13	20,0	2,20	0,79
t MAY	18	22,0	2,58	0,81
o JUN	19	18,7	2,65	0,81
i JUL	20	19,0	2,73	0,84
n AGO	20	20,6	2,61	0,80
v SEP	19	27,0	2,34	0,72
p OCT	15	16,6	2,38	0,73
r NOV	15	16,0	2,49	0,77
i DIC	15	16,3	2,45	0,75
X	16	20,1	2,39	0,73

Durante septiembre de 1986 y diciembre de 1987 las densidades fluctúan entre 16 a 28 ind/há (Tabla 2). El promedio anual es de 20 individuos por hectárea, durante septiembre (1986 y 1987) aumenta a $28 \pm$ ind/há. La variación observada en la densidad durante el año y su aumento sólo en septiembre reflejan un patrón de variación no esperado, considerando la variación en riqueza de especies ya descrita. Las aves residentes determinan estos cambios de densidad, al disminuir en invierno y aumentar en primavera-verano.

Las 10 especies residentes permanentes son dominantes en la taxocenosis, representando más del 60% de los individuos observados durante este estudio. En enero, febrero, marzo, noviembre y diciembre (fin de primavera y verano) encontramos los valores más altos de abundancia relativa de este grupo (Tabla 3).

Existen tres periodos en que las diversidades no son significativamente diferentes (prueba t de Hutcheson para diversidad) durante el año (Tabla 4). El primero corresponde a febrero-abril, caracterizado por pocas especies y fuerte dominancia de algunas residentes permanentes como Zonotrichia capensis, Troglodytes aedon, Thripophaga humicola y Anairetes parulus que representan, en promedio, más del 50% de la taxocenosis. No están las especies visitantes invernales y sólo hay una visitante

Tabla 3

VARIACION MENSUAL DE LA ABUNDANCIA RELATIVA (%) DE CADA ESPECIE DE AVE PASERIFORME DE QUEBRADA DE LA PLATA

Especie	1986				1987											
	sep	oct	nov	dic	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
Residentes permanentes																
Zca	18.60	18.20	31.69	34.34	25.42	29.23	24.07	28.33	16.70	19.30	17.54	19.35	23.46	20.00	16.67	20.41
Ddi	17.44	9.09	5.05	18.81	11.86	6.15	1.85	5.00	6.06	3.51	8.77	11.29	28.40	16.00	16.33	14.29
Ihu	2.30	7.27	5.05	4.69	8.47	7.69	18.56	3.33	12.12	7.02	5.56	4.84	2.47	10.00	6.25	12.24
Tae	9.31	9.09	11.71	9.37	5.08	12.31	14.81	1.67	3.03	1.75	5.56	4.84	4.94	8.00	12.50	10.20
Apa	4.65	1.81	0.30	1.60	3.39	6.15	14.81	13.33	15.15	3.51	1.75	3.22	3.70	4.00	10.42	6.12
Lae	1.16	3.63	5.05	6.25	6.78	7.69	3.70	1.67	1.52	1.75	3.51	8.06	2.47	6.00	6.25	4.08
Pae	1.16	1.81	5.05	1.60	3.39	1.54	7.41	6.67	4.55	5.26	5.26	1.61	1.23	2.00	6.25	6.12
Sal	0.00	1.81	1.70	3.10	3.39	4.62	1.85	0.00	1.52	3.51	1.75	1.61	1.23	0.00	2.08	2.04
Saa	1.16	1.81	1.70	1.60	1.69	1.54	1.85	0.00	0.00	0.00	1.75	1.61	1.23	2.00	2.08	4.08
Pal	1.16	3.64	0.00	0.00	1.69	1.54	0.00	3.33	3.03	1.75	1.75	3.22	2.47	0.00	2.08	0.00
Residentes nocturnas																
Ccu	4.65	3.64	15.00	3.10	0.00	3.08	0.00	6.67	4.55	10.53	8.77	1.61	6.17	10.00	2.08	2.04
Mth	0.00	3.64	1.70	4.69	13.56	0.00	7.41	5.00	6.06	5.51	5.56	3.22	0.00	6.00	4.17	4.08
Slo	8.14	0.00	1.70	3.10	3.39	9.23	3.70	1.67	1.67	0.00	3.51	14.52	6.17	0.00	4.17	2.04
Visitantes invernales																
Pfr	4.65	7.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	16.67	16.67	5.26	3.51	4.84	1.23	2.00	0.00	0.00
Slu	10.47	12.73	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	7.02	7.02	3.22	3.70	4.00	0.00	0.00
Epa	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	6.67	6.67	8.77	5.56	3.22	0.00	0.00	0.00	0.00
Pga	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	7.02	3.51	4.84	1.23	0.00	0.00	0.00
Pra	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	5.26	1.75	0.00	0.00	2.00	0.00	0.00
Pun	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.75	5.26	1.61	0.00	0.00	0.00	0.00
Visitantes primaverales																
Eal	2.32	7.27	3.33	1.60	3.39	3.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.47	6.00	4.17	6.12
Asp	4.65	0.00	1.70	3.10	1.69	6.15	0.00	0.00	0.00	0.00	3.51	1.61	2.47	0.00	2.08	4.08
Ppy	3.49	3.64	1.70	3.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.61	1.23	0.00	0.00	4.08
Ocasionales																
Tle	1.16	1.81	0.00	0.00	3.39	0.00	0.00	0.00	1.52	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Cba	0.00	0.00	0.00	0.00	3.39	0.00	0.00	0.00	4.55	1.75	0.00	0.00	0.00	0.00	2.08	0.00
Tfa	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.75	0.00	0.00	3.70	0.00	0.00	0.00
Hru	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.00	0.00	0.00
DENSID.	28.7	18.3	20	21.3	19.7	21.1	18	20	22	18.7	19	20.6	27	16.3	16	16.3

para clave de nombres ver Tabla 1.

Tabla 4

GRADO DE SIGNIFICANCIA DE LAS VARIACIONES DE DIVERSIDAD DEL CONJUNTO DE PASERIFORMES SEGUN PRUEBA t DE HUTCHESON. En el periodo enero 1987 a diciembre 1987.

	ENE	FEB	MAR	ABR.	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
ENE	---											
FEB	0,98											
MAR	--	1,53										
ABR	--	--	0,91									
MAY	--	--	--	2,61 **								
JUN	--	--	--	--	0,58							
JUL	--	--	--	--	--	0,65						
AGO	--	--	--	--	--	--	0,87					
SEP	--	--	--	--	--	--	--	1,97 *				
OCT	--	--	--	--	--	--	--	--	0,39			
NOV	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0,84		
DIC	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0,56	

(Valor: t observado; significación *: 0,05 >t< 0,001; **: t<<0,01). Los tres recuadros agrupan los meses consecutivos que carecen de diferencias estadísticas significativas.

Tabla 4

MATRIZ DEL GRADO DE SIGNIFICACION DE LAS VARIACIONES DE DIVERSIDAD DEL CONJUNTO DE PASERIFORMES SEGUN PRUEBA t DE HUTCHESON. En el periodo enero 1987 a diciembre 1987.

	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
FEB	---										
MAR	1.531	---									
ABR	0.570	0.912	---								
MAY	2.060	3.891	2.612	---							
JUN	2.647	4.268	3.155	0.581	---						
JUL	3.286	4.922	3.789	1.231	0.649	---					
AGO	2.313	3.861	2.821	0.318	0.204	0.865	---				
SEP	0.323	1.731	0.843	1.578	2.098	2.684	1.965	---			
OCT	0.773	2.320	1.325	1.989	1.856	2.494	1.552	0.388	---		
NOV	1.591	3.100	2.107	0.387	0.936	1.552	0.675	1.956	0.842	---	
DIC	1.533	2.555	1.570	0.986	1.543	2.169	1.756	1.634	0.273	0.563	---
ENE	0.976	2.467	1.504	0.999	1.545	2.156	1.265	1.591	0.773	0.585	0.034

(Valor: t observado; significación *: 0.05 > t < 0.001; **: t < 0.01)
 Los tres recuadros agrupan los meses consecutivos que carecen de diferencias estadísticas significativas.

primaveral. Este periodo tiene los valores más bajos de diversidad durante 1987.

Desde mayo a agosto hay disminución relativa de las residentes permanentes al ingresar las visitantes invernales, aumentando la riqueza, diversidad y equitatividad de especies (Tablas 2 y 3).

En el tercer periodo, entre octubre y diciembre (1987), las visitantes invernales abandonan el área, por esto disminuyen y se estabilizan la riqueza de especies y la densidad. Resultado similar se observa entre noviembre y diciembre de 1986, octubre tiene mayor diversidad por el abandono tardío y la alta densidad de algunas especies visitantes invernales como Sicalis luteola (Tabla 3).

Septiembre es un mes transición entre la partida de las visitantes invernales y la llegada de las visitantes primaverales.

III.II RECURSOS

III.II.1 SEMILLAS

Se encontraron 45 tipos distintos de semillas de especies arbustivas y herbáceas en el área de estudio (Apéndice 2). La clase Monocotiledóneas está representada por dos órdenes y dos familias, siendo las gramíneas las más diversas, con 21 especies. En la clase Dicotiledóneas

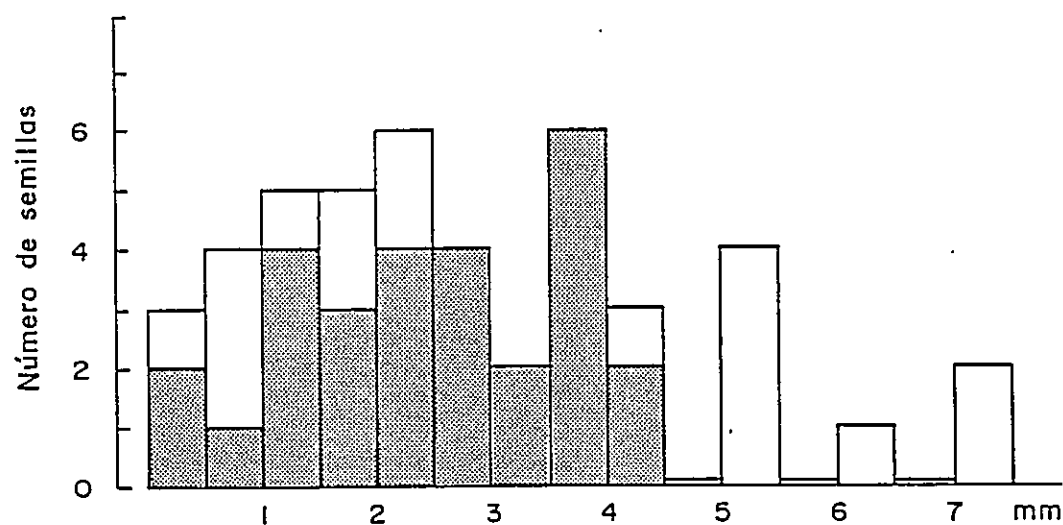
hay 10 órdenes y 11 familias, siendo las compuestas y leguminosas las más diversas.

La información de las preferencias tróficas de las aves estudiadas permitió diferenciar las semillas utilizadas de las disponibles. De las 45 especies disponibles en el banco, sólo 28 son utilizados por estas aves. El rango de tamaño de las semillas disponibles oscila entre 0,2 a 7,5 mm, de éstas sólo son utilizadas las que miden entre 0,2 a 4,5 mm (Figura 1). Todos los tipos disponibles que miden entre 2,5 a 4,0 mm son consumidos por las aves (Fig. 1). Semillas mayores a 4,5 mm no son utilizadas por las aves estudiadas (Fig. 1). Estas corresponden a especies arbustivas como Acacia caven, Colliquaya odorifera, Trevoa trinervis, Cassia closiana, Porlieria chilensis y Lithraea caustica.

El 61 % de los tipos de semillas más pequeñas (0.2 a 2.5 mm) es utilizado y corresponde a algunos tipos de gramíneas, cactáceas y compuestas, que se presentan agrupadas en terreno o bien en cápsulas de 6 a 20 unidades en el suelo.

En todos los meses, la densidad de semillas utilizadas es menor que la de semillas disponibles (Figura 2). El orden de importancia de estas diferencias cambia durante los meses y entre los dos microhabitats estudiados. En mayo y junio, la diferencia entre densidad

FIGURA 1: Número de semillas disponibles (□) y utilizadas (▨) por las aves passeriformes de quebrada de La Plata. Las semillas se presentan por rangos de tamaños.



de semillas disponibles y utilizadas corresponde al aumento de ciertas semillas de tamaño pequeño (gramíneas y compuestas), que las aves no consumen. En abril, agosto, septiembre y octubre más del 90% de las semillas disponibles son utilizadas. En general consumen una mayor fracción de las semillas en el microhabitat expuesto. Sólo en noviembre esta tendencia cambia, lo que se debería al ingreso al banco de semillas de compuestas y arbustos.

Variación temporal en la disponibilidad de semillas utilizadas.

Existen dos periodos de alta densidad de semillas, en marzo y agosto, separados por una etapa de baja densidad durante abril y julio (Figura 3 y Tabla 5), estos tres periodos son significativamente diferentes (prueba de Kruskal-Wallis, $p < 0,01$)

La densidad de semillas aumenta en marzo, principalmente por la presencia de un tipo de semilla pequeña (1,6 mm, Labiateae), que representan el 77,2% en microhabitats expuestos y 55,5% en los microhabitats cubiertos.

Las densidades de semillas en ambos microhabitats disminuyen progresivamente durante abril a julio, que es otoño avanzado y parte del invierno. Las densidades más bajas con 20 a 30 semillas por 10cm^3 están en mayo (Fig.3,

FIGURA 2: Variación mensual del porcentaje de densidad de semillas utilizadas por las aves en estudio del total disponible en microhábitats cubiertos (□) y expuestos (▨).

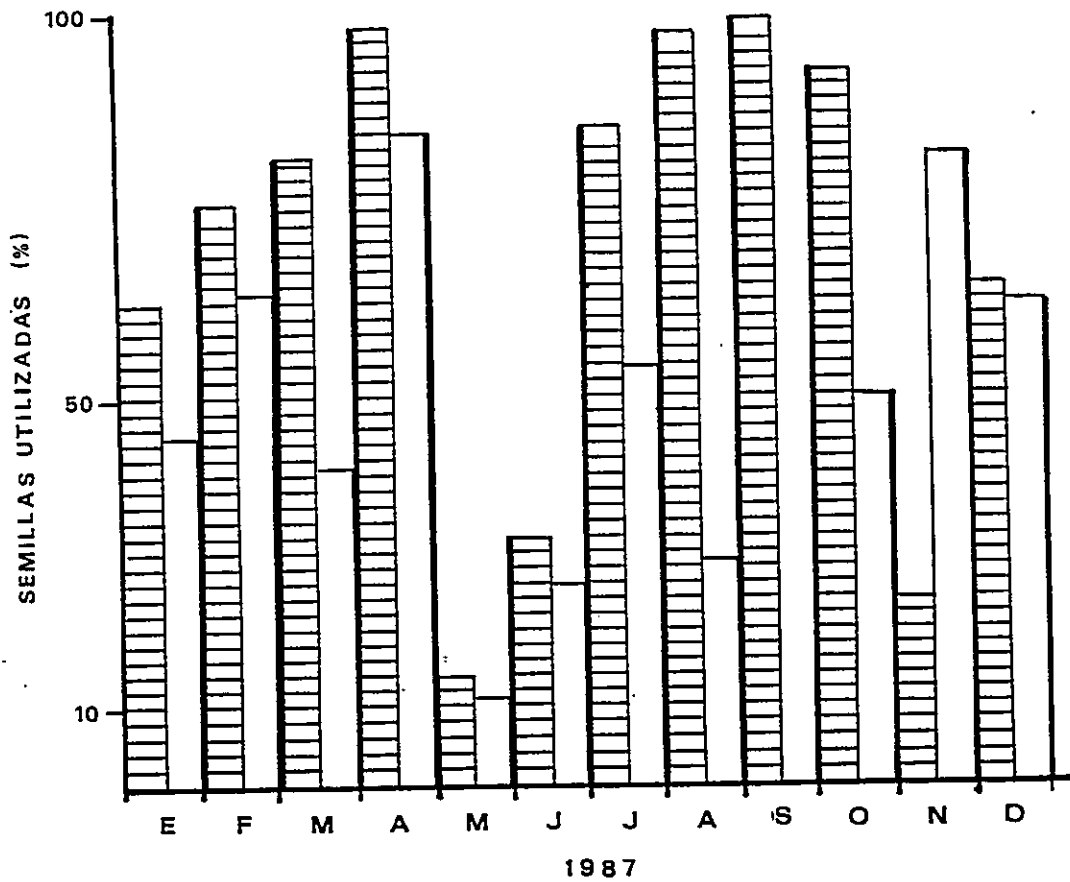


FIGURA 3: Variación mensual del número promedio de semillas utilizadas en áreas con y sin cobertura arbustiva durante 1987, $\pm 2ee$.

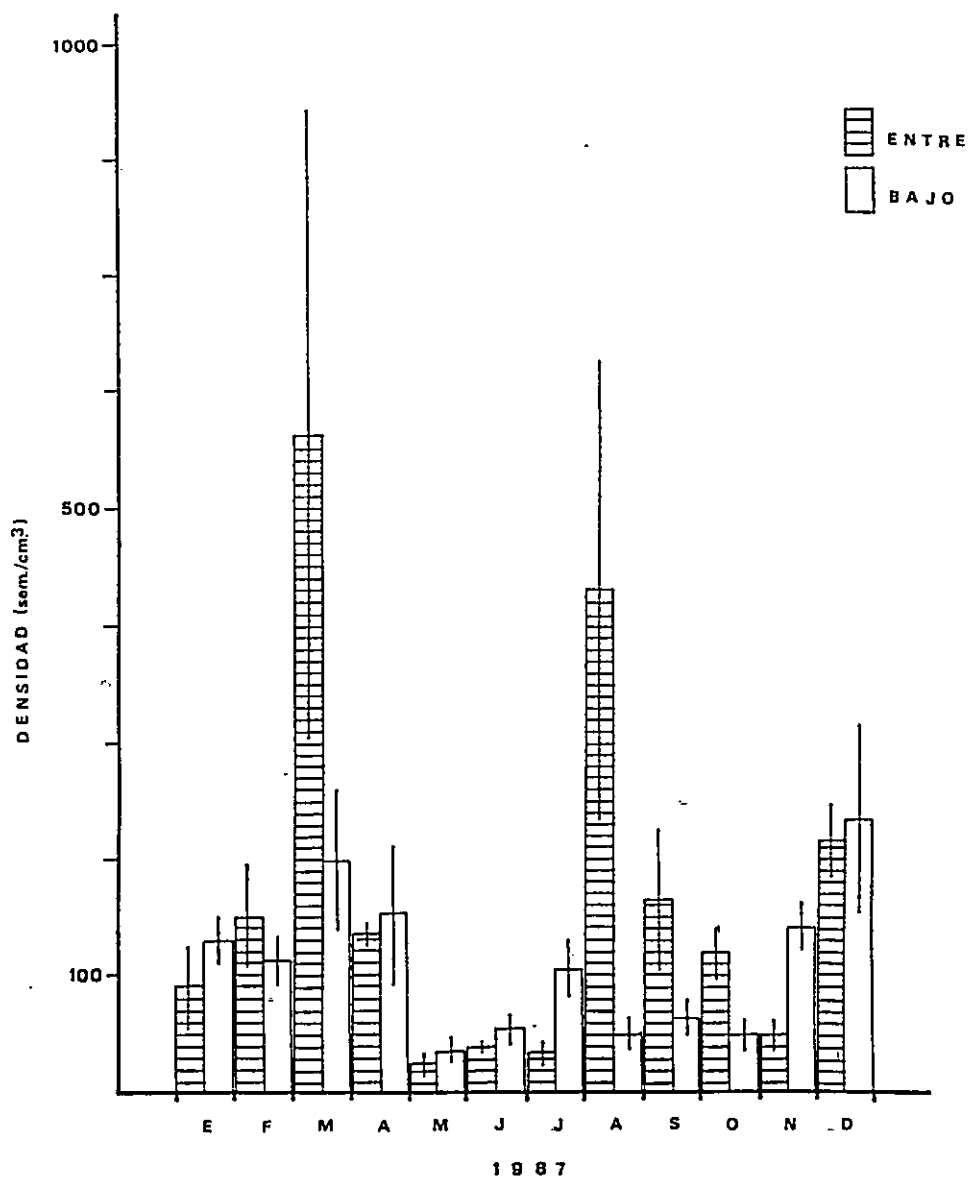


Tabla 5

DENSIDAD (ind/10cm³) Y ERROR ESTANDAR DEL PROMEDIO DE SEMILLAS UTILIZADAS PARA MICROHABITATS CUBIERTOS Y EXPUESTOS EN QUEBRADA DE LA PLATA.

MESES	SEMILLAS UTILIZADAS		p ¹
	expuestos	cubiertos	
v ENE	89,2 ± 34,6	131,2 ± 18,6	NS
e FEB	146,4 ± 47,2	110,0 ± 20,0	NS
r MAR	560,7 ± 284,3	193,7 ± 62,2	NS
o ABR	129,0 ± 6,8	151,1 ± 64,8	NS
t MAY	21,9 ± 6,0	31,3 ± 8,4	NS
o JUN	34,6 ± 5,3	52,3 ± 11,9	NS
i JUL	32,1 ± 9,5	102,2 ± 35,6	<0,01
n AGO	433,8 ± 198,0	47,0 ± 16,2	<0,05
v SEP	159,7 ± 71,8	62,6 ± 18,1	<0,05
p OCT	123,6 ± 18,9	44,8 ± 16,1	<0,05
r NOV	44,8 ± 16,1	140,5 ± 25,5	<0,05
i DIC	210,3 ± 43,7	233,6 ± 78,4	NS

¹ Valor de probabilidad en la comparación de áreas expuestas y cubiertas según prueba de Kruskal-Wallis para las semillas utilizadas.

Tabla 5).

El segundo periodo de alta densidad de semillas utilizadas es en agosto, y es producido por el aumento significativo de una gramínea, que representa más del 80% del total en ambos microhábitats.

Julio, agosto, septiembre, octubre y noviembre tienen diferencias significativas de las densidades de semillas entre áreas cubiertas y expuestas; durante los meses restantes las diferencias no son significativas (Tabla 5). En julio, las semillas son significativamente más abundantes en áreas cubiertas. En cambio en agosto, septiembre y octubre es a la inversa, con las semillas más abundantes en microhábitat expuestos.

Variación temporal de la diversidad y riqueza de especies de las semillas utilizadas.

Para ambos microhábitats, en promedio, en octubre, noviembre y diciembre registramos valores altos de diversidad y riqueza de semillas (Tabla 6), con más tipos de semillas utilizadas y abundancias relativas similares. En enero, la diversidad es la más alta registrada, no así la riqueza (Tabla 6), por la disminución de las especies de gramíneas y la similitud en las abundancias relativas de las doce especies presentes.

Durante abril y agosto, en microhábitats expuestos, la

diversidad y riqueza de semillas es baja, porque son pocas las especies de semillas utilizadas con una dominante; estos dos meses tienen la mayor densidad de semillas utilizadas.

Tabla 6

VARIACION MENSUAL DE LA DIVERSIDAD (Shannon-Weaver) Y RIQUEZA DE ESPECIES DE SEMILLAS UTILIZADAS PARA MICROHABITATS EXPUESTOS (exp), CUBIERTOS (cub) Y PARA TODO EL CONJUNTO DE MUESTRAS (total)

MESES	DIVERSIDAD			RIQUEZA		
	exp	cub	total	exp	cub	total
v ENE	1,79	1,21	2,41	8	6	12
e FEB	1,54	1,46	1,38	7	7	11
r MAR	1,21	0,78	1,30	9	8	12
o ABR	0,50	1,01	1,27	4	8	8
t MAY	1,32	0,76	1,12	8	8	12
o JUN	1,40	1,25	1,37	9	11	13
i JUL	1,25	1,38	1,50	9	9	11
n AGO	0,52	1,48	0,85	5	8	10
v SEP	1,09	1,00	1,35	7	10	11
p OCT	1,53	1,38	1,81	10	8	15
r NOV	1,76	2,03	2,06	11	14	15
i DIC	1,64	1,92	2,06	16	16	17

III.II.2 INSECTOS

Los insectos del área de estudio se agrupan en 14 órdenes, 54 familias, y aproximadamente 160 especies.

La densidad de insectos de follaje (Tabla 7) y suelo (Tabla 8) varía durante el año. En primavera hay mayor número de individuos por unidad de muestreo que en las otras tres estaciones.

Debido al grado de destrucción de los insectos en los estómagos de las aves insectívoras, fue difícil identificar las especies, siempre se identificó la familia y orden al que pertenecían. De las 160 especies reconocidas, 41 aparecen en los contenidos estomacales.

Cinco órdenes de insectos disponibles en el área no aparecieron en ningún estómago de las aves estudiadas: Thysanura, Anoplura, Diplura, Tricoptera y Plecoptera, además de las ninfas de Homóptera, abundantes en el invierno. Este conjunto representa más del 60% de los individuos colectados en invierno, en microhábitats de follaje y suelo.

Insectos de follaje.

En la Tabla 7 se muestran las fluctuaciones estacionales de los insectos sobre las tres especies arbustivas más abundantes en el área de estudio. La densidad, peso seco y riqueza son más altos en primavera.

Tabla 7

VARIACION ESTACIONAL DE DENSIDAD (ind/árbol), PESO SECO (gr x10⁻³), DIVERSIDAD (H') Y RIQUEZA (S) DE INSECTOS DEL FOLLAJE EN Colliguaya odorifera (COLL), Acacia caven (ESPI) y Trevoa trinervis (TEVO).

	VERANO			OTOÑO			INVIERNO			PRIMAVERA		
	COLL	ESPI	TEVO	COLL	ESPI	TEVO	COLL	ESPI	TEVO	COLL	ESPI	TEVO
Densidad	6,8	34,0	20,8	11,5	64,4	18,3	8,2	11,8	15,8	303,8	181,6	222,4
lee	1,0	8,2	6,9	3,3	27,3	6,1	1,2	5,1	3,1	33,4	61,6	14,0
P. Seco	11,6	21,8	5,2	26,2	17,2	6,3	3,5	4,3	2,3	428,3	826,9	235,1
lee	3,0	7,2	1,4	2,5	2,2	0,4	1,4	0,5	0,6	95,6	82,1	51,7
H'	0,57	1,41	0,39	0,72	0,44	1,31	1,65	1,77	0,84	0,73	0,96	0,66
S	6	20	8	15	20	10	18	19	11	35	41	29
n ¹	10	10	10	7	9	7	10	10	10	10	10	10

¹ número de muestras obtenidas.

Tabla 8

VARIACION ESTACIONAL DE LA DENSIDAD (ind/árbol) Y ABUNDANCIA RELATIVA (%) DE CADA ORDEN DE INSECTOS DE FOLLAJE UTILIZADOS.

ORDEN	VERANO		OTOÑO		INVIERNO		PRIMAVERA	
	dens.	ab.re	dens.	ab.re	dens.	ab.re	dens.	ab.re
Coleoptera	5,93	29,10	7,78	22,32	3,07	25,04	59,78	25,40
Hymenoptera	4,73	23,21	20,20	57,96	2,20	17,94	19,02	8,08
Hemiptera	0,53	2,60	0,64	1,84	0,13	1,06	21,28	9,04
Homoptera	8,53	41,85	2,25	6,46	4,20	34,26	134,15	57,00
Ortoptera	0,60	2,95	0,04	0,11	—	—	0,18	0,08
Diptera	0,06	0,29	3,80	10,90	2,40	19,58	0,81	0,34
Lepidoptera	—	—	0,14	0,40	0,26	2,12	0,12	0,05
Thysanoptera	—	—	—	—	—	—	—	—
Anoplura	—	—	—	—	—	—	—	—
Colembola	—	—	—	—	—	—	—	—
Diplura	—	—	—	—	—	—	—	—
Plecoptera	—	—	—	—	—	—	—	—
Tricoptera	—	—	—	—	—	—	—	—
TOTAL	20,38	100,0	34,85	100,0	12,26	100,0	235,35	100,0

La reducción durante el invierno es de un 250% en densidad, disminuyendo a la mitad la riqueza. Las densidades de insectos varían estacionalmente de forma significativa en las tres especies arbustivas muestreadas (prueba de Kruskal-Wallis, $p < 0,01$). Acacia caven tiene mayor número de individuos por árbol que Colliquaya odorifera y Trevoa trinervis en verano, otoño e invierno. En cambio A. caven en primavera tiene menos que las otras dos especies.

Los órdenes mejor representados en los arbustos son Coleoptera, Hymenoptera, Homoptera y Hemiptera. Curculionidae (Coleoptera) y Formicidae (Hymenoptera) son las familias más abundantes durante primavera, verano y otoño; también se las encuentra en invierno pero disminuyen en número (Tabla 8).

Insectos de suelo.

En microhábitats cubiertos y expuestos, la densidad de insectos varía significativamente entre estaciones (prueba de Kruskal-Wallis, $P=6,9 \times 10^{-4}$) con mayor densidad y riqueza de especies en primavera. No hay diferencias estacionales significativas entre microhábitat (Tabla 9). Los microhábitat cubiertos y expuestos presentan pocas diferencias de composición en los órdenes, familias y especies presentes. En las diferentes estaciones los órdenes más importantes, en número de individuos, son los

Tabla 9

VARIACION ESTACIONAL DE LA DENSIDAD ($\text{ind}/10\text{cm}^2$), PESO SECO ($\text{gr} \times 10^{-3}$), DIVERSIDAD (H') Y RIQUEZA (S) DE LOS INSECTOS DEL SUELO EN MICROHABITATS CUBIERTOS Y EXPUESTOS DEL MATORRAL.

	VERANO		OTOÑO		INVIERNO		PRIMAVERA	
	cub	exp	cub	exp	cub	exp	cub	exp
Densidad	29,9	17,2	23,6	25,6	39,8	46,7	67,0	66,3
lee	6,2	3,6	3,4	2,9	6,4	9,7	11,5	15,6
P. Seco	99,1	234,7	122,3	175,0	7,0	8,9	376,3	238,6
lee	4,9	33,5	16,3	15,4	0,7	0,8	27,4	18,5
H'	0,98	0,93	1,67	0,57	1,45	1,35	1,39	1,10
S	26	25	19	22	18	25	50	53
n^1	8	7	9	9	9	8	9	9

¹ número de muestras obtenidas.

mismos en los dos microhábitats.

En verano, otoño e invierno Hymenoptera es el taxón más abundante en zonas cubiertas y expuestas. En verano, representa más del 60% de los individuos colectados (Tabla 10), en ambos microhábitats. Esto determina que en verano la diversidad sea baja por la dominancia de este orden. La familia Formicidae es la principal familia representante, con 8 especies y el 90% de la abundancia total.

En primavera, los coleópteros Carabidae, Scarabaeidae y Cleridae, tienen las abundancias relativas más elevadas en ambos microhábitats de suelo (Tabla 10). Estas familias no fueron encontradas en el follaje de arbustos. En primavera registramos la mayor diversidad y riqueza de especies con representación de 9 de los 10 órdenes utilizados (Tabla 9).

Coleoptera, Hymenoptera, Orthoptera y Diptera mantienen su presencia durante todas las estaciones muestreadas, aunque su densidad varía estacionalmente (Tabla 10). Hemipteros y Lepidópteros se encuentran especialmente en primavera. -

Tabla 10

VARIACION ESTACIONAL DE LA DENSIDAD (ind/árbol) Y
 ABUNDANCIA RELATIVA (%) DE CADA ORDEN DE INSECTOS DE SUELO
 PRESENTES EN MICROHABITATS CUBIERTOS Y EXPUESTOS

ORDEN	VERANO		OTOÑO		INVIERNO		PRIMAVERA							
	cubiertas densidad	expuestas ab.re	cubiertas densidad	expuestas ab.re	cubiertas densidad	expuestas ab.re	cubiertas densidad	expuestas ab.re						
Coleoptera	8.56	28.74	0.33	1.99	2.00	2.37	1.20	13.32	1.30	13.86	18.30	28.86	24.50	40.38
Himenoptera	18.00	60.44	11.00	66.38	4.22	47.20	16.15	76.69	4.00	44.40	18.11	28.56	19.89	32.78
Hemiptera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.66	1.04	1.30	2.14
Hosoptera	0.22	0.74	0.22	1.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	9.56	15.08	5.66	9.33
Ortoptera	1.00	3.35	1.40	8.45	0.62	6.94	0.41	1.94	0.10	1.22	0.11	0.17	0.22	0.36
Diptera	2.00	6.72	3.40	20.52	2.10	23.49	4.00	18.66	3.70	41.06	15.22	24.00	8.78	36.25
Lepidoptera	0.00	0.00	0.22	1.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.44	2.27	0.33	0.54
TOTAL	29.78	100.00	16.57	100.00	8.94	100.00	21.06	100.00	9.00	100.00	63.40	100.00	60.68	100.00

III.III ESTUDIO DE LAS DIETAS DE LAS PASERIFORMES

En esta sección primero caracterizo cualitativamente la dieta para asignar a las especies su papel como consumidoras y la validez del muestreo realizado para cada especie. En segundo lugar analizo cuantitativamente la dietas de las especies granívoras, insectívoras y omnívoras. El tercer punto contiene la integración de la información cuantitativa relacionada con promedio de presas por estómago y amplitud de nicho trófico.

III.III.1 CARACTERIZACION DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS

Especies estudiadas.

De las 26 especies passeriformes del área se seleccionaron las residentes permanentes más abundantes y las visitantes invernales (7 spp) y primaverales (3 spp) (Tabla 3). Las muestras se obtuvieron entre octubre de 1986 y diciembre de 1987, incluyendo 200 estómagos de 12 especies (Tabla 11).

Caracterización cualitativa de las dietas.

Tanto el consumo de semillas y/o insectos, como la importancia de cada tipo de presa cambia para cada especie estudiada. De acuerdo con la naturaleza de las presas se pueden diferenciar tres categorías (Fig.4): granívoras (6 spp), que consumen preferentemente semillas; insectívoras (5 spp), donde el principal componente de la dieta son insectos; y una especie (Tripophaga humicola) que consume

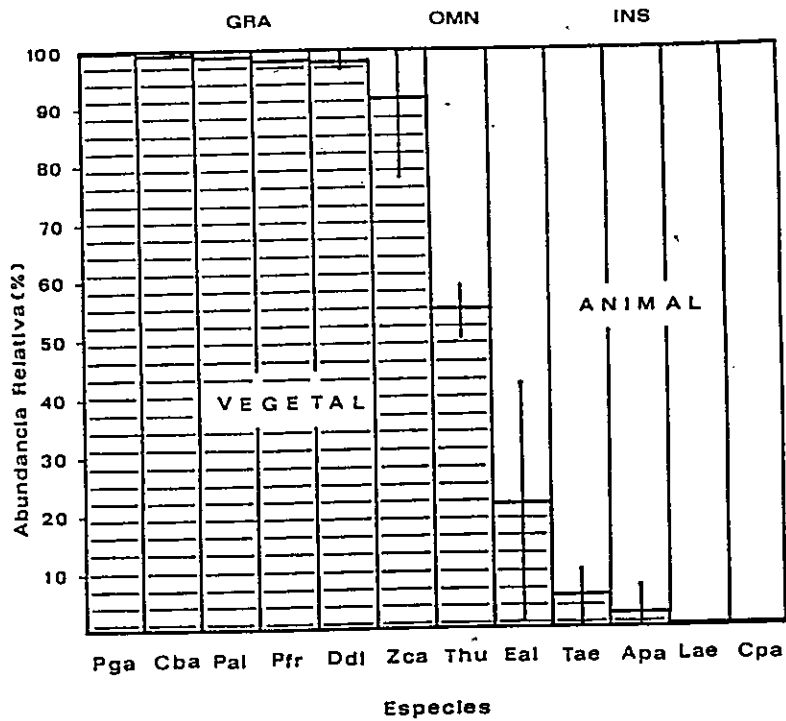
Tabla 11

ESPECIES CAPTURADAS PARA ANALISIS DE DIETA. Se indica clave por especie, rol en la taxocenosis y número de estómagos analizados por estación.

ESPECIE	CLAVE	ROL	N ^o ESTOMAGOS				TOT
			VER	OTO	INV	PRI	
<u>Zonotrichia capensis</u>	Zca	Rp	13	16	13	30	72
<u>Diuca diuca</u>	Ddi	Rp	2	3	6	4	15
<u>Sicalis luteola</u>	Slu	Vi	-	-	11	-	11
<u>Phrygilus gayi</u>	Pga	Vi	-	-	6	-	6
<u>Phrygilus alaudinus</u>	Pal	Rp	-	-	3	-	3
<u>Phrygilus fruticeti</u>	Pfr	Vi	-	-	7	-	7
<u>Troglodytes aedon</u>	Tae	Rp	7	8	3	8	26
<u>Anairetes parulus</u>	Apa	Rp	-	11	3	7	21
<u>Colorhamphus parvirostris</u>	Cpa	Vi	-	-	7	-	7
<u>Elaenia albiceps</u>	Eal	Vp	3	-	-	7	10
<u>Leptasthenura aegithaloides</u>	Lae	Vp	3	-	2	7	12
<u>Thripophaea humicola</u>	Thu	Rp	-	-	4	6	10
Total			28	38	65	69	200

Rp: residente permanente, Vi: visitante invernal y
Vp: visitante primaveral.

FIGURA 4: Abundancia relativa (%) de materia animal y vegetal presente en la dieta de 12 especies passeriformes de quebrada de La Flata. Línea continua indica la variación estacional.



semillas e insectos según la estación del año.

Representatividad de la muestra.

En las curvas de saturación trófica (Fig.5), se observa que la diversidad trófica de Zonotrichia capensis se estabiliza entre los 8 a 10 estómagos analizados.

Las especies granívoras e insectívoras (Fig. 6) estabilizan sus diversidades tróficas a diferentes tamaños muestrales, Elaenia albiceps y L. aegithaloides (Fig. 6b) sólo comenzarían a estabilizar sus curvas con 10 estómagos.

FIGURA 5: Variación estacional de las curvas de saturación de la diversidad trófica acumulativa en relación al tamaño de la muestra para Zonotrichia capensis.

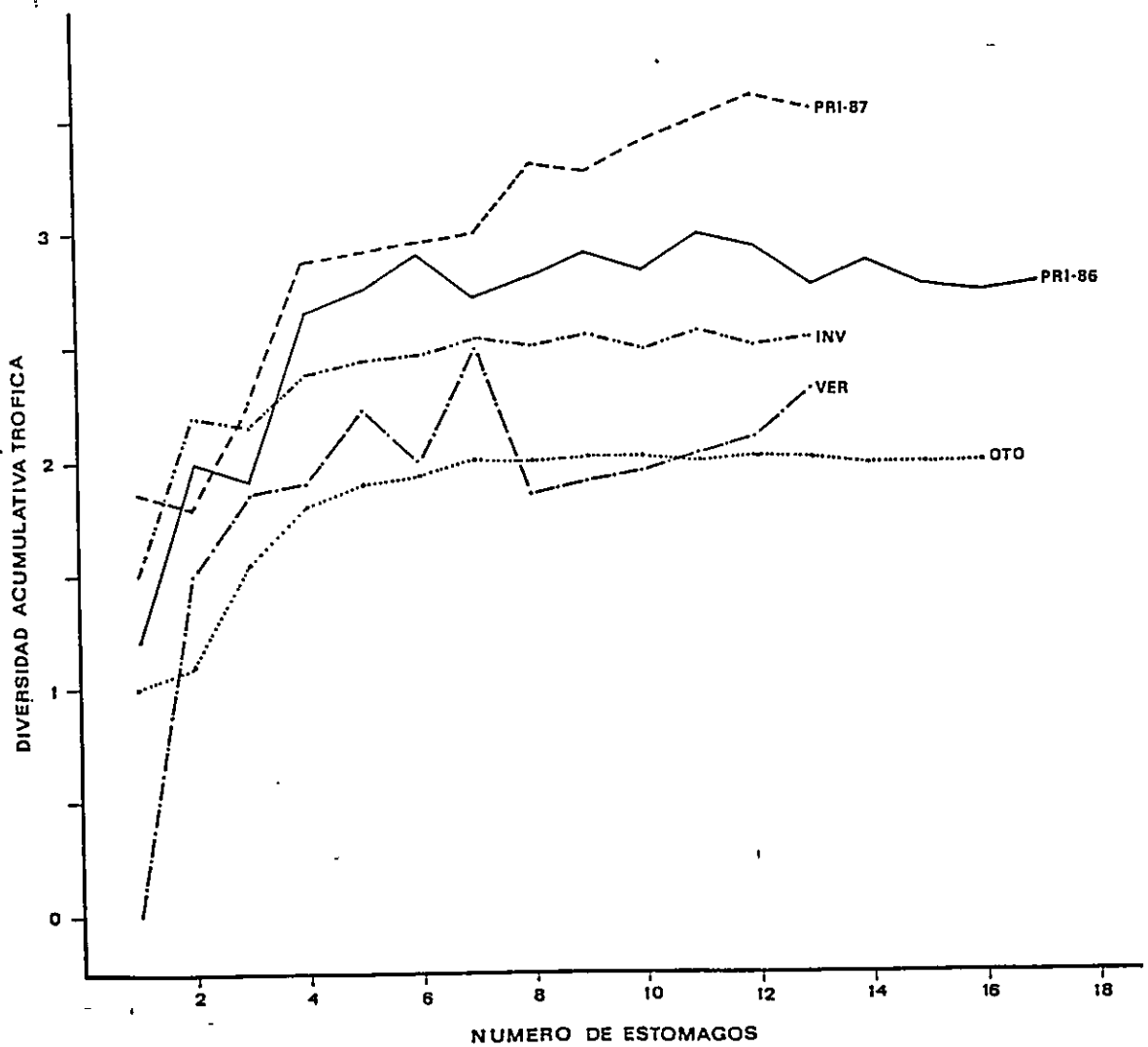
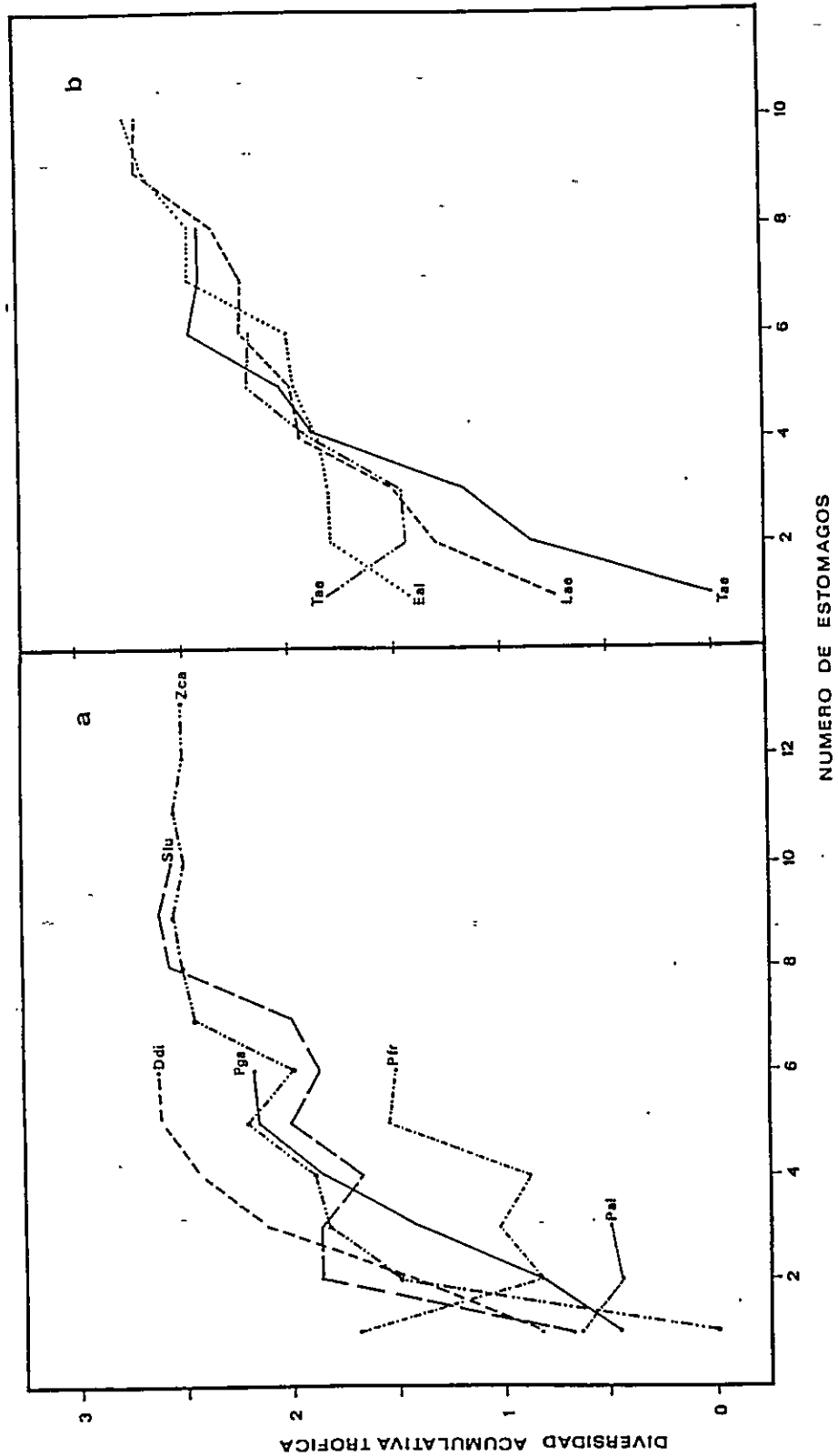


FIGURA 6: Curvas de saturación de la diversidad acumulativa trófica en relación al tamaño de la muestra para las aves granívoras en invierno (a) y las aves insectívoras en primavera (b). Para clave de nombres ver tabla 1.



III.III.2 CARACTERIZACION CUANTITATIVA DE LAS CATEGORIAS TROFICAS.

Granívoras.

Las especies visitantes invernales P. gavi, P. fruticeti, P. alaudinus y S. luteola (Tabla 12) consumen entre un 98 a 100% de semillas, al igual que D. diuca (Tabla 13), residente permanente. Todos los estómagos de estas especies contienen semillas, sólo uno o dos estómagos contienen insectos y en bajas proporciones.

Z. capensis, residente dominante del área, cambia el porcentaje de insectos ingeridos entre 2% en invierno a un 23% primavera (Tabla 14). Los dos periodos primaverales muestran cambios en el porcentaje de insectos en la dieta, el promedio de presas consumidas y la diversidad.

Todos los estómagos analizados de las granívoras tienen gastrolitos, representando un 40 a 60 % del peso seco del contenido estomacal (Tabla 15). Las piedrecillas son indispensables para realizar eficazmente el proceso de molienda de las semillas (Alonso 1985).

Las granívoras, residentes y visitantes, consumen distintos tipos de semillas. Las semillas más consumidas corresponden a Erodium cicutarium, especie introducida, (Compositae, tipo 1) y Opuntia spp. (Cactaceae, tipo 4), que están disponibles durante todo el año en el área de estudio.

Tabla 12

DIETA INVERNAL DE Sicalis luteola (Slu), Phrygilus fruticeti (Pfr), Phrygilus gayi (Pga) y Phrygilus alaudinus (Pal). Abundancia relativa (%) de cada tipo de presa, número de estómagos analizados y promedio de presas por estómago, diversidad (B) y diversidad estandarizada (Best.).

	Slu	Pfr	Pga	Pal
SEMILLAS				
1	---	56,74	10,98	---
2	16,90	---	28,23	---
3	---	13,72	---	8,05
4	9,49	26,28	33,73	90,73
6	---	---	0,78	---
7	---	0,90	3,53	---
13	5,09	---	---	---
14	2,78	---	4,71	---
15	0,23	---	---	---
17	10,65	---	17,25	---
19	---	---	---	0,98
20	9,72	0,23	---	---
21	37,50	---	0,78	---
25	---	0,45	---	---
28	7,64	---	---	---
TOT SEM	99,35	98,35	100,00	99,76
INSECTOS				
Formicidae	0,46	1,63	---	0,08
larvas ins.	---	---	---	0,08
TOT INS	0,46	1,63	0,0	0,16

n ^o estómagos	10	7	6	3
x presas	43,20	74,14	42,50	410,00

B	4,80	2,44	7,89	1,21
Best.	0,42	0,24	0,11	0,04

Tabla 13

DIETA ESTACIONAL DE Diuca diuca. Abundancia relativa (%) de cada presa, número de estómagos, promedio de presas por estación y diversidad (B).

PRESAS	VERANO	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA
SEMILLAS				
1	91,03	36,36	0,76	61,25
3	---	9,09	---	---
4	---	---	14,34	---
6	---	---	1,89	---
10	---	1,82	---	---
13	---	---	1,13	2,77
14	---	---	32,45	---
15	---	18,18	17,74	---
16	---	---	7,92	---
18	6,41	---	2,26	---
20	---	23,64	---	20,41
29	---	10,91	18,49	---
33	---	---	---	12,11
34	---	---	---	0,35
TOT SEM	97,44	100,00	100,00	96,86
INSECTOS				
Buprestidae	2,56	---	---	---
larvas ins.	---	---	---	3,11
TOT INS	2,56	0,0	0,0	3,11
n ^o estómagos	2	3	6	4
x presas	39,0	18,3	44,17	72,25
B	1,20	4,14	5,01	2,31

Tabla 15

VARIACION ESTACIONAL DE LA DIETA DE Zonotrichia capensis.
Se indica la abundancia relativa (%) de cada presa, número de estómagos analizados y promedio de presas por estómago, diversidad (B) y diversidad estandarizada (Best.)

PRESAS	VERANO	OTOÑO	INVIERNO	PRIMA-1986	PRIMA-1987
Semillas					
1	10.89	20.07	42.73	6.51	26.84
2	9.92	11.11	1.34	29.24	2.22
3	0.86	23.36	---	---	---
4	56.20	17.93	21.32	37.63	7.69
5	1.94	2.27	---	0.27	1.71
6	4.53	2.27	3.23	0.48	10.94
7	3.67	2.14	5.65	2.49	7.69
8	---	6.18	3.23	0.55	1.02
9	0.65	0.63	0.24	---	---
10	---	8.84	---	---	---
11	0.11	---	---	---	---
12	---	0.12	0.24	---	---
14	---	---	15.27	---	---
19	---	---	---	0.21	---
20	0.54	---	---	0.76	2.39
21	---	---	---	9.63	---
23	---	---	---	0.34	4.96
28	0.54	---	---	---	---
29	3.45	---	3.80	2.98	---
31	---	---	---	0.62	---
32	---	---	5.33	1.94	0.34
35	---	---	---	0.14	---
nn	---	---	---	0.28	---
TOT SEM	93.31	94.95	99.76	94.11	78.12
Insectos					
coleopt.	0.65	---	---	2.63	5.81
carabid.	0.21	---	---	0.14	1.30
cerambi.	---	---	---	0.14	1.20
sylphid.	0.11	---	---	0.83	0.85
curculi.	1.29	0.50	0.16	0.07	4.27
scarabi.	---	---	---	---	0.85
coccine.	0.21	---	---	---	---
formici.	3.45	4.54	0.08	1.32	1.71
miridae	0.11	---	---	---	---
isidae	---	---	---	0.21	3.25
tettigo.	---	---	---	0.07	1.03
vespida.	0.11	---	---	---	---
larvas	0.54	---	---	0.42	1.37
colemba.	---	---	---	---	0.51
otros	---	---	---	---	0.51
TOT INS	6.69	5.04	0.24	5.89	21.88

Nº estóm.	13	16	13	17	13
x presas	92.62	49.50	95.23	85.06	45.67

B	2.9059	6.4687	3.8297	4.1044	9.3356
Best.	0.0489	0.1402	0.0726	0.0796	0.2137

Tabla 15

PESO SECO (gr) Y PORCENTAJE (%) DE ALIMENTO Y GASTROLITOS PRESENTES EN LOS ESTOMAGOS DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS. Las especies están agrupadas por preferencias tróficas.

ESPECIE	PESO SECO		PORCENTAJE	
	Alimento	Gastrolitos	Alimento	Gastrolitos
Pfr	0,147	0,180	44,88	55,12
Ddi	0,127	0,135	44,80	55,20
Zca	0,070	0,078	47,19	52,81
Slu	0,051	0,066	43,68	56,32
Pal	0,109	0,083	56,66	43,34
Pga	0,043	0,039	52,00	48,00
Thu	0,069	0,035	66,51	33,49
Eal	0,035	---	100,00	---
Tae	0,020	---	100,00	---
Cpa	0,020	---	100,00	---
Apa	0,015	---	100,00	---
Lae	0,009	---	100,00	---

Diversidad trófica

En invierno, las granívoras visitantes, P. alaudinus y P. fruticeti, tienen diversidad trófica baja (Tabla 12). Consumen preferentemente un tipo de semilla, que representa más del 50% del total de presas por estómago, y su amplitud trófica se limita a cuatro o cinco tipos de semillas más. D. diuca, S. luteola y P. gayi son las granívoras con mayor diversidad trófica (Tablas 12 y 13). Estas especies no tienen preferencia marcada por un tipo de semillas en particular y consumen mayor número de tipos de semillas por estómago. Z. capensis tiene diversidad intermedia, (3,83), porque consume diversos tipos de semillas y en proporciones variables (Tabla 14). Z. capensis mostró la mayor diversidad en la primavera de 1987 (Tabla 14), por la incorporación de insectos a su dieta.

Sobreposición trófica

En invierno sobreponen sus nichos tróficos Z. capensis, P. fruticeti y P. gayi (Tabla 16), al utilizar de preferencia dos tipos de semillas (Erodium sp y Opuntia spp.). P. gayi y P. alaudinus se sobreponen al consumir Opuntia spp.

D. diuca, residente, y S. luteola, visitante, no sobreponen sus dietas con otras especies, al consumir tipos de semillas diferentes que, si llegan a estar en

otras dietas, se encuentran en proporciones bajas.

Tabla 16

INVIERNO: MATRIZ DE SOBREPOSICION TROFICA DE LAS ESPECIES GRANIVORAS. (Para las clave por especie ver tabla 11).

	Zca	Ddi	Slu	Pfr	Pga
Ddi	36,92				
Slu	41,35	14,19			
Pfr	72,72	1,30	35,28		
Pga	58,88	30,72	20,85	53,06	
Pal	22,76	15,77	10,43	30,70	54,48

Z. capensis cambia su dieta estacionalmente. Los periodos de primavera 1986 y verano 1987 y de otoño, invierno y primavera 1987 son similares (Tabla 17a). Z. capensis en los dos periodos primaverales consecutivos no tiene sobreposición trófica, porque los tipos de semillas y abundancia relativa de insectos consumidos cambia.

Los cambios estacionales en la dieta de D. diuca muestran tendencias de sobreposición trófica sólo entre verano y primavera (Tabla 17b), al utilizar preferentemente un tipo de semilla (E. cicutarium).

Tabla 17

RESIDENTES GRANIVORAS: MATRIZ DE SOBREPOSICION TROFICA DE Zonotrichia capensis (A) y Diuca diuca (B) ENTRE LAS ESTACIONES MUESTREADAS.

Zonotrichia capensis (A)

	PRIM-86	VERANO	OTOÑO	INVIERNO
VERANO	86,69			
OTOÑO	37,32	40,55		
INVIERNO	49,22	39,28	79,64	
PRIM-87	39,48	53,25	64,62	59,24

Diuca diuca (B)

	VERANO	OTOÑO	INVIERNO
VERANO	---		
OTOÑO	33,93	---	
INVIERNO	0,99	31,15	---
PRIMAVERA	67,28	64,99	2,46

Las dos especies residentes (Z. capensis y D. diuca) tienen sobreposición trófica sólo en otoño (67.06%) por el consumo de semillas de E. cicutarium (tipo 1).

Insectívoras.

Las residentes I. aedon y Anairetes parulus consumen exclusivamente insectos en primavera (Tablas 18 y 19). En las otras estaciones consumen bajas proporciones de semillas, presentes en el 80% de los estómagos. Leptasthenura aegithaloides, también residente, consume exclusivamente insectos, que cambian en importancia relativa a través del año (Tabla 20).

Colorhamphus parvirostris, visitante invernal, consume exclusivamente insectos (Tabla 21). Su presencia en el área coincide con las estaciones de baja densidad de insectos.

Elaenia albiceps, visitante primaveral, ingiere insectos en primavera (98.1%), Sin embargo, también consume materia vegetal en verano, especialmente frutos de Aristotelia chilensis (Tabla 21).

Diversidad trófica

Las tres insectívoras residentes (Tabla 18, 19 y 20) aumentan el número de tipos de presas que consumen en primavera y verano respecto al de otoño e invierno. Sólo A. parulus tiene mayor amplitud trófica en invierno, sin

Tabla 18

DIETA ESTACIONAL DE Troglodytes aedon. Abundancia relativa (%) de cada presa, número de estómagos, promedio de presas por estómago y diversidad (B).

PRESAS	VERANO	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA
SEMILLAS				
4	---	0,33	---	---
7	9,57	---	---	---
14	---	3,92	4,25	---
29	---	0,33	---	---
38	---	1,31	2,13	---
TOT SEM	9,57	5,89	6,38	0,0
INSECTOS				
Curculionidae	10,64	9,81	6,38	2,86
Cerambycidae	4,25	0,33	2,13	4,76
Carabidae	2,13	---	2,13	---
Syrphidae	1,06	---	---	---
Histeridae	---	1,63	---	---
Pselaphidae	---	---	---	0,95
otros Coleop.	14,89	11,76	17,02	13,33
Formicidae	27,65	65,36	44,68	16,19
otros Hymenop.	9,58	1,63	2,13	5,71
Isidae	14,89	0,33	---	15,24
Fulgoridae	---	---	---	0,95
otros Homopter.	---	---	---	0,95
Hemiptera	1,06	0,98	2,13	35,24
Lepidoptera	---	0,65	---	---
larvas ins.	3,19	0,65	14,98	2,86
no determinad.	1,06	---	2,13	0,95
TOT INS	90,43	94,11	93,62	100,00
Arañas	---	0,98	---	---

n ^o estómagos	7	8	3	8
x presas	13,43	38,25	15,67	13,12
B	6,49	2,21	3,85	5,03

Tabla 19

DIETA ESTACIONAL DE Anairetes parulus. Abundancia relativa (%) de cada presa, número de estómagos, promedio de presas por estómago y diversidad (B).

PRESAS	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA
SEMILLAS			
37	7,04	---	---
TOT SEM	7,04	0,0	0,0
INSECTOS			
Curculionidae	---	10,42	0,76
Cerambycidae	4,69	14,58	18,18
Carabidae	2,82	---	---
Pselaphidae	2,35	---	---
otros Coleo.	51,17	12,50	6,06
Formicidae	1,41	---	---
otros Hymenop.	6,10	12,60	18,94
Psyllidae	9,39	14,58	---
Mycetophilidae	0,47	---	---
Calliphoridae	0,47	---	---
otros Dipter.	---	4,17	---
Orthoptera	0,47	---	12,12
larvas ins.	5,63	6,25	3,79
no determin.	5,16	16,66	23,48
TOT INS	92,95	100,00	100,00
n ^o estómagos	11	3	7
x presas	19,36	16,0	18,86
B	3,46	7,99	6,95

Tabla 20

DIETA ESTACIONAL DE Leptasthenura aegithaloides. Abundancia relativa (%) de cada presa, número de estómagos, promedio de presas por estómagos y diversidad (B).

PRESAS	VERANO	OTO-INV	PRIMAVERA
INSECTOS			
Curculionidae	5,00	20,00	15,86
Pselaphidae	10,00	---	---
otros Coleop.	5,00	52,00	7,59
Formicidae	35,00	---	28,28
Isidae	27,50	---	2,07
Psyllidae	---	16,00	2,07
Hemiptera	---	---	15,86
Diptera	---	4,00	3,45
Orthoptera	---	---	0,69
larvas ins.	17,50	4,00	22,07
no determinad.	---	---	0,69
TOT INS	100,00	96,00	100,00
Arañas	---	---	---
n ^o estómagos	3	2	7
x presas	13,33	12,5	20,71
B	4,10	2,93	5,35

Tabla 21

DIETA DE Elaenia albiceps (A) y Colorhamphus parvirostris (B). Abundancia relativa (%) de cada presa, número de estómagos y promedio de presas por estómago.

<u>Elaenia albiceps</u> (A)		
PRESAS	VERANO	PRIMAVERA
SEMILLAS		
35	25,00	1,22
40	16,67	---
TOT SEM	41,67	1,22
INSECTOS		
Syrphidae	---	19,51
Cerambycidae	---	8,54
otros Coleop.	16,67	---
Formicidae	---	3,66
otros Hymenop.	---	7,32
Isidae	33,33	3,66
Pentatomidae	---	3,66
Hemiptera	---	21,95
larvas ins.	8,33	28,05
no detemin.	---	2,44
TOT INS	54,33	98,79
n° estómagos	3	7
x presas	12,40	11,71

<u>Colorhamphus parvirostris</u> (B)	
PRESAS	INVIERNO
INSECTOS	
Curculionidae	5,56
Cerambycidae	1,58
Chrysomelidae	1,58
otros Coleop.	5,56
Formicidae	35,19
otros Hymenop.	11,11
Syrphidae	3,70
Hemiptera	11,11
larvas ins.	12,96
TOT INS	100,00
n° estómagos	7
x presas	13,50

ningún tipo de presa preferido.

Sobreposición trófica.

Las residentes sobreponen su dieta con las visitantes primaverales e invernales. En primavera, E. albiceps sobrepone su dieta con I. aedon y L. aegithaloides, y principalmente con la especie omnívora I. humicola (Tabla 22). En invierno, C. parvirrostris, visitante invernal, sobrepone su dieta con I. aedon, A. parulus y I. humicola (Tabla 23).

Las residentes sobreponen sus dietas solo en invierno y L. aegithaloides no sobrepone su dieta con otras residentes en ninguna estación (Tabla 22 y 23).

I. aedon presenta sobreposición trófica entre otoño e invierno (71,1%), al consumir de preferencia formicidos y coleópteros. En los otros períodos del año mantiene la tendencia a consumir estos dos grupos, en menor importancia y con baja sobreposición.

En otoño, A. parulus consume de preferencia coleópteros (51.2% del total). En invierno y primavera no presenta preferencia marcada hacia algún tipo de presa y muestra sobreposición entre estas estaciones (78%).

Omnívoras.

I. humicola consume similar proporción de semillas e

Tabla 22

PRIMAVERA: MATRIZ DE SOBREPOSICION TROFICA DE LAS ESPECIES INSECTIVORAS. Se incluye a Zonotrichia capensis por consumir insectos, clave de especies ver tabla 1.

	Tae	Lae	Eal	Apa	Thu
Lae	29,5				
Eal	76,8	79,4			
Apa	24,6	29,9	24,0		
Thu	22,1	52,9	89,1	17,3	
Zca	17,4	17,9	7,2	14,0	2,2

Tabla 23

INVIERNO: MATRIZ DE SOBREPOSICION TROFICA DE LAS ESPECIES INSECTIVORAS. Para clave de especies ver tabla 1.

	Apa	Tae	Thu	Lae
Tae	60,13			
Thu	10,92	82,14		
Lae	33,40	34,35	2,49	
Cpa	66,48	75,95	79,02	14,49

insectos (Tabla 24). Al igual que las especies granívoras, tiene gastrolitos en su dieta (Tabla 15), que representan más del 30% del peso seco del contenido gástrico. Las semillas junto con los gastrolitos sugieren conducta omnívora, ya descrita en trabajos anteriores (López et al 1986). Esta especie tiene baja sobreposición entre los dos periodos registrados (25,59%), al cambiar los tipos de semillas e insectos más consumidos.

Tabla 24

DIETA ESTACIONAL DE Thripophaqa humicola. Abundancia relativa (%) de cada presa, número de estómagos, promedio de presas por estómago y diversidad (B).

PRESAS	OTO-INV	PRI-VER
SEMILLAS		
2	5,12	4,00
4	5,42	1,00
6	34,94	1,00
23	---	7,00
25	---	35,00
29	0,90	---
31	1,20	---
33	0,90	---
34	1,81	---
36	---	6,00
46	---	5,00
48	0,30	---
TOT SEM	50,59	59,00
INSECTOS		
Curculionidae	---	5,00
otros Coleop.	1,20	8,00
Cicadellidae	0,90	---
Formicidae	45,18	17,00
Isidae	0,30	4,00
larvas ins.	1,51	7,00
no determin.	0,30	---
TOT INS	49,09	41,00
n° estómagos	4	6
x presas	83,50	16,67
B	3,00	5,57

III.III.3 PARAMETROS TROFICOS.

Promedio de presas por estómago.

Las granívoras consumen, en promedio, siete veces más presas que las insectívoras, y además I. humicola, omnívora, ocupa un lugar intermedio (Tabla 25).

Las granívoras pueden consumir entre 40 a 75 presas por individuo durante las primeras 4 horas de la mañana (6am. a 10am). P. alaudinus consume 410 presas promedio.

Las insectívoras consumen de 13 a 21 presas por estómago durante las primeras horas del día (6am a 10am) (Tabla 25). I. humicola consume más del doble de presas que todas las insectívoras estudiadas.

La Figura 7 muestra que las granívoras pesan el doble que las insectívoras y consumen siete veces más presas, luego el mayor número de presas por individuo no es solo efecto de la diferencia en tamaño, expresada en peso corporal. S. luteola (granívora) y E. albiceps (insectívora) tienen tamaño similar, aproximadamente 16 grs, pero la primera consume más del triple de presas. El mayor número de presas en la dieta de granívoras se debería al menor valor energético de las semillas respecto a los insectos.

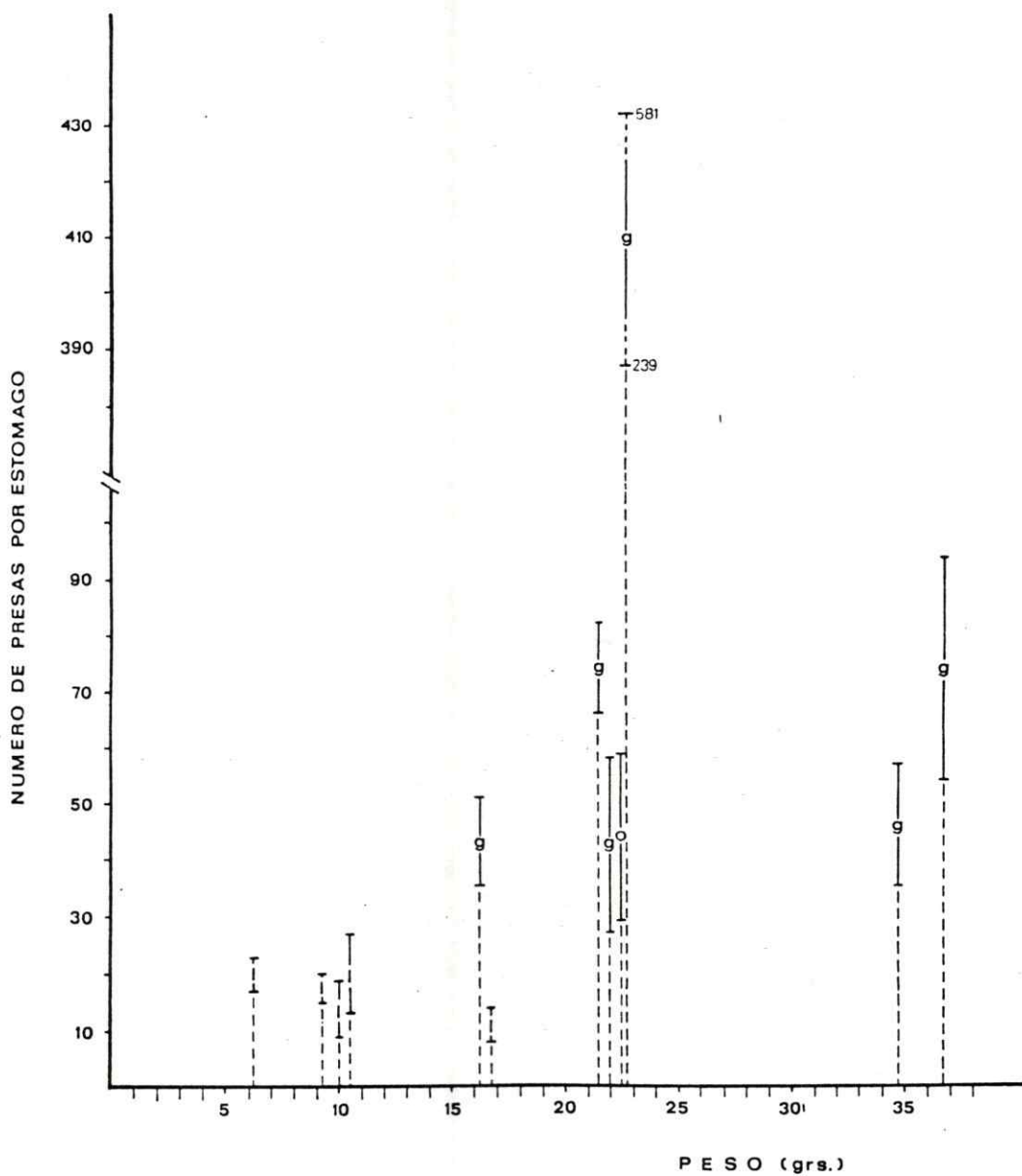
Debido a las diferentes velocidades de degradación de semillas e insectos no se pueden comparar los pesos secos

Tabla 25

PROMEDIO DE PRESAS POR ESTOMAGO EN LAS ESPECIES ANALIZADAS. Se consideran todos los estómagos obtenidos por especie.

ESPECIE	PROMEDIO	± lee
<u>Phrygilus alaudinus</u>	410,00	±171,24
<u>Phrygilus fruticeti</u>	74,14	± 19,98
<u>Zonotrichia capensis</u>	73,64	± 7,82
<u>Diuca diuca</u>	45,80	± 10,80
<u>Sicalis luteola</u>	43,40	± 8,28
<u>Phrygilus gavi</u>	42,50	± 16,03
<u>Thripophaqa humicola</u>	43,90	± 15,41
<u>Troglodytes aedon</u>	20,08	± 7,17
<u>Anairetes parulus</u>	19,68	± 2,73
<u>Leptasthenura aegithaloides</u>	17,50	± 2,61
<u>Colorhamphus parvirostris</u>	13,75	± 5,21
<u>Elaenia albiceps</u>	10,60	± 3,24

FIGURA 7: Promedio de presas consumidas por estómago en relación al peso corporal para las 12 aves en estudio. En el gráfico se indica la preferencia trófica de cada especie como g (granívora), i (insectívora) y o (omnívora), además de $\pm 2\sigma$ (línea continua).



del contenido gástrico entre estos grupos.

Amplitud de nicho estandarizada.

Las especies residentes granívoras e insectívoras incorporan diferentes tipos de presas y en proporciones diferentes durante el año. Al estandarizar los valores de amplitud de nicho se están considerando estos cambios de dieta (Tabla 26). Z. capensis tiene mayor amplitud en primavera (1987), por la presencia de insectos en su dieta. En las otras estaciones del año, la amplitud baja por la ausencia de insectos o la preferencia notoria por semillas de Erodium y Opuntia principalmente (Tabla 14). D. diuca tiene mayor amplitud de nicho trófico en otoño e invierno, en los que aumenta los tipos de presas consumidas, sin preferencia marcada hacia alguno en especial.

Las especies insectívoras y omnívoras tienen amplitudes tróficas que cambian estacionalmente, variando el valor porcentual de los diferentes tipos de presas consumidos más que el número de tipos de presas ingeridos. I. aedon, insectívora, tiene baja amplitud durante otoño e invierno, cuando se alimenta preferentemente de formícidos (65% y 45% del total respectivamente), consumiendo otros tipos de insectos y semillas en proporciones muy bajas. Durante primavera y verano no tiene preferencia hacia un grupo determinado. I. humicola, omnívora, muestra

tendencia a aumentar su amplitud en primavera-verano, disminuyendola en otoño-invierno. Su preferencia por formicidos y semillas de compuestas (tipo 6) disminuye en primavera y verano. A. parulus, insectívora, tiene mayor amplitud en invierno y primavera que en otoño; cuando más del 50% de los tipos consumidos son coleópteros. En cambio, en las otras dos estaciones, aunque disminuye el número de tipos de presas consumidos no tiene un tipo preferido.

Tabla 26

AMPLITUD DE NICHOS TROFICOS ESTANDARIZADA Y NUMERO DE CATEGORIAS DE PRESAS POR ESPECIE (n). El número de categorías (n) corresponde a las diferentes especies identificadas.

ESPECIE	VER	OTO	INV	PRI	n
Zca	0,050	0,014	0,073	0,214	40
Ddi	0,013	0,026	0,026	0,082	17
Thu	--	--	0,111	0,254	19
Tae	0,250	0,055	0,130	0,183	25
Apa	--	0,164	0,466	0,394	19

III.IV CORRELACIONES

Aves passeriformes y recursos tróficos.

Las aves passeriformes se agrupan según sus preferencias tróficas en granívoras (8 spp) e insectívoras (7 spp).

Las fluctuaciones en riqueza, abundancia y diversidad del conjunto de aves del área se correlacionan positivamente con las variaciones de las granívoras (Tabla 27), tanto en abundancia relativa como en riqueza de especies ($r_s = 0,89$, $P = 0,001$). Las aves insectívoras se correlacionan negativamente con el conjunto de passeriformes ($r_s = -0,83$, $P = 0,001$). Al comparar las variaciones de estos tres parámetros entre granívoras e insectívoras se obtiene una correlación negativa ($r = -0,72$, $p < 0,01$). Las granívoras aumentan en los periodos otoño e invierno y las insectívoras durante primavera y verano.

No hay correlaciones entre la variación temporal de diversidad y abundancia del conjunto de aves passeriformes, granívoras e insectívoras con las fluctuaciones de los recursos tróficos utilizados (Tabla 28).

La mayor abundancia de granívoras ocurre en los meses siguientes a los dos meses de mayor abundancia de semillas en el área, como abril y agosto, (Figura 8). No se encontró correlación al considerar un retardo en la

Tabla 27

VARIACION MENSUAL EN RIQUEZA (S), ABUNDANCIA RELATIVA (A.R) Y DIVERSIDAD (H') DE LAS AVES PASERIFORMES INSECTIVORAS Y GRANIVORAS.

MES	INSECTIVORAS			GRANIVORAS		
	S	A.R	H'	S	A.R	H'
v ENE	7	30,51	1,80	2	42,37	0,79
e FEB	7	44,61	1,81	2	36,92	0,60
r MAR	5	53,70	1,38	2	25,93	0,42
o ABR	4	20,00	0,98	4	53,33	0,92
t MAY	5	39,39	1,29	5	37,88	0,88
o JUN	4	34,85	1,21	8	46,43	1,18
i JUL	6	22,22	1,70	8	44,44	1,31
n AGO	7	26,23	1,77	7	47,54	1,15
v SEP	8	20,98	1,99	5	60,49	1,02
p OCT	6	36,73	1,69	5	42,86	0,83
r NOV	7	43,75	1,77	2	35,42	0,68
i DIC	8	48,99	1,95	2	34,69	0,60

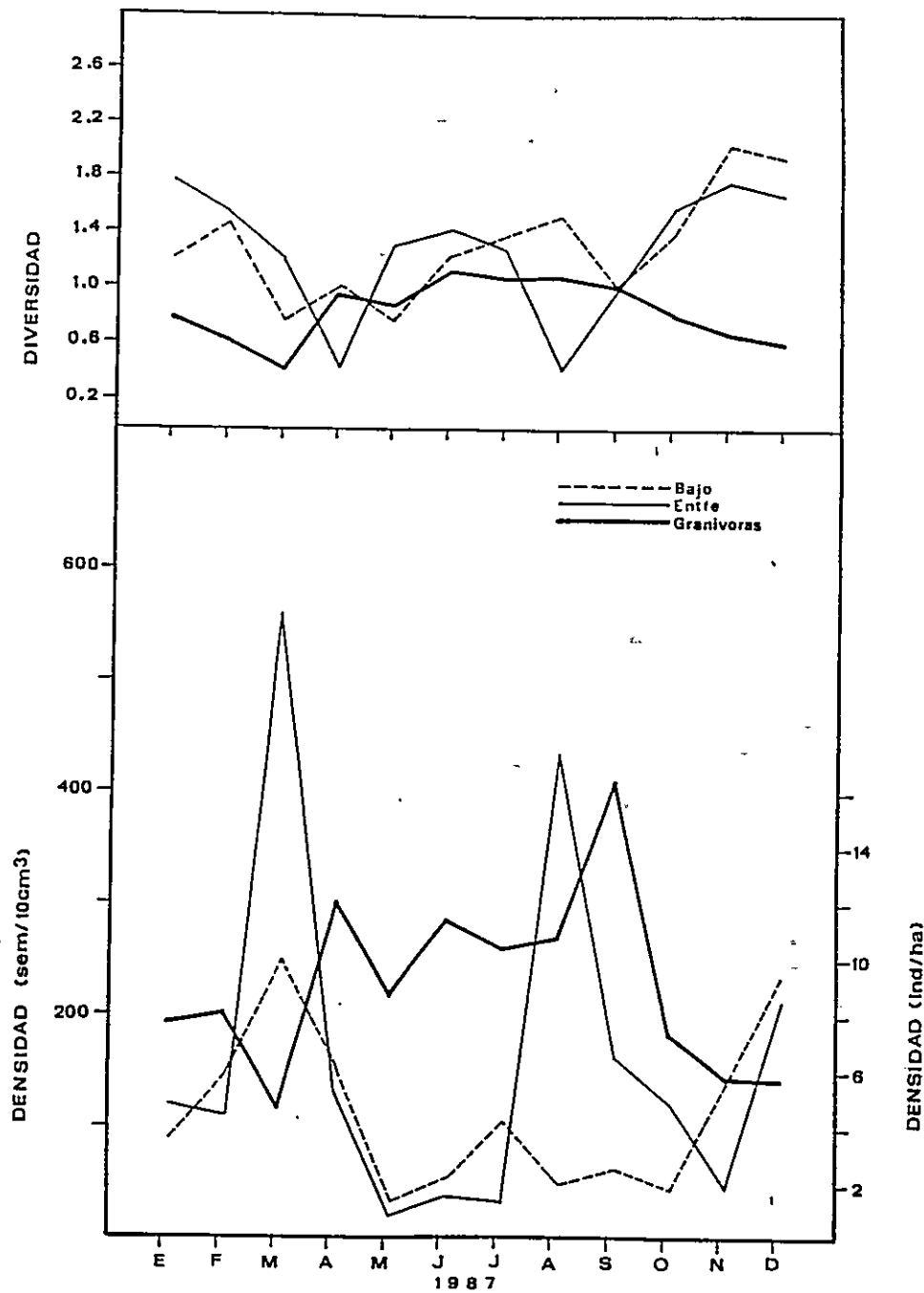
Tabla 28

CORRELACION ENTRE ABUNDANCIA (D) Y DIVERSIDAD (H') DE LAS AVES PASERIFORMES Y LOS RECURSOS TROFICOS. Se entrega el coeficiente de correlación por rangos de Spearman.

	TOTAL AVES		GRANIVORAS		INSECTÍVORAS	
	D	H'	D	H'	D	H'
D.sex	0,038		0,266		-0,035	
D.scu	-0,207		-0,028		-0,063	
D.isu	-0,606		-0,456		0,609	
D.ifo	-0,659		-0,432		0,302	
H'sex	-0,494	0,133	-0,601	-0,434	0,406	-0,489
H'scu	0,518	0,301	-0,203	-0,112	0,288	-0,076
H'isu	-0,541	0,216	-0,022	0,151	0,0	0,129
H'ifo	0,281	0,043	0,151	-0,022	0,086	0,043

Clave: sex: semillas expuesto; scu: semillas cubierto;
isu: insectos suelo; ifo: insectos follaje.

FIGURA 8: Variación mensual en la abundancia y diversidad de las aves granívoras y semillas en el área de estudio. La diversidad se estimó con el índice de Shannon-Weaver.



respuesta a los cambios en la disponibilidad de recursos por este grupo. Esta falta de correlación se explica porque en el período invernal donde las semillas disponibles, en microhábitats abiertos y cerrados alcanzan los valores más bajos, las aves aumentan en abundancia y riqueza.

Las insectívoras aumentan desde finales de invierno (agosto-septiembre) hasta principios de verano (enero-febrero) (Fig. 9). Estos cambios no se correlacionan significativamente con las variaciones estacionales de los insectos de suelo y follaje del área (Tabla 28).

Aves granívoras y nicho trófico.

Las especies más abundantes en quebrada de La Plata son Z. capensis y D. diuca, ambas granívoras. Durante otoño e invierno llegan a esta área seis especies granívoras (Tablas 3 y 27).

Las variaciones estacionales en los tipos de presas consumidos y sus abundancias relativas (amplitud de nicho trófico) usados por Z. capensis, no se correlacionan significativamente con las variaciones estacionales de abundancia y riqueza de aves granívoras en la quebrada (Tabla 29). D. diuca muestra una tendencia de correlación positiva, no significativa, con los cambios de abundancia de las especies granívoras visitantes

FIGURA 9: Variación mensual en la abundancia y diversidad de las aves insectívoras y estacional de los insectos de suelo (ind/trampa) y de follaje (ind/árbol) en el área de estudio. La diversidad se estimó con el índice de Shannon-Wever.

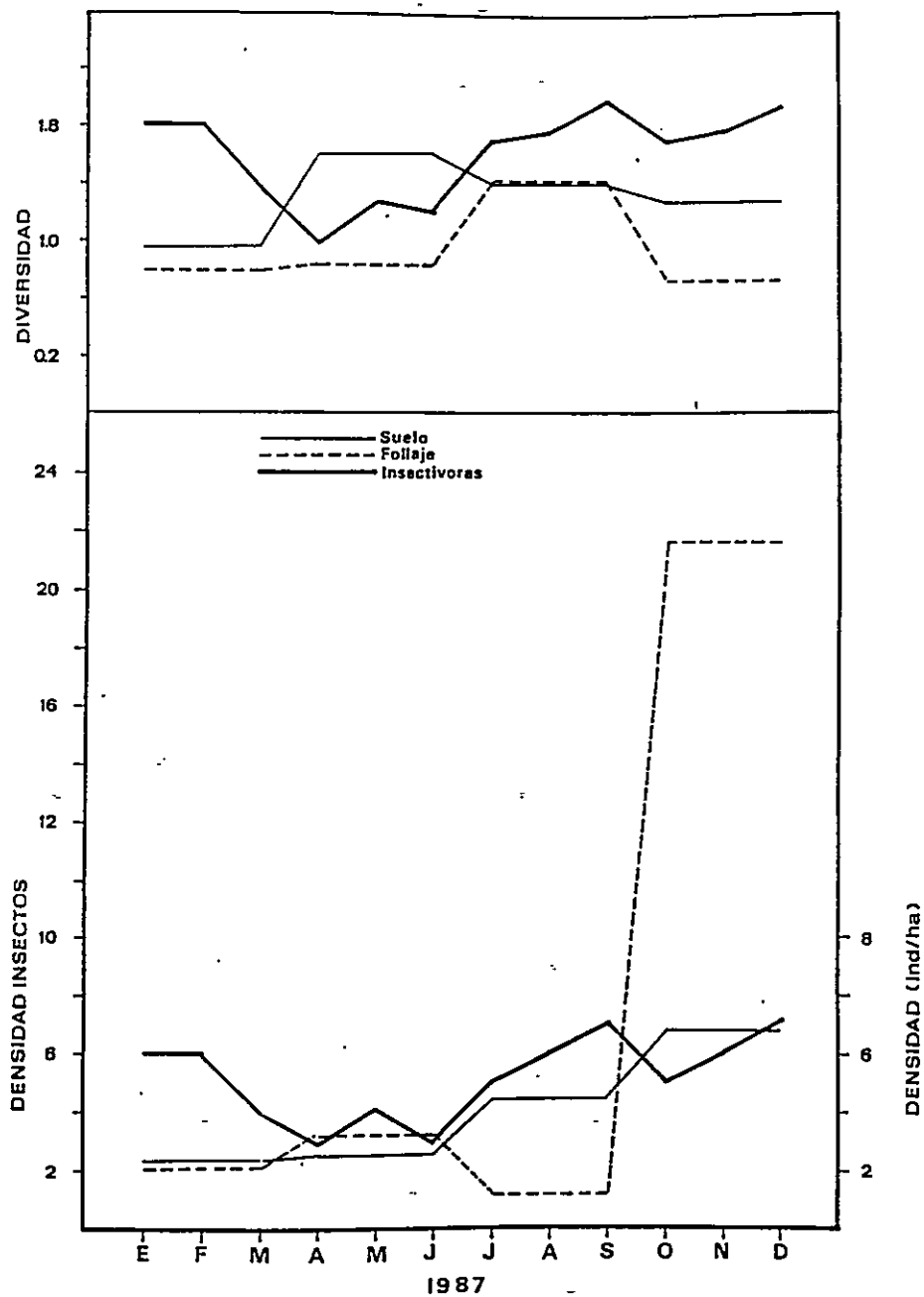


Tabla 29

CORRELACION ENTRE VARIACION ESTACIONAL DE LA AMPLITUD DEL NICHOTRÓFICO DE *Zonotrichia capensis* y *Diuca diuca* CON LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE LAS AVES GRANIVORAS VISITANTES. Coeficiente de correlación por rangos de Spearman (r_s), grado de significancia (P) y el tamaño muestral (n).

ESPECIE	r_s	P	n
RIQUEZA			
Zca	-0,6	0,298 (NS)	4
Ddi	-0,8	0,165 (NS)	4
ABUNDANCIA			
Zca	-0,4	0,165 (NS)	4
Ddi	0,8	0,298 (NS)	4

invernales.

Las respuestas de las dos especies más abundantes son diferentes frente a las mismas variaciones en los recursos.

Aves residentes y nicho trófico.

Al correlacionar las variaciones de la amplitud estandarizada de nicho trófico de las cinco especies residentes permanentes más abundantes, con los cambios en la disponibilidad de los recursos tróficos, se observó (Tabla 30) que Z. capensis, I. humicola y I. aedon muestran una tendencia positiva de cambio según las variaciones de insectos y semillas bajo cobertura, pero no es significativa.

D. diuca muestra una tendencia negativa de variación en relación a los cambios de insectos y semillas bajo cobertura. A. parulus varía de forma independiente a los recursos, no mostrando una tendencia definida.

Los rangos de variación de la probabilidad obtenida son grandes, lo cual determina que las tendencias observadas no presenten alto valor de significancia.

No se encuentra correlación significativa entre los cambios en amplitud de nicho trófico y de los recursos entre las especies residentes de quebrada de La Plata.

Tabla 30

CORRELACION ENTRE VARIACION ESTACIONAL DE LA AMPLITUD DE NICHOS DE LAS ESPECIES RESIDENTES GRANIVORAS E INSECTIVORAS CON SUS RANGOS TROFICOS. Coeficiente de correlación por rangos de Spearman (r_s) y la probabilidad de significancia estadística (P).

ESPECIE	INSECTOS				SEMILLAS			
	suelo		follaje		suelo		follaje	
	r_s	P	r_s	P	r_s	P	r_s	P
Zca	0,80	0,165	0,80	0,165	0,80	0,165	0,40	0,488
Ddi	-0,60	0,298	-0,60	0,298	-0,60	0,298	-0,20	0,729
Thu	0,89	0,121	0,89	0,121	0,89	0,121	0,00	1,0
Tae	0,60	0,298	0,60	0,298	0,60	0,298	0,20	0,729
Apa	-0,32	0,583	-0,32	0,583	-0,32	0,583	0,00	1,0

CAPITULO IV

DISCUSION

IV.I FLUCTUACIONES DE RIQUEZA Y DENSIDAD DE LAS ESPECIES PASERIFORMES DE LA QUEBRADA DE LA PLATA.

Las fluctuaciones de las aves paseriformes, como conjunto y agrupadas por sus preferencias tróficas, no se correlacionan con las fluctuaciones de los recursos tróficos, semillas e insectos de quebrada de La Plata durante 1987 (ver Tabla 28). Al omitir del análisis a las especies visitantes, invernales y primaverales, tampoco se encuentra correlación. Tales resultados no sustentan los postulados y predicciones según los cuales las variaciones en abundancia y diversidad de la taxocenosis del área de estudio, debieran correlacionarse positivamente con las fluctuaciones de los recursos utilizados.

El que las visitantes invernales abandonen el área de estudio cuando las semillas utilizadas por ellas aumentan (ver Tabla 13), apoya la idea que son otros los factores que inducen sus desplazamientos estacionales.

Las estimaciones teóricas de las demandas energéticas (KJ/día) y de los requerimientos alimenticios (gr/día) de las aves granívoras e insectívoras de la quebrada de La Plata (Anexo I), indican que éstas utilizarían, en las

condiciones más extremas, menos del 2.5% de los recursos disponibles de insectos en invierno y semillas en junio-julio. Esta estimación se realizó suponiendo que la densidad de presas muestreadas se mantiene por un mes, y comparándola con el consumo de todo el conjunto de aves en el período de máxima densidad.

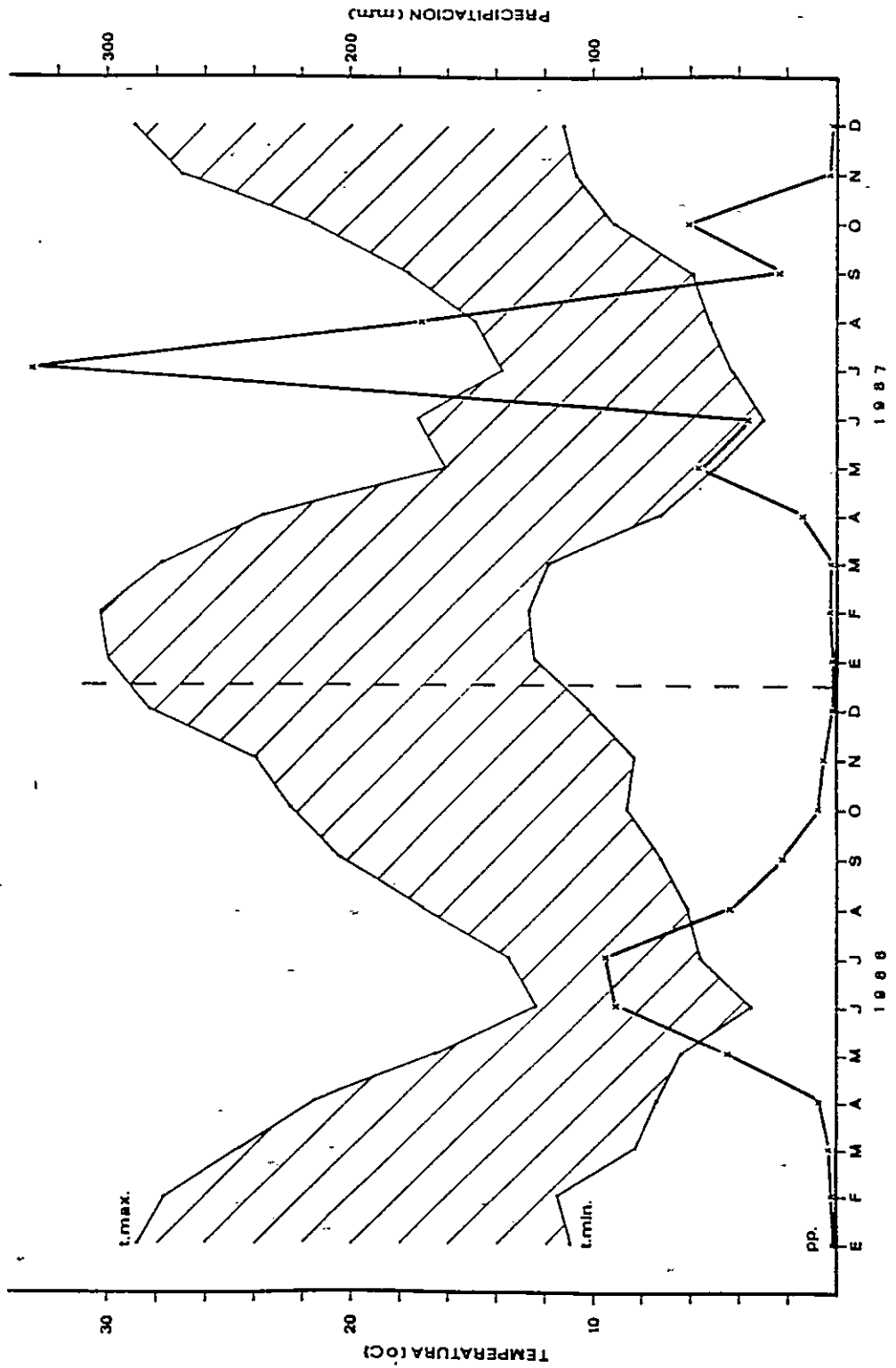
Estudios sobre demandas bioenergéticas de conjuntos de aves paseriformes de pastizales (30° a 40° lat. Norte, USA) (Wiens 1977b, Rotenberry 1980b) han mostrado que utilizan menos de 1% de los recursos disponibles, menos de la mitad de lo encontrado en este trabajo. Pulliam y Parker (1979) encontraron que sólo en años muy excepcionales las aves sufren limitaciones de sus recursos tróficos. Con pocas demostraciones empíricas se ha sugerido que los fringílidos estarían limitados por la oferta de recursos en invierno (Fretwell 1972, Pulliam et al. 1975). Los datos empíricos obtenidos en este trabajo no apoyan esta propuesta determinista, aun en las estaciones de menor disponibilidad de recursos (invierno para insectos y mayo-junio para semillas). Este resultado coincide con lo encontrado en ambientes de pastizal y matorral en USA entre los 30° a 40° lat. Norte (Wiens & Rotenberry 1980, Rotenberry 1980a).

Uno de los factores determinantes de las fluctuaciones de riqueza de especies de esta taxocenosis

podrían ser los cambios climáticos estacionales (ver Fig. 10) por las tolerancias fisiológicas de las especies a ciertos rangos de temperatura. En el invierno la temperatura mínima disminuye de manera importante bajando de 0°C, induciendo desplazamientos de las aves que habitan zonas abiertas como pastizales (Sicalis luteola, Carduelis barbatus) y áreas más altas (Phrygilus gavi y Phrygilus unicolor). En las zonas de quebradas de la cordillera de la Costa la temperatura invernal no disminuye tanto (+7°C) como en áreas abiertas y zonas de altura en la región mediterránea (+13°C) (di Castri & Hajek 1976, servicio meteorológico FACH), por lo que las especies requerirían menos energía para mantener su temperatura corporal. Esta relación se observa en aves migratorias passeriformes, granívoras y frugívoras, de zonas mediterráneas (España, 37° latitud Norte), cuyos desplazamientos están asociados a las variaciones climáticas (Herrera 1978).

La densidad total (ind/há) de aves passeriformes en quebrada de La Plata es regular, con aproximadamente 20 individuos por hectárea en promedio (ver Tabla 2). Sólo septiembre muestra un aumento considerable en la densidad (28 ind/há). Esta se repite en los dos años registrados (1986 y 1987), a pesar de que pluviométricamente son muy diferentes. La irregularidad de septiembre se explicaría en parte por los ciclos temporales de las especies

FIGURA 10: Variación mensual de la precipitación (mm) y temperatura máxima y mínima (°C) durante 1986 y 1987 en quebrada de La Plata.



visitantes, porque septiembre es el mes de transición entre la partida de las visitantes invernales y la llegada de las visitantes primaverales. También los ciclos de las especies residentes influyen en este aumento. Estas especies usan el área continuamente como fuente de alimento, refugio y nidificación. Al iniciar el período reproductivo, con la búsqueda y formación de la pareja, la densidad de individuos aumenta. Esta etapa determina un cambio conductual importante que produce un aumento poblacional por concentración, especialmente de las especies dominantes de la taxocenosis como Z. capensis y D. diuca (ver Tabla 3).

Capurro y Bucher (1982) encuentran correlación entre aumento en densidad de semillas y en densidad y riqueza de especies de aves granívoras (paseriformes y columbiformes) en los Llanos Ríojanos (aprox. 28º lat. Sur) Argentina. En esta taxocenosis hay dominancia de visitantes invernales y altitudinales, con pocas especies residentes importantes (3 de 15 spp), y Z. capensis y D. diuca son migrantes invernales. En este trabajo (Capurro & Bucher 1982) no hay datos de dietas de las especies granívoras en estudio ni de las semillas utilizadas por estas aves. Tal falta de información disminuye la confiabilidad de las interpretaciones de los cambios observados.

Un estudio realizado en quebrada de La Plata entre

1982 a 1986, utilizando otra metodología (Egli 1986), muestra que las variaciones de riqueza y composición específica tienen una tendencia a repetirse, pero cada año cambia el número de especies y su tiempo de permanencia en el área. No hay información sobre abundancia de especies para comparar. Esto confirma que cada año es un evento individual con características pluviométricas y de temperatura propias, por eso no es esperable la misma respuesta de las aves año a año. Resultados similares se han obtenido en estudios de tres años para aves passeriformes (Rotenberry et al. 1979).

La información obtenida en quebrada de La Plata revela que las fluctuaciones de aves passeriformes, en cuanto a riqueza de especies, estarían influidas por cambios en las condiciones climáticas. Los recursos no influyen en las fluctuaciones de las aves, por lo menos en quebrada de La Plata durante 1987. Todas las correlaciones realizadas no fueron significativas.

IV.II RESPUESTAS TROFICAS.

Recurso es cualquier factor ambiental directamente usado por un organismo en su beneficio, y la manera de utilizarlo puede determinar la adecuación de una especie (Wiens 1984). Andrewartha y Birch (1954) consideran que la distribución y abundancia de los organismos está determinada en gran parte por la forma en que utilizan los

recursos. Los supuestos y predicciones deterministas (ver Wiens 1984) se sustentan en el principio de competencia por los recursos tróficos, en especial los tróficos, y su papel como factores de la estructuración de las comunidades.

Más aún, el concepto de nicho trófico desarrollado por Hutchinson (1957) ha sido utilizado para defender la postura determinista al afirmar que dos especies no pueden formar parte de la misma comunidad si tienen el mismo nicho trófico.

En el caso de la quebrada de La Plata, aunque los recursos disminuyen durante el invierno, serían más que suficientes para mantener a las aves en una densidad de 20 ind/há (Anexo I). No obstante, era necesario averiguar si las variaciones en la riqueza y abundancia de aves visitantes afectaba o no las preferencias tróficas de las residentes, que son las dominantes. También, era necesario verificar si las variaciones en las cantidades de los recursos tróficos utilizados por las residentes influían en sus preferencias tróficas, expresadas como amplitud de nicho.

IV.II.1 EFECTOS DEL AUMENTO EN RIQUEZA Y DENSIDAD DE AVES.

Todas las visitantes invernales son granívoras estrictas durante su permanencia en el área, al igual que

las dos residentes granívoras, Z. capensis y D. diuca, en invierno (ver tablas 12, 13 y 14). Al evaluar la correlación de la variación anual de riqueza y abundancia de las granívoras visitantes con los cambios en la amplitud del nicho trófico de las dos residentes, se encontró que para Z. capensis no hay correlación entre sus variaciones de amplitud de nicho trófico y el aumento de especies granívoras en otoño e invierno. Al omitir del análisis a los insectos no hay cambios en este resultado. Diuca diuca tiene una tendencia de correlación positiva, no significativa, entre la variación de su amplitud de nicho trófico y el aumento de especies granívoras en el área. Esta especie aumenta el número de tipos de presas consumidas durante otoño e invierno, incorporando semillas de cardos. D. diuca aparentemente es afectada por el aumento de especies granívoras, pero un análisis más profundo revela que la causa sería su preferencia por semillas de tres a cuatro mm, que al cambiar su densidad en el ambiente inducirían un cambio conductual en D. diuca. Las visitantes invernales sobreponen sus dietas entre sí y con la residente dominante de la taxocenosis, Z. capensis. En cambio, D. diuca no sobrepone su dieta con ninguna especie (ver Tabla 16).

Estos resultados hacen necesario rechazar la hipótesis alternativa planteada sobre el efecto modulador que

tendría el aumento de especies consumidoras (visitantes invernales) en las variaciones de amplitud del nicho trófico de las residentes dominantes, contrariamente a lo que proponen los deterministas bajo condiciones en que los alimentos son limitantes. (e.g. Schoener 1965, Emlen 1966, MacArthur & Pianka 1966).

VI.II.2 EFECTOS DE LAS FLUCTUACIONES DE LOS RECURSOS TRÓFICOS SOBRE LAS AVES RESIDENTES DOMINANTES.

Ninguna de las correlaciones evaluadas para la amplitud de nicho trófico de las residentes fue estadísticamente significativa (Tabla 30).

Tres especies de diferentes hábitos tróficos como Z. capensis (granívora), T. humicola (omnívora) y T. aedon (insectívora) tienden a aumentar el número de tipos de presas consumidas simultáneamente con el aumento de la disponibilidad de ellos. Estas especies no muestran preferencia por un tipo de recurso cuando éstos aumentan su disponibilidad, como sería esperable de acuerdo a las predicciones de la teoría de forrajeo óptimo, (Pyke et al. 1977, Krebs & McCleery 1984). No existe tampoco en estas tres especies la utilización de algún recurso superabundante como propuso Schoener (1974, 1982). En cambio, sí hay una tendencia a utilizar los recursos disponibles en forma oportunista. Tripodhaga humicola se comporta como un ave omnívora al consumir semillas e insectos, y T.

aedon y Z. capensis presentan preferencia hacia un tipo de presas, semillas o insectos, sin descartar de su dieta otras presas cuando ellas aumentan en el ambiente. D. diuca muestra tendencia a especializarse en ciertos recursos cuando éstos aumentan su disponibilidad, consumiendo dos a cinco tipos de semillas. Más aun, a pesar del aumento de insectos en primavera y verano, esta especie no los come. Este comportamiento apoya la idea que la especialización es respuesta posible al aumento de los recursos. Tal comportamiento se ajustaría a las proposiciones deterministas descritas para otros grupos taxonómicos (e.g. Reptiles, Pianka 1974; Aves, MacArthur & Levins 1967).

Tales resultados muestran que, aunque energéticamente los recursos no son numericamente limitantes para las aves paseriformes en ninguna época del año, ellas pueden cambiar sus preferencias tróficas inducidas por otros factores, como son los cambios de oferta ambiental en tipos de presas. La mayoría de las residentes y visitantes en quebrada de La Plata tienen un comportamiento oportunista frente a las variaciones de los recursos. No encontramos un patrón único definido aplicable a todas las conductas observadas. Basándonos en esta información, debemos rechazar la propuesta determinista de una respuesta homogénea de las especies.

De este modo cualquier conclusión que se fundamente en un análisis parcial del problema trófico, sin considerar variación de la dieta y disponibilidad de los recursos, tendrá limitado valor teórico.

Una manera de esclarecer algunas conductas tróficas de las especies en estudio, especialmente de las residentes granívoras Z. capensis y D. diuca, dominantes de la taxocenosis, que tienen respuestas conductuales opuestas de estrategia de selección de su alimento, sería la experimentación, modificando la variable rango de semillas más abundantes. Al aumentar artificialmente la oferta de semillas de cierto rango de tamaño (3 a 4 mm) en un área de quebrada de La Plata, se esperaría encontrar una disminución del área de búsqueda de alimento de D. diuca y un consumo preferencial del rango más abundante por Z. capensis, al compararlo con otra zona donde no se altere la disponibilidad de los recursos. Esta proposición queda pendiente.

IV.III ESTRUCTURA DE COMUNIDADES.

En la posición determinista sobre de la estructura de las comunidades se propone que las comunidades están en equilibrio, entendido éste como la habilidad del sistema para retornar a su estado previo luego de una perturbación, manteniendo la estabilidad de sus componentes (ver Wiens 1983b p 439). Esto plantea una

serie de supuestos y predicciones que deberían cumplirse en las comunidades, tales como estar saturadas ecológicamente, limitadas por los recursos (especialmente tróficos) y estructuradas por la competencia (Cody 1974, Schöener 1974, Pianka 1974).

En quebrada de La Plata, el medio no está saturado ecológicamente por las aves, puesto que la tasa de demanda de suministros no está copada (Pianka 1982). Los recursos no son limitantes numérica ni energéticamente para las passeriformes del área, no existen acoplamientos entre las variaciones de recursos y las aves en estudio. Tampoco existirían relaciones competitivas interespecíficas demostrables por los recursos tróficos que generen variaciones en la dieta de las especies o exclusiones.

La taxocenosis de passeriformes de quebrada de La Plata no cumple al menos dos de los supuestos necesarios para confirmar que se encuentra en equilibrio o cercano a él, según los postulados deterministas. Una alternativa para la interpretación de estos resultados es la concepción estocástica, donde las comunidades estarían más influenciadas por agentes abióticos que por la abundancia de los recursos, y que las conductas tróficas estarían afectadas por las distintas estrategias de uso de los recursos que tiene cada especie (ver Wiens 1983a, 1983b).

Cada una de las especies de la taxocenosis de aves es capaz de reponder en distintas formas a los mismos cambios climáticos, llegada de especies visitantes y cambios en la densidad y calidad de las presas. Esta capacidad de variación hace que las aves no se ajusten a un patrón general - como los postulados y predicciones deterministas lo requieren.

La plasticidad de respuestas es tratada como dinámica temporal del nicho trófico (Pianka 1982) o conducta oportunista (Wiens 1983b). En las especies estudiadas existen cambios temporales en su papel ecológico, tales como variaciones en la estrategia de alimentación que involucren cambios en la pirámide trófica de esta taxocenosis, a través de la incorporación de presas de otras categorías, transformándose en ciertas épocas de insectívoro a omnívoro o de granívoro a omnívoro, según las fluctuaciones de los recursos (Z. capensis, T. aedon).

También los cambios conductuales reflejan la plasticidad de las respuestas de los organismos a las variaciones ambientales, tales como cambios en el tamaño del área de búsqueda de alimento y en el microhábitat de alimentación, para utilizar los recursos de mejor manera o para mantener sus preferencias tróficas (D. diuca).

Las interacciones con otras especies también pueden influir en la selección de hábitat de alimentación y en

variaciones de las conductas tróficas. La información sobre competidores potenciales para las passeriformes granívoras e insectívoras del área de estudio (Anexo III), muestra que existen otros taxa (micromamíferos, reptiles, insectos) usuarios de estos recursos. Dada la información existente sobre la disponibilidad de recursos tróficos (Anexo I), se podría suponer que la presencia de estas especies no afecta significativamente la abundancia de semillas, descartando con ello una posible interacción negativa por explotación. Además, aunque las áreas de alimentación de las passeriformes y los otros taxa sean similares, sus periodos de alimentación son generalmente diferentes (Anexo III), lo que disminuiría las probabilidades de competencia por interferencia. Por otro lado, en el área de estudio la presencia de predadores especializados en aves passeriformes es escasa (Anexo II), encontrándose sólo en primavera y no durante el día. Esto muestra que probablemente la conducta de alimentación de las passeriformes no responde a conductas para evitar exposición a los predadores.

La plasticidad de las respuestas de los organismos influye en la dificultad para encontrar conjuntos de especies que se ajusten a los patrones deterministas, en el examen y evaluación empírico de las variables consideradas en los supuestos teóricos.

El grado de predictibilidad que pueden tener ciertos patrones requiere conocer previamente los rangos de variación de respuesta que tienen las especies que conforman el conjunto, taxocenosis o comunidad en estudio.

El reconocimiento de patrones regulares en la dinámica de las comunidades otorga valor predictivo a los valores de algunos parámetros evaluados empíricamente. No obstante, esto supone un conocimiento de la biología de las especies componentes que favorece la correcta interpretación ecológica de los fenómenos.

Los resultados de esta investigación favorecen la concepción de que las comunidades estudiadas no están limitadas por los recursos y no serían reguladas por mecanismos competitivos interespecíficos, como lo postula la visión determinista. La plasticidad de los organismos para responder a las variaciones bióticas y abióticas de su ambiente, define una gama de respuestas posibles que son biológica y ecológicamente eficientes.

CAPITULO V

CONCLUSIONES

V.I TAXOCENOSIS DE AVES PASERIFORMES.

La taxocenosis de aves paseriformes de quebrada de La Plata está compuesta por 26 especies, con aves residentes y visitantes. Las residentes son dominantes en la taxocenosis y la más importante por su abundancia relativa durante todo el año, es Zonotrichia capensis, granívora. La siguen en importancia Diuca diuca, granívora, Troglodytes aedon y Anairetes parulus, insectívoras y Thripophaqa humicola, omnívora. Las otras 21 especies tienen baja representación numérica en esta taxocenosis.

La riqueza y diversidad de especies de esta taxocenosis varía durante el año. Tales fluctuaciones numéricas son moduladas por el ciclo anual de la conducta de las especies visitantes, principalmente las visitantes invernales.

La densidad de paseriformes no cambia significativamente en verano, otoño e invierno, con un promedio de 20 ind/há. Sin embargo, al comienzo de la primavera, en septiembre, la densidad aumenta, 40% sobre el promedio, porque ingresan a la zona las visitantes primaverales y comienzan a retirarse las visitantes

invernales.

Las fluctuaciones de las especies visitantes se asocian con fluctuaciones climáticas anuales de la región mediterránea semiárida y estarían relacionadas con los rangos de tolerancia fisiológica de cada especie. Las especies se desplazan a zonas con condiciones más favorables para pasar el invierno frío y lluvioso que caracteriza a esta región. Las zonas de matorral denso ofrecen mejor protección, comparadas con zonas de escasa cobertura arbustiva y zonas de altura o cordilleranas expuestas a heladas y nevadas frecuentes.

Cada año es un evento individual, caracterizado por condiciones abióticas propias, y por poblaciones compuestas de juveniles sin experiencia y adultos experimentados que hacen de esta relación un proceso dinámico irrepetible. Así, la tendencia de fluctuación anual existe, pero el número de especies, densidad y duración de la fluctuación es poco predecible.

V.II VARIACION ANUAL DE LOS RECURSOS TROFICOS.

Los recursos tróficos de las especies estudiadas son semillas e insectos. Estos recursos tienen periodos de alta y baja densidad durante el año.

Los insectos de la quebrada de La Plata tienen el

mismo ciclo anual de variación descrito para otras áreas mediterráneas de latitud similar (32° a 33° lat. Sur), que consiste en la disminución muy notoria en densidad y diversidad durante verano, otoño e invierno y el aumento estadísticamente significativo de ellos en primavera. En suelo y follaje esta tendencia de cambio es similar.

La densidad de semillas disponibles utilizadas por las aves, varía significativamente durante 1987. La menor densidad es entre mayo y julio, con dos meses de alta densidad como marzo y agosto. Los microhábitats cubiertos y expuestos tienen densidades diferentes en el invierno, cuando hay más semillas en los microhábitats expuestos. Sólo las semillas de arbustos grandes se encuentran restringidas, principalmente en microhábitats cubiertos.

La taxocenosis de aves paseriformes consume una fracción mínima (1 a 3%) del espectro de recursos utilizados disponibles en el área de estudio. En ninguna época del año estos recursos son limitantes numérica o energéticamente para las paseriformes de la quebrada de La Plata durante 1987.

V.III USO DE LOS RECURSOS TROFICOS.

Las aves no utilizan todos los recursos tróficos disponibles en el ambiente, seleccionando tipos de presas y rangos de tamaños según la abundancia y facilidad de manipulación de las presas. El tamaño y dureza de los

insectos y semillas son factores importantes para todas las aves estudiadas al decidir su consumo. La conducta de los insectos también afecta su uso como alimento.

Las granívoras estudiadas no consumen semillas más grandes que 4,5 mm y de testa dura, por ser difíciles de manipular y digerir. Las semillas muy chicas, menores que 2,5 mm, son consumidas sólo si son abundantes o se encuentran agrupadas. Las aves insectívoras utilizan insectos mayores que 2 mm de longitud en general y su límite superior está determinado por la conducta y consistencia de los insectos, pudiendo comer larvas de hasta 30 mm y ortópteros de 15 mm de longitud.

V.IV RESPUESTA TRÓFICA DE LAS AVES.

Las aves estudiadas cambian sus preferencias tróficas temporalmente. Esta variación es modulada por las preferencias tróficas de cada especie, la variación en la disponibilidad de recursos y las necesidades energéticas del ave en ese momento.

Las especies residentes, que permanecen y se alimentan en el área, cambian la composición de sus dietas entre estaciones. Sólo algunas especies granívoras e insectívoras tienen tendencias, estadísticamente no significativas, para cambiar sus preferencias tróficas según las fluctuaciones estacionales de abundancia y

diversidad de los recursos en el área (Z. capensis, T. aedon, T. humicola). Otras especies se caracterizan por una conducta selectiva al preferir ciertos tipos o rangos de tamaños de presas, aun cuando su abundancia relativa sea baja (D. diuca, L. aegithaloides). Existen algunas especies que no tienen una conducta definida estacionalmente, consumiendo los recursos sólo en algunos casos según su abundancia en el área (A. parulus).

Las especies visitantes, granívoras e insectívoras, ajustan sus preferencias tróficas a la oferta ambiental, consumiendo los recursos más abundantes del momento, comportándose como oportunistas mientras permanecen en la quebrada de La Plata.

Podría suponerse que el aumento temporal en riqueza y abundancia de aves granívoras durante otoño e invierno en quebrada de La Plata, produciría efectos ecológicos tales como cambios conductuales o exclusión competitiva en las residentes que consumen granos. Al evaluar esta posibilidad, se encuentra que las residentes no cambian sus conductas en selección de área y hora de alimentación, como tampoco sus conductas tróficas de selección de presas.

La falta de información sobre fluctuación en la disponibilidad de alimento en algunos casos, podría

inducir a pensar que se producen interacciones competitivas entre residentes y visitantes, que inducen los cambios en las preferencias tróficas de la residentes granívoras. En la quebrada de La Plata, las especies residentes no cambian sus preferencias tróficas por efecto de presiones competitivas de las visitantes.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ALONSO JC 1985. Grit in the gizzard of Spanish Sparrow (*Passer hispaniolensis*). *Die Vogelwarte* 33:135-143.
- ANDREWARTHA HG & LC BIRCH 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago. xvi + 237 pp.
- ATKINS M 1977. Insect biomass and diversity. en Thrower and Bradbury (eds) Chile-California Mediterranean Scrub Atlas. A comparative analysis. Dowden, Hutchinson and Ross. Stroudsburg, Pennsylvania, pp:180-183.
- BORROR DV, DM DELONG & CA TRIPLEHORN 1981. An introduction to the study of insects. 5th edition. Saunders College Publishing. xi + 827.
- BOZINOVIC F & RG MEDEL 1988. Body size, energetic and foraging mode of raptors in central Chile, an inference. *Oecologia* (Berlin) 75: 456-458.
- BROWN JH & RA OJEDA 1987. Granivory: patterns, processes, and consequences of seed consumption on two continents. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 60:337-349.
- CAPURRO HA & EH BUCHER 1982. Poblaciones de aves granivoras y disponibilidad de semillas en el bosque de Chumal. *ECOSUR* 9 (8):117-131.
- CATTERAL CP, WS WYATT & LJ HENDERSON 1982. Food resources, density, and reproductive success of an island Silvereye population *Zosterops lateralis*. *Ibis* 124:405-421.
- CHARNOV EL 1976a. Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *Am. Nat.* 110:141-151.
- CHARNOV EL 1976b. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor.Pop.Biol.* 9:129-136.
- CODY ML 1968. On the methods of resource division in grassland bird communities. *Am.Nat.* 102:107-148.
- CODY ML 1970. Chilean bird distribution. *Ecology* 51:455-

466.

- CODY ML 1974. Competition and the structure of bird communities. Monographs in population biology, vol.7:318pp.
- CODY ML 1980. Species packing in insectivorous bird communities: density, diversity and productivity. Separatum ex actis XVII congressus internationalis ornithologici, Deutsche Ornithologen-Gesellschaft, Berlin: 1082-1087.
- CODY ML 1981. Habitat selection in birds: the roles of vegetation structure, competitors, and productivity. BioScience 31:107-113.
- COLWELL RK & DJ FUTUYMA 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology 52:567-576.
- CONOVER WJ 1980. Practical nonparametric statistics. Wiley & Sons. 493pp.
- DIAMOND JM 1975. Assembly of species communities. in Cody ML & JM Diamond (eds.) Ecology and evolution of communities. Belknap Press, Cambridge: 342-444.
- DI CASTRI F 1968. Esquisse écologique du Chili. en Biologie de L'Amérique Australe. Editions de centre national de la recherche scientifique, vol IV.
- DI CASTRI F & ER HAJEK 1976. Bioclimatología de Chile. Edit.Univ.Católica, Santiago 128 pp.
- DUNNING JB & JH BROWN 1982. Summer rainfall and winter sparrow densities: A test of the food limitation hypothesis. Auk 99:123-129.
- EGLI G 1986. Estructura, diversidad y estacionalidad de una comunidad de aves del matorral centro chileno. Boletín informativo n° 2 y 3 CIPA, Santiago.
- EMLEN JM 1966. The role time of and energy in food preference. Am.Nat. 100:611-617.
- EMLEN JM 1971. Population densities of birds derived from transect count. Auk 88:323-342.
- ETIENNE M & D CONTRERAS 1981. Cartografía de la vegetación y sus aplicaciones en Chile. Boletín Técnico Univ. de Chile. 46:1-80
- FRETWELL SD 1972. Populations in a seasonal environment.

Princeton Univ. Press., Princeton. xxiii + 217pp.

- FUENTES ER, JE ETCHEGARAY, ME ALJARO & G MONTENEGRO 1981. Shrub defoliation by matorral insects. *in* Castri and Specht (eds.) Mediterranean-Type Shrublands. 345-359.
- GATES CE 1981. Optimizing sampling frequency and numbers of transects and stations. *Studies of avian biology* 6:399-404.
- GREENÉ HW & FM JAKSIC 1983. Food-niche relationships among sympatric predators: effects of level of prey identification. *Oikos* 40:151-154.
- GREZ AA, JA SIMONETTI & JH IPINZA 1986. Hábitos alimenticios de Camponotus morosus (Hymenoptera: Formicidae) en Chile central. *Rev.Chil.Entomol.*13:51-54.
- GOODALL JD, AW JOHNSON & RA PHILIPPI 1957. Las aves de Chile, su conocimiento y sus costumbres. Editorial Grafica, Buenos Aires, Argentina. Tomo I:1-493, Tomo II:1-443.
- HERRERA CM 1978. Ecological correlates of residence and non-residence in a mediterranean passerine bird community. *J. Anim. Ecol.*, 47:871-890.
- HESPENHEIDE HA 1973. Ecological inferences from morphological data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4:213-229.
- HURLBERT SH 1981. A gentle depilation of the niche: Dicean resource sets in resource hyperspace. *Evol. Theor.*5:177-184.
- HURTUBIA J 1973. Trophic diversity measurement in sympatric predatory species. *Ecology* 54:885-890.
- HUTCHESON K 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *J.Theoret. Biol.* 29:151-154.
- HUTCHINSON GE 1957. Concluding remark?. *Cold spring Harbor Symp.Quant.Biol.* 22:415-427.
- JAKSIC FM & M DELIBES 1987. Comparative analysis of food-niche relationships and trophic guild structure in two assemblages of vertebrate predators differing in species richness: causes, correlations, and consequences. *Oecologia (Berlin)* 71:461-472.
- JARVINEN O 1980. Dynamics of north European bird

- communities. Acta 17th. Int.Congr.Ornithol:770-776.
- JIMENEZ JE 1988. Dieta estacional de Glaucidium nanum y su relación con la abundancia de presas. Resúmenes II Encuentro Nacional de Ornitólogos, Punta de Tralca.
- KREBS JR & RH McCLEERY 1984. Optimization in behavioural ecology. in Krebs & Davis (eds.) Behavioural ecology: an evolutionary approach. Sunderland, Massachusetts: 91-121.
- LEVINS R 1968. Evolution in changing environments. Monogr. Popul. Biol. No2 Princeton University Press. Princeton. 120pp.
- LOPEZ MV, J THIELE & L VERGARA 1982. Estudio sobre la distribución, diversidad y abundancia relativa de las aves presentes en quebrada "Granizo" y "El Amacijo" del Parque Nacional La Campana, V Región, Chile. Tesis para optar al grado de Profesora de Estado en Biología y Ciencias, Fac. de Educación y Letras, Univ. de Chile, Valparaíso. 210 pp.
- LOPEZ MV, J VALENCIA & M SALLABERRY 1986. Relaciones tróficas de una comunidad de aves paseriformes del matorral chileno. Resúmenes X Cong. Lat.Zool. pag.268.
- MACARTHUR RH 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Harper & Row, New York. 296 pp.
- MACARTHUR RH & ER PIANKA 1966. On optimal use of a patchy environment. Am.Nat. 100:603-609.
- MACARTHUR RH & R LEVINS 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. Am.Nat. 101:377-385.
- MARES MA & ROSENZWEIG 1978. Granivory in North and South American deserts: rodents, birds and ants. Ecology 59:235-241.
- MAY RM & RH MACARTHUR 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 69:1109-1113.
- MEZA JA 1986. Estructura de la comunidad de aves de la Reserva Forestal Lago Peñuelas. Informe Interno CONAF V Región, 110pp.
- MONTENEGRO G, O RIVERA & F BAS 1978. Herbaceous

- vegetation in Chilean matorral: dynamics of growth and evaluation of allelopathic effects of some dominant shrubs. *Decologia* 36:237-244.
- NAGY KA 1987. Field metabolic rates and food requirements scaling in mammals and birds. *Ecol.Monogr.* 57:111-128.
- OYANEDEL F 1986. Registros pluviométricos mensuales. Estación experimental agronómica Rinconada. Boletín del programa de praderas de secano n° 1. Fac. de Ciencias Agrarias y Forestales, Univ. de Chile. 18 pp.
- PIANKA ER 1972. r and k selection or b and d selection?. *Am.Nat.* 106:581-588.
- PIANKA ER 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc.Nat.Acad.Sci.USA* 71:2141-2145.
- PIANKA ER 1982. *Ecología evolutiva*. Omega S.A. Barcelona, 356 pp.
- PIELOU EC 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.* 13:131-144.
- PULLIAM HR 1975. Coexistence of sparrows: a test of community theory. *Science* 189:474-479.
- PULLIAM HR 1983. Ecological theory and the coexistence of sparrows. *Ecology* 64:45-52.
- PULLIAM HR 1986. Niche expansion and contraction in a variable environment. *Am.Zool.* 26:71-79.
- PULLIAM HR & F ENDERS 1971. The feeding ecology of five sympatric finch species. *Ecology* 52(4):557-566.
- PULLIAM HR & MR BRAND 1975. The production and utilization of seeds in plains grasslands of southeastern Arizona. *Ecology* 56:1158-1166.
- PULLIAM HR & TA PARKER III 1979. Population regulation of sparrows. *Fortschr.Zool.* 25:137-147.
- PUTMAN RJ & SD WRATTEN 1984. *Principles of ecology*. University California Press, Berkeley. 387pp.
- PYKE GH, HR PULLIAM & EL CHARNOV 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q.Rev.Biol.* 52: 137-154.

- RAU J, R MURUA & M ROSENMANN 1981. Bioenergetics and food preferences in sympatric southern Chilean rodents. *Oecologia (Berl)* 50:205-209.
- REICHMAN OJ 1979. Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60:1085-1092.
- ROBBINS CS 1981. Effect of time of day on bird activity. *Studies in avian biology* 6:275-286.
- ROTENBERRY JT 1980a. Dietary relationships among shrubsteppe passerine birds: Competition or opportunism in a variable environment. *Ecol. Monogr.* 50:93-110.
- ROTENBERRY JT 1980b. Bioenergetics and diet in a simple community of shrubsteppe birds. *Oecologia (Berl)* 46:7-12.
- ROTENBERRY JT, RE FITZNER & WH RICKARD 1979. Seasonal variation in avian community structure: differences in mechanisms regulating diversity. *Auk* 96:499-505.
- ROTENBERRY JT & JA WIENS 1980. Temporal variation in habitat structure and shrubsteppe bird dynamics. *Oecologia Bull.* 47:1-9.
- SAIZ F 1977. Soil beetles. in Thrower and Bradbury (eds.). *Chile-California Mediterranean Scrub Atlas: a comparative analysis.* Dowden, Hutchinson & Ross Inc. Stroudsburg: 184-194.
- SCHLEGEL F 1963. Estudio florístico y fitosociológico de la quebrada de La Plata. Hacienda Rinconada de Lo Cerda, Maipú. Tesis para optar al grado de Ingeniero Forestal, Stgo. Fac. de Ciencias Forestales, Univ. de Chile. 221pp.
- SCHOENER TW 1965. The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. *Evolution* 19:189-213.
- SCHOENER TW 1971. Theory of feeding strategies. *An. Rev. Ecol. Syst.* 2:369-404.
- SCHOENER TW 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-38.
- SCHOENER TW 1982. The controversy over interspecific competition. *Am. Sci.* 70:586-595.

- SHERRY TW 1984. Comparative dietary ecology of sympatric, insectivorous neotropical flycatchers (Tyrannidae). *Ecol.Monogr.* 54:313-338.
- SIMONETTI JA 1986. Microhabitat use by small mammals in central Chile. PhD. diss, Univ. of Washington, Seattle. ix + 150pp.
- SIMONETTI JA & RD OTAIZA 1982. Ecología de micromamíferos de Chile central: una revisión. *Publicación ocasional, Mus.Nac.Hist.Nat.Chile* 38:61-103.
- SMITH KG 1982. Drought-induced changes in avian communities structure along a moisture sere. *Ecology* 63:952-961.
- SOKAL RR & FJ ROHLF 1982. *Biometria*. 2^a ed. español, H. Blume ediciones, Rosario, Madrid. xi + 832 pp.
- SOUTHWOOD TRE 1978. *Ecological methods with particular reference to the study of insect populations*. 2th ed., Chapman & Hall, London xxiv + 524pp.
- TRAMER EJ 1969. Bird species diversity: componentes of Shannon's formula. *Ecology* 50:927-929.
- WIENS JA 1977a. On competition and variable environments. *Amer. Sci.* 65:590-597.
- WIENS JA 1977b. Model estimation of energy flow in North American grassland bird communities. *Oecologia (Berl)* 135-151.
- WIENS JA 1983a. Avian community ecology: an iconoclastic view. *in* Brush & Clark (eds.), *Perspectives in ornithology* pp. 355-403.
- WIENS JA 1983b. On understanding a nonequilibrium world: Myth and reality in community patterns and processes. *in* Strong, Simberloff & Thistle (eds.), *Ecological communities: Conceptual issues and the evidence*. Princeton Univ. Press., Princeton New Jersey.
- WIENS JA 1984. Resource systems, population and communities. *in* *A new ecology: Novel approaches to interactive systems*. Price, Slobodchikoff & Gaud (eds.), chapter 15:397-436.
- WIENS JA & JT ROTENBERRY 1980. Bird community structure in cold shrub desert: competition or chaos?. *Separatum ex actis XVII congressus internationalis*

ornithologici, Deutsche Ornithologen-Gesellschaft,
Berlin. 1063-1070.

WIENS JA & JT ROTENBERRY 1981. Habitat associations and
community structure of birds in shrubsteppe
environments. Ecol. Monogr. 51: 21-41.

WILSON MF 1973. Seed preferences and digestive
efficiencies of cardinals and song sparrows. Condor
75: 225-234.

ANEXO I

DEMANDAS DE ENERGIA Y ALIMENTO

Para determinar las demandas energéticas de las aves passeriformes, granívoras e insectívoras, se utilizó primeramente la ecuación propuesta por Nagy (1987) para estimar la tasa metabólica de campo (FMR):

$$FMR = 8.89 * M^{0.749}$$

donde M es la masa corporal en gramos.

Se utiliza esta ecuación porque entrega una estimación del gasto total de energía en aves durante un día simulando condiciones naturales, además de indicar los rangos de variación (desviación estándar). El peso promedio de las granívoras del área es 25,7 gr y de las insectívoras 10,5 gr.

Posteriormente se utilizó la ecuación desarrollada por Bozinovic y Medel (1988) para determinar la demanda alimenticia diaria (RA), expresada en gramos.

$$RA = FMR_{\text{consumidor}} \text{ (KJ/día)} / CC \text{ (KJ/g)} * A \text{ (\%)}$$

donde CC = Contenido calórico de un gramo de alimento.

A = Eficiencia de asimilación del consumidor.

El contenido calórico de un gramo de "insecto" es 22,17 KJ (Bozinovic com. per) y de un gramo de "semilla" es 18,8 KJ (Pulliam & Brand 1975). La tasa de asimilación

de aves passeriformes fluctúa entre 70 a 80%, aquí considero 70% (Wilson 1973). El peso promedio de las semillas utilizadas por las aves en la quebrada de La Plata es 0,002 gr y para insectos utilizados 0,0055 gr.

Con esta información se estimaron los mínimos y máximos de semillas e insectos requeridos por ave por día.

ESPECIES	M (gr)	FMR (KJ/día)	RE (gr/día)	PRESAS (ind/día)
GRANIVORAS	25,7	min > 55,42	4,21	2105
		max > 184,11	13,99	6995
INSECTIVORAS	10,5	min > 30,62	1,97	358
		max > 67,19	5,62	1022

Durante mayo, en el microhábitat expuesto, se encuentra la menor densidad de semillas utilizadas del año (22 sem/10 cm³) (ver Tabla 5 y Fig. 3). Suponiendo que la distribución de semillas en el suelo fuera homogénea, encontraríamos 220 millones de semillas por hectárea ($\pm 6,1$ millones). Esta cifra posiblemente sea superior ya que el microhábitat cubierto tiene mayor densidad de semillas utilizables durante ese mes, pero el propósito ha sido considerar las situaciones más extremas para obtener la máxima demanda de las aves sobre sus recursos.

Si consideramos que las aves granívoras consumen el

máximo diario de semillas (6.995), el conjunto de granívoras en la estación invernal consumiría unos dos millones de semillas al mes o sea el 1,14% de la disponibilidad de este recurso en el área.

Los insectos son significativamente escasos en invierno, con 9 individuos por 10 cm^2 en microhábitat cubierto, por lo tanto en una hectárea encontramos aproximadamente nueve millones de insectos utilizables por las aves insectívoras. En esta época la densidad de insectívoras es de 7 ind/há. Considerando el máximo de presas requeridas por individuo por día (1.022), tenemos un consumo de 210 mil insectos mensuales, o sea el 2,4% de los recursos disponibles. En este análisis no se consideraron los insectos utilizables disponibles en follaje.

ANEXO II

PREDADORES POTENCIALES.

En quebrada de La Plata se encuentran 13 especies de mamíferos, aves y reptiles que podrían ser predadores potenciales de las aves paseriformes.

Cinco especies (Tabla 32) consumen más de un 5% de aves en sus dietas (Jaksic & Delibes 1987, Jiménez 1988). En la dieta de Glaucidium nanum (chuncho), para Illapel (IV Región), las aves son el principal ítem ingerido, representando el 33,2% de las presas consumidas (Jiménez 1988). Las otras cuatro especies (estudiadas en San Carlos de Apoquindo, R. Metropolitana) consumen entre un 5% a un 13% de presas aves, prefiriendo roedores, insectos, reptiles y anuros (Jaksic & Delibes 1987). G. nanum tiene hábitos diurnos y nocturnos (Jimenez 1988), Dusicyon culpaeus, Falco sparverius y Philodryas chamissonis son diurnos y Bubo virginianus es nocturna.

Estas especies se observan en el área de estudio, especialmente en los periodos de primavera y verano, con densidades que fluctúan entre uno a dos individuos por hectárea. No se observó ninguna acción de ataque y predación directa de estas especies sobre aves paseriformes desde el amanecer hasta el atardecer en quebrada de La Plata (500 hr de observación).

Tabla 32

PORCENTAJE DE AVES EN LA DIETA DE PREDADORES POTENCIALES
PRESENTES EN QUEBRADA DE LA PLATA.

MAMIFEROS		% AVES	
Canidae	<u>Dusicyon culpaeus</u>	5,6	(1)
Mustelidae	<u>Galictus cuja</u>	?	
AVES			
Accipitridae	<u>Geranoaetus melanoleucus</u>	1,2	(1)
	<u>Buteo polyosoma</u>	3,3	(1)
	<u>Parabuteo unicinctus</u>	1,8	(1)
Falconidae	<u>Falco sparverius</u>	12,7	(1)
Tytonidae	<u>Tyto alba</u>	2,0	(1)
Strigidae	<u>Bubo virginianus</u>	11,4	(1)
	<u>Glaucidium nanum</u>	33,2	(2)
	<u>Athene cunicularia</u>	1,0	(1)
	<u>Milvago chimango</u>	2,0	(1)
REPTILES			
Colubridae	<u>Philodryas chamissonis</u>	8,0	(1)
	<u>Tachymenis peruviana</u>	0,0	(1)

(1): Jaksic & Delibes 1987; (2) Jimenez 1988.

ANEXO III

COMPETIDORES POTENCIALES.

En quebrada de La Plata viven mamíferos, reptiles e insectos, que pueden utilizar los mismos recursos tróficos de las aves paseriformes.

Para el matorral de Chile central existe información general sobre la dieta de algunos micromamíferos presentes en el área de estudio (ver Simonetti & Otaiza 1982). De las especies encontradas en el área de trabajo (F. Bozinovic com per), Oryzomys longicaudatus (hábitat arbustivo denso, trepador) y Phyllotis darwini (hábitat rocoso) consumen principalmente semillas, y Marmosa elegans (hábitat arbustivo) consume de preferencia insectos (Simonetti & Otaiza 1982). Trabajos realizados en otras áreas de Chile (Rau et al. 1981), encuentran preferencia por semillas grandes. Considerando la mayor capacidad trituradora y tamaño de los micromamíferos respecto a las aves granívoras, además de sus preferencias por determinados microhábitats (Simonetti 1986), es posible que utilicen las semillas de arbustos que las aves no consumen.

En quebrada de La Plata las hormigas son una de las familias de insectos más numerosas, observándose en

microhábitats con y sin cobertura arbustiva. En áreas de Norte y Sud América se ha descrito la presión de consumo de las hormigas sobre las semillas (Brown & Ojeda 1987). En el desierto de Argentina se encontró que las hormigas son predadoras esporádicas, utilizando las semillas sólo en ciertas épocas de año (Mares y Rosenzweig 1978). Existe poca información sobre las preferencias tróficas de este grupo en el área mediterránea semiárida. Un estudio de una especie del matorral (Camponotus morosus) revela que no consume semillas (Grez et al. 1986). Las hormigas son recurso para todas las especies de aves passeriformes estudiadas en este trabajo (salvo para L. aegithaloides).

Hurtubia (1973) estudia la dieta de tres lagartijas en quebrada de La Plata. Las tres son insectívoras con preferencia por coleópteros y formícidos, Liolaemus lemniscatus y L. fuscus son de hábitos terrestres, y L. tenuis es arborícola.

Existen varias especies de otros grupos taxonómicos que utilizan horas de actividad, áreas de captura y tipos de presas similares a las aves passeriformes. Pero, considerando la cantidad de recursos tróficos disponibles en el área, la probabilidad de interacciones competitivas entre estos grupos no sería por los recursos tróficos.

APENDICE I

LISTA SISTEMATICA DE LAS AVES
OBSERVADAS EN QUEBRADA DE LA PLATA

- | | | |
|---------------------|-----|--|
| 1. Tinamiformes | | |
| Tinamidae | 1. | <u>Nothoprocta perdicaria</u> (perdiz) |
| 2. Falconiformes | | |
| Accipitridae | 2. | <u>Geranoaetus melanoleucus</u> (águila) |
| | 3. | <u>Buteo polyosoma</u> (aguilucho) |
| | 4. | <u>Parabuteo unicinctus</u> (peuco) |
| Falconidae | 5. | <u>Milva chimango</u> (tiuque) |
| | 6. | <u>Falco sparverius</u> (cernicalo) |
| 3. Galliformes | | |
| Phasianidae | 7. | <u>Callipepla californica</u> (codorniz) |
| 4. Columbiformes | | |
| Columbidae | 8. | <u>Columbina picui</u> (tortolita cuyana) |
| | 9. | <u>Metriopelia melanoptera</u> (tortola
cordillerana) |
| 5. Strigiformes | | |
| Tytonidae | 10. | <u>Tyto alba</u> (lechuza) |
| Strigidae | 11. | <u>Bubo virginianus</u> (tucúquere) |
| | 12. | <u>Glaucidium nanum</u> (chuncho) |
| | 13. | <u>Athene cunicularia</u> (pequen) |
| 6. Caprimulgiformes | | |
| Caprimulgidae | 14. | <u>Caprimulgus longirostris</u> (gallina
ciega) |
| 7. Apodiformes | | |
| Trochilidae | 15. | <u>Patacona gigas</u> (picaflor gigante) |
| | 16. | <u>Sephanoides galeritus</u> (picaflor) |
| 8. Piciformes | | |
| Picidae | 17. | <u>Colaptes pitius</u> (pitio) |
| | 18. | <u>Picoides lignarius</u> (carpinterito) |

9. Passeriformes
- Furnariidae 19. Upurcerthia dumetaria (bandurrilla)
 20. Aphrastura spinicauda (rayadito)
 21. Leptasthenura aegithaloides (tijeral)
 22. Thripophaea humicola (canastero)
- Rhinocryptidae 23. Pteroptochos megapodius (turca)
 24. Scelorchilus albicollis (tapaculo)
 25. Scytalopus magellanicus (churrin)
- Tyrannidae 26. Pyrope pyrope (diucón)
 27. Elaenia albiceps (fio-fío)
 28. Colorhamphus parvirostris (viudita)
- Phytotomidae 29. Phytotoma rara (rara)
- Hirundinidae 30. Tachycineta leucopyga (golondrina chilena)
 31. Hirundo rustica (golondrina bermeja)
- Troglodytidae 32. Troglodytes aedon (chercán)
- Muscicapidae 33. Turdus falcklandii (zorzal)
- Mimidae 34. Mimus thenca (tenca)
- Emberizidae 35. Sicalis luteola (chirihue)
 36. Zonotrichia capensis (chincol)
 37. Sturnella loyca (loyca)
 38. Curaeus curaeus (tordo)
- Fringillidae 39. Phrygilus gayi (chirihue)
 40. Phrygilus fruticeti (yal)
 41. Phrygilus alaudinus (platero)
 42. Phrygilus unicolor (pájaro plomo)
 43. Diuca diuca (diuca)
 44. Carduelis barbatus (jilguero)

APENDICE II

LISTA SISTEMÁTICA DE ESPECIES VEGETALES PRESENTES EN LAS MUESTRAS DE SEMILLAS DEL ÁREA DE ESTUDIO.

CLASE MONOCOTYLEDONEA

Orden Glumifora

Gramineae

Koheleria pheoides (42)
Bromus hirtus (44)
Vulpia spp. (31)
Avena barbata
Digitaria sanguinalis (5)
Echinocloa crusgalli (2)
Plantago spp.
 otras (A, 14, 28, 30, 41, j)

Liliaceae

Pasithea caerulea (45)

CLASE DICOTILEDONEA

Orden Rosales

Leguminosae

Acacia caven (13)
Adesmia spp.
Cassia closiana

Geraniaceae

Erodium cicutarium (1)

Orden Geraniales

Zygophyllaceae

Prosopis chilensis (39)

Orden Euphorbiaceae

Euphorbiaceae

Colliguaya odorifera (43)

Orden Sapindales

Celastraceae

Maytenus boaris (34)

Anacardiaceae

Lithraea caustica (40)

Orden Rhamnales

Rhamnaceae

Trevoa trinervis (10)

Orden Malvales

Elaeocarpaceae

Aristotelia chilensis (35)

Orden Opuntiales

Cactaceae

Opuntia spp. (tipos 4 y 19)

Orden Convolvulaces

Labiataeae

Sphacele lindleyi (29)

Solanaceae

Solanum tomatillo

Orden Synandreas

Compositae

Baccharis linearis (36)

Eupatorium salvia (32)

Podantus mitique (8)

Flourensia thurifera (9)

Gochnatia fascicularis

Centaurea calcitrapa

Silybum marianum

otras (3,15,16,21,23,25,33)

Poligonaceae

Muelhenbeckia hastulata (37)