

"UNA HIPOTESIS SOBRE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES ARBUSTIVAS EN LA REGION MEDITERRANEA DE CHILE"

JUAN J. ARMESTO * y JULIO R. GUTIERREZ **

ABSTRACT: It is proposed that changes in the number of shrub species between geographic areas in the mediterranean region of Chile would be associated with differences in habitat heterogeneity. A relation between the number of shrub species and habitat differences between north— and south—facing slopes is shown for three areas localized on the Cordillera de la Costa (From 32° 38'S to 33° 51'S). A high "beta" diversity corresponds with a greater difference in annual Potential Radiation (PR) and a lesser degree of similarity in floristic composition between the slopes. The limitations and significance for the organisms (shrub species) of this measure of habitat heterogeneity (PR) are discussed and it is concluded that its validity should be restricted to climatic regions where water availability is a limitant factor.

INTRODUCCION

La búsqueda de una explicación a las variaciones observadas en el número de especies entre diferentes áreas geográficas ha sido el objetivo principal de numerosos trabajos en ecología (Hutchinson 1959; Mac Arthur 1965; Whittaker 1965; Pianka 1966; Mac Arthur y Wilson 1967; Cody y Diamond 1975). El número de especies encontrado en una cierta área ha sido considerado esencialmente como una función de: 1) la tasa de especiación "in situ" de los taxa involucrados, y 2) el número de especies capaces de coexistir temporalmente en esa área. En este último aspecto del problema nos centraremos en este trabajo.

Se ha planteado que el número de especies capaces de coexistir en un cierto tipo de ambiente estaría relacionado directamente con la complejidad estructural o heterogeneidad de ese ambiente en relación a los organismos en consideración (Mac Arthur 1972; Janzen 1976). En un ambiente más heterogéneo las especies podrían minimizar la competencia explotando distintos "recursos" (i.e., sitios de nidación, tipo de alimento, lugares de alimentación, etc.). Así también, se ha mostrado que la acción de organismos predadores en la comunidad contribuye a incrementar el número de especies capaces de coexistir en un ambiente (Paine 1966; Janzen 1970).

Llama la atención que escasos análisis de este tipo se hayan hecho para explicar las variaciones en el número de especies de plantas en la naturaleza, aunque es indudable que mecanismos similares a los descritos más arriba debieran estar operando. Según Janzen (1970) las interacciones entre las plantas y sus parásitos o predadores contribuirían a la mayor diversidad de especies que presentan los bosques tropicales, con respecto a los bosques templados. Recientemente Ricklefs (1977) ha sugerido que la mayor diversidad de especies de los bosques tropicales podría estar asociada a una mayor heterogeneidad local de los suelos en comparación con las zonas templadas. Por su parte, Harner y Harper (1976) han encontrado correlaciones positivas entre diversidad de especies de plantas y heterogeneidad del ambiente, medida en función de un gran número de variables abióticas.

* Sección Botánica, Depto. de Biología, Facultad de Ciencias, Univ. de Chile, Casilla 653, Santiago.

** Laboratorio de Ecología, I.C.B., Univ. Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago.

En este trabajo enfocaremos desde este punto de vista los cambios observados en el número de especies arbustivas entre diferentes áreas de la Cordillera de la Costa en Chile Central (Armesto, Gutiérrez y Martínez 1978). Nosotros proponemos que estas variaciones en el número de especies están asociadas a la mayor o menor heterogeneidad del medio; es decir, a la diferencia entre los tipos de habitat factibles de ser colonizados por las plantas. La comprobación de esta hipótesis requiere: a) Cuantificar las diferencias entre dos tipos de habitat que sean significativas para la vegetación; y b) demostrar que estas diferencias entre los habitats están directamente relacionadas con el número de especies vegetales presentes.

Las laderas de exposición Norte (N) y Sur (S) son dos tipos de habitat marcadamente distintos para la vegetación arbustiva de la zona mediterránea (Armesto y Martínez 1978). Las diferencias de habitat para la vegetación entre las laderas de exposición N y S pueden ser cuantificadas en base a los valores de Radiación Potencial (RP). Armesto et al. (1978) han usado esta variable como un índice indirecto de la disponibilidad hídrica en las laderas y han mostrado que está asociada a cambios significativos en la estructura y composición florística de la vegetación arbustiva dentro de la zona mediterránea de Chile. Nuestro objetivo es comprobar si las diferencias en RP entre las laderas pueden ser asociadas con las variaciones en el número total de especies entre las áreas comparadas.

METODO

Analizaremos los datos obtenidos en laderas con exposición N y S en tres sectores de la Cordillera de la Costa en la zona central de Chile. El primer sector se encuentra en el Fundo Rinconada de Chocalán (Lat. $33^{\circ} 51'S$; long. aprox. $71^{\circ} W$), 60 km. al SO de Santiago; el segundo en el Fundo Santa Laura ($33^{\circ}00'S$; aprox. $71^{\circ}W$), 80 km. al NO de Santiago; y el tercero en el Fundo Manantiales ($32^{\circ} 38'S$; $71^{\circ}18'W$), 140 km. al NO de Santiago. Como la diferencia en latitud entre los tres sitios es de alrededor de 1° , asumimos que recibían aproximadamente la misma precipitación anual (Huber 1975). Las tres áreas se encuentran protegidas de la intervención humana, al menos desde hace 10 años, y el único factor de alteración actual es el pastoreo ocasional por ganado doméstico. En ninguno de los sitios escogidos para realizar los muestreos observamos evidencias de talaje o incendios recientes. Por consiguiente, no tomamos en cuenta diferencias en estatus sucesional entre las comunidades vegetales comparadas. Los datos sobre el número de especies arbustivas presentes y su cobertura relativa en cada ladera provienen de Armesto et al. (1978) para los Fundos Manantiales y Santa Laura, y de datos no publicados de los autores obtenidos en el Fundo Rinconada de Chocalán.

Los valores de Radiación Potencial anuales para las laderas comparadas en este trabajo los calculamos teóricamente de acuerdo a Huber (1975), y se presentan en la Tabla 1. En el cálculo de la RP consideramos las diferencias en latitud, exposición, altura s.n.m. y la pendiente de cada una de las laderas.

TABLA 1

Valores de Radiación Potencial Anual (RP) en laderas de exposición Norte (N) y Sur (S) en tres áreas de la región mediterránea de Chile.

	RP en Kcl/cm ²	
	Exposición N	Exposición S
Rinconada de Chocalán	228.83	168.08
Santa Laura	226.43	157.42
Manantiales	207.60	109.90

RESULTADOS

El número más alto de especies arbustivas diferentes se encontró en el Fundo Manantiales, doblando en cantidad a las encontradas en Rinconada de Chocalán (Tabla 2). El número de especies en cada una de las laderas seguía una tendencia similar de incremento en el sentido Chocalán, Santa Laura, Manantiales; mientras que entre las laderas no había diferencias tan marcadas en cuanto a número de especies.

TABLA 2

Número de especies arbustivas en laderas de exposición N y S en tres áreas de la región mediterránea de Chile.

	Exposición N	Exposición S	Total *
Rinconada de Chocalán	8	11	12
Santa Laura	10	12	16
Manantiales	15	15	24

* Incluye sólo las especies diferentes.

La diferencia entre los valores de RP calculados para las laderas de exposición N y S aparecen cuantificadas en la Tabla 3. En la misma Tabla se presenta también el porcentaje de similitud en la composición florística de la vegetación entre las laderas. La mayor diferencia entre los valores de RP (diferencia de habitat entre las laderas) corresponde al Fundo Manantiales, en tanto que la menor corresponde al Fundo Rinconada de Chocalán. Estas áreas presentan el mayor y el menor número total de especies arbustivas respectivamente (Tabla 2). Este resultado sugiere que ambas variables están positivamente correlacionadas. La Tabla 3 muestra además que la diferencia en RP entre las laderas está negativamente asociada con la semejanza florística entre ellas.

TABLA 3

Diferencia en RP anual (ΔRP) y porcentaje de semejanza florística (S) entre las laderas de exposición N y S en tres áreas de la región mediterránea de Chile.

	ΔRP^*	S**
Rinconada de Chocalán	60.75	64.6%
Santa Laura	69.01	46.2%
Manantiales	99.70	7.8%

* ΔRP calculado a partir de la Tabla 1.

** $S = 1 - 0.5 \left| \sum_i X_{ij} - X_{ik} \right|$, donde X_{ij} es la cobertura relativa de la especie i en la ladera j (i.e., exposición N), y X_{ik} es la cobertura relativa de la especie i en la ladera k (i.e., exposición S).

La diferencia entre habitats dentro de un gradiente puede también expresarse en diferencias en la composición de formas de vida representadas en la vegetación (Whittaker y Niering 1965; Rundel y Mahu 1976). En general se ha encontrado que en la zona mediterránea las laderas méxicas (exposición S) presentan menor diversidad de formas de vida que las laderas de exposición N ó xéricas (Armesto y Martínez 1978). En los primeros predominan las especies siempreverdes, en tanto que en los segundos coexisten especies siempreverdes con especies de otras formas de vida como áfilas, deciduas de verano, etc. Podría esperarse entonces que la diversidad de formas de vida difiera considerablemente entre las laderas de exposición N y S cuando la diferencia en RP sea mayor.

Los resultados que se muestran en la Tabla 4 indican que la diversidad de formas de vida sólo difiere significativamente entre las laderas del Fundo Manantiales, no siendo notable las diferencias entre las laderas para las otras dos áreas.

TABLA 4

Diversidad de formas de vida (DFV) representadas en la vegetación arbustiva de laderas de exposición N y S en tres áreas de Chile central.

	DFV*	
	Exposición N	Exposición S
Rinconada de Chocalán	.662	.662
Santa Laura	.665	.786
Manantiales	1.005	.178

* $DFV = -\sum_i X_i \log_e X_i$, donde X_i es la cobertura relativa de las especies que pertenecen a la forma de vida i .

DISCUSION

La evidencia presentada aquí, en base a la escasa información cuantificada existente, sustenta la hipótesis propuesta. Es decir, existiría una relación positiva entre el número de especies arbustivas presentes en la vegetación de un área y la diferencia de habitat entre las laderas de exposición N y S. Cuando las laderas están más separadas en un gradiente de habitat, el número de especies arbustivas en el área es mayor. Por lo tanto, la variable RP estaría asociada a la diversidad de especies entre habitats dentro de un gradiente o diversidad "beta" (*sensu* Whittaker 1965).

Puesto que estos resultados son dependientes de la medida que utilizamos para estimar la diferencia entre los habitats, es importante discutir sus limitaciones y significado para los organismos estudiados. Los valores de RP parecen ser buenos estimadores de las diferencias microclimáticas entre las laderas de Exposición N y S para las plantas, pero su uso sería válido sólo dentro de un rango climático restringido. Aquellas laderas que reciben anualmente una mayor RP serían habitats más xéricos para la vegetación, que aquellas que reciben una RP más baja. Esta aproximación sólo tiene sentido dentro de condiciones ambientales en que el agua sea un factor limitante para las plantas, como ocurre en la zona mediterránea de Chile (Mooney y Dunn 1970; Mooney y Kummerow 1971). De acuerdo a Huber (1975) la diferencia en RP entre las laderas de exposición N y S aumenta con el incremento en latitud hacia el Sur por lo cual podría esperarse que la diversidad de especies siguiera la misma tendencia. Sin embargo, esta relación sería enmascarada por el aumento en las precipitaciones registrado en el mismo sentido. Muestreos de vegetación en áreas localizadas a distintas latitudes en la Cordillera de la Costa ayudarían a clarificar el problema.

En este análisis preliminar de nuestra hipótesis hemos comparado sólo dos tipos de habitat: laderas de exposición N y S. No obstante, creemos que es posible extender este razonamiento incluyendo el rango completo de habitat definido por la variación en exposición de las laderas en una región. Podríamos inferir que a mayor diferencia entre los extremos del gradiente (las laderas de exposición N y S) se ampliará el rango de tipos de ambiente correspondientes a las exposiciones intermedias. En consecuencia, la diferencia entre las dos laderas comparadas en este trabajo sería una estimación del total de habitats distintos para la vegetación. Los datos de Armesto y Martínez (1978) muestran que la respuesta de la vegetación a las diferencias en exposición puede no ser lineal entre los extremos N y S. Este hecho merece mayor atención en futuras investigaciones.

Por otra parte, la diferencia de habitat entre las laderas N y S, aunque afecta la diversidad "beta", no parece ser suficiente en todos los casos para provocar diferencias en la composición de formas de vida de la vegetación. Sólo entre las laderas del Fundo Manantiales, donde ΔRP es mayor, éste aparece asociado a un contraste notorio en la diversidad de formas de vida. Este resultado sugiere que se requerirían diferencias suficientemente altas entre los valores de RP para que las formas de vida aparezcan distintamente representadas en la vegetación de las laderas comparadas. Dentro de cierto margen, las diferencias entre los valores de RP no serían significativas en términos de la composición de formas de vida. Muestreos que permitan ampliar el rango de diferencias en RP podrían permitir determinar las diferencias mínimas que generan cambios en la diversidad de formas de vida.

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestro agradecimiento a Fabián Jaksić por leer y comentar una versión preliminar de este trabajo, y a Paulina Uslar por su participación en el procesamiento de datos.

REFERENCIAS

- ARMESTO, J. y J. MARTINEZ. 1978. Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *J. Ecol.* 66: 881-889.
- ARMESTO, J., J. GUTIERREZ y J. MARTINEZ. 1978. Las comunidades vegetales de la región mediterránea de Chile: Distribución de especies y formas de vida en un gradiente de aridez. *Medio Ambiente*, 4: en prensa.
- CODY, M. L. y J. M. DIAMOND. (Eds.) 1975. *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press.
- HARNER, R. F. y K. T. HARPER. 1976. The role of area, heterogeneity and favorability in plant species diversity of Pinyon-Juniper ecosystems. *Ecology*, 57: 1254-1263.
- HUBER, A. 1975. *Beitrag zur Klimatologie und Klimaökologie von Chile*. Dissertation. Univ. München.
- HUTCHINSON, G. E. 1959. Homage to Sta. Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Amer. Natur.* 93: 145-159.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Amer. Natur.* 104: 501-528.
- JANZEN, D. H. 1976. Why are there so many species of insects? *Proc. Int. Cong. Ent.*, Wash. 15: 83-94.
- MAC ARTHUR, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biol. Rev.* 40: 510-533.
- MAC ARTHUR, R. H. 1972. *Geographical ecology*. Harper & Row. N. York.
- MAC ARTHUR, R. H. y E. O. WILSON. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press.
- MOONEY, H. A. y E. L. DUNN. 1970. Convergent evolution of mediterranean climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution*, 24: 292-303.
- MOONEY, H. A. y J. KUMMEROW. 1971. The comparative water economy of representative evergreen and drought deciduous shrubs of Chile. *Bot. Gaz.* 132: 245-252.
- PAINE, R. T. 1966. Food-web complexity and species diversity. *Amer. Natur.* 100: 65-75.
- PIANKA, E. R. 1966. Latitudinal gradients of species diversity. *Amer. Natur.* 100: 33-46.
- RICKLEFS, R. E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: A hypothesis. *Amer. Natur.* 111: 376-381.
- RUNDEL, P. W. y M. MAHU. 1976. Community structure and diversity in a coastal fog desert in northern Chile. *Flora*, 165: 493-505.
- WHITTAKER, R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147: 250-261.
- WHITTAKER, R. H. y W. A. NIERING. 1965. Vegetation of Sta. Carolina mountains Arizona. II. A gradient analysis of the south slope. *Ecology*, 46: 429-452.