

OBSERVACIONES SOBRE LA UTILIZACION DEL HABITAT Y LA DIVERSIDAD DE ESPECIES DE AVES EN UNA LAGUNA DE LA PUNA ARGENTINA

Roberto Vides Almonacid*

RESUMEN: Se realizó un breve estudio de la avifauna acuática y costera de la Laguna Socompa (Salta, Argentina) entre el 19 de noviembre y el 6 de diciembre de 1984. Se registraron un total de 27 especies; 16 terrestres y 11 acuáticas o ligadas a ambientes inundados. De las primeras las más abundantes fueron *Lessonia rufa* e *Hirundo rustica* y de las segundas fueron *Lophonetta specularioides*, *Anas flavirostris* y *Larus serranus*. Para tres sectores representativos de la complejidad espacial de la laguna se discuten las relaciones entre la diversidad del hábitat, la frecuencia de utilización de los hábitats y la diversidad de especies. En base a la frecuencia de utilización de los hábitats se distinguieron cinco grupos funcionales (o asociaciones espaciales): 1. especies de agua salobre (*Phoenicopaterus chilensis* y *Phoenicoparrus andinus*); 2. especies de playas y orillas de la laguna (*Recurvirostra andina*, *Charadrius alticola*, *Anas flavirostris* y *Lophonetta specularioides*); 3. especies de agua dulce y "encharcados" (*Larus serranus* y *Calidris bairdii*); 4. especies de "vega" o pradera cenagosa (*Lessonia rufa*, *Hirundo rustica*, *Thinocorus orbygnianus*, *Anthus correndera* y *Petrochelidon* sp) y 5. especies del roquedal-arbustal (*Muscisaxicola rufivertex*, *M. maculirostris* y *Sicalis uropygialis*).

ABSTRACT: Habitat utilisation and species diversity among birds at a puna lake in Argentina.

A brief study of bird community was carried out in Laguna Socompa (Salta, Argentina) between 19 November-6 December 1984. Twenty-seven bird species were registered; 16 terrestrial and 11 aquatic and shorebirds. *Lessonia rufa* and *Hirundo rustica* were the most abundant of terrestrial birds. *Lophonetta specularioides*, *Anas flavirostris* and *Larus serranus* were the most abundant of waterbirds. The relationships between habitat complexity, habitat use frequency for birds and species diversity, in three places of lake, are discussed. Five functionals groups (or spatial associations) were distinguished in base habitat use frequency. They are: 1. saltish water birds (*Phoenicopaterus chilensis* and *Phoenicoparrus andinus*); 2 shorebirds (*Recurvirostra andina*, *Charadrius alticola*, *Anas flavirostris* and *Lophonetta specularioides*); 3. freshwater and puddle birds (*Larus serranus* and *Calidris bairdii*); 4. swamps birds (*Lessonia rufa*, *Hirundo rustica*, *Thinocorus orbygnianus*, *Anthus correndera* and *Petrochelidon* sp) and 5. rocky-shrubberies birds (*Muscisaxicola rufivertex*, *M. maculirostris* and *Sicalis uropygialis*).

INTRODUCCION

En ambientes de poca complejidad vertical de la vegetación, la diversidad de especies de aves es mayor al aumentar las discontinuidades horizontales del ambiente (Wiens 1974 y 1976). Los cuerpos de agua y su periferia constituyen sistemas particularmente heterogéneos en esa dimensión. Esto lleva a que los cuerpos de agua en ambientes de Puna funcionen como centros de alta diversidad y densidad de aves, comparativamente con los restantes ambientes de sus alrededores (Dorst 1955-1956). Es necesario el estudio de la composición y organización de este tipo de comunidades bióticas, para poder establecer los patrones estructurales de los aún poco conocidos ecosistemas de alta montaña (Halloy 1985).

La repartición espacial de las aves en ambientes acuáticos andinos fue estudiada para relativamente pocos casos (Koepcke 1954, Dorst 1955-1956 y 1967, Hurlbert y Keith 1979, Fjeldsa 1981 y 1988, Vides-Almonacid 1986, entre otros). Fjeldsa (1985) considera que la información existente sobre este tema es fragmentaria y con muy pocos datos cuantitativos. En el presente trabajo se ofrecen datos sobre la utilización de los hábitats y la diversidad de especies en una comunidad de aves de la Laguna Socompa.

AREA DE ESTUDIO

La Laguna Socompa está ubicada aproximadamente a los $24^{\circ}30'S$ $68^{\circ}14'W$, a unos 3.400 msnm, en el Depto. Los Andes, provincia de Salta, Argentina (Fig. 1). Esta zona pertenece a la región geográfica de la Puna, considerada como la continuación meridional del altiplano boliviano y chileno (Aceñolaza y Toselli 1981). Biogeográficamente corresponde a la Provincia Puneña (Dominio Andino-Patagónico) de clima frío y seco, con grandes contrastes de temperatura durante todo el año y lluvias sólo estivales (Cabrera y Willink 1980).

La laguna posee aguas salobres y turbias, con pH entre 7.2 y 7.6 y temperatura media de $16^{\circ}C$ (para registros durante el período de estudio). Su profundidad es de 0.45-0.62 m con

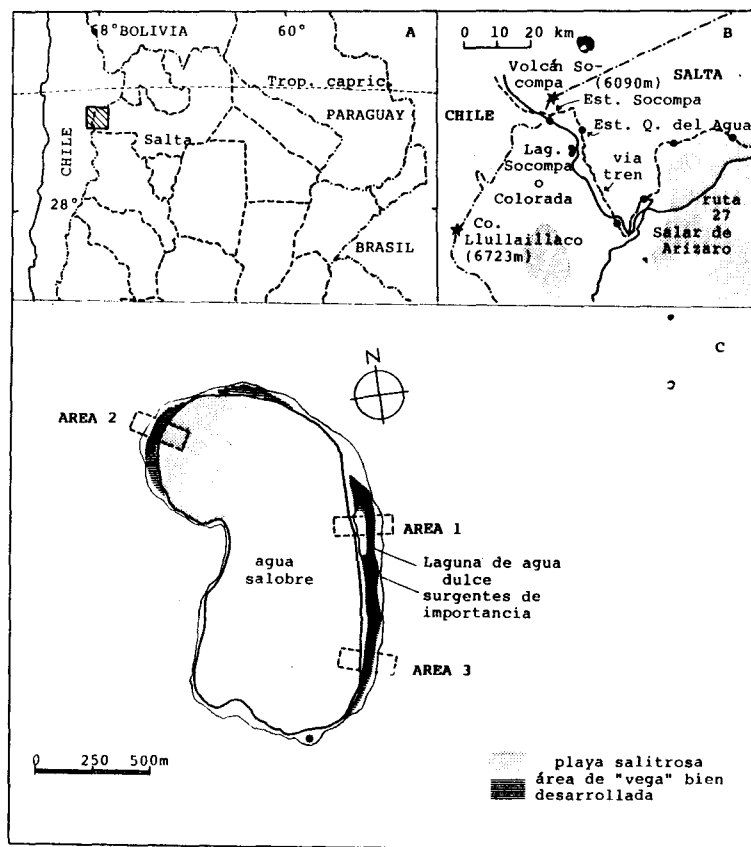


Figura 1: A. Mapa de la porción de Sudamérica donde se señala (cuadro con rayado oblicuo) la posición del sitio de estudio. B. Detalle de la porción del área del Depto. Los Andes (provincia de Salta, Argentina) donde se ubica la Laguna Socompa o Colorada. C. Croquis de la laguna donde se señalan las tres áreas de muestreo y las características físicas más relevantes.

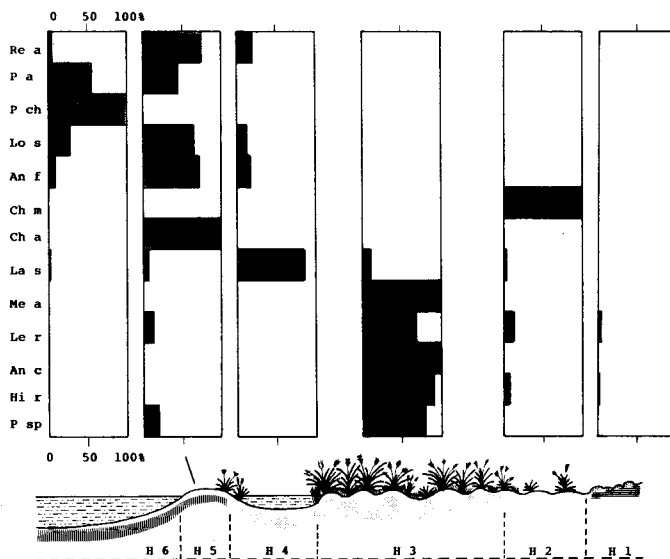
fondo de constitución limo-arcilloso-salitrero. En la periferia alternan terrenos del tipo "playas" arenosas salitreras con praderas cenagosas ("vegas") con abundante vegetación de gramíneas y ciperáceas. Estos terrenos presentan encharcados y surgentes de agua dulce de variadas dimensiones. El perímetro de la laguna, incluyendo no sólo el cuerpo de agua sino también los hábitats periféricos de inundación, es de alrededor de 5 km (con una superficie calculada de aproximadamente 200 ha). La vegetación dominante es un arbustal de porte bajo y esparcido sobre un suelo arenoso-pedregoso (cuya denominación local es "tolar").

MÉTODOS

El trabajo fue realizado durante la expedición biológica al Volcán Socompa (19 de noviembre al 6 de diciembre de 1984) de la Fundación Miguel Lillo y del CONICET. En el sitio confeccioné una lista de especies y establecí tres sitios de muestreo representativos de la complejidad de hábitats de la laguna y su periferia. Los muestreos fueron efectuados por conteo directo con área y tiempo definidos y estratificados en seis muestras por la mañana (9:30-12:30 hs) y seis por la tarde (15:30-18:30 hs) con una duración de 30' cada una.

En cada área seleccionada (de alrededor de 2.73 ha cada una) el ambiente fue zonificado por hábitats, según el tipo dominante de la vegetación y las características del sustrato. Las áreas delimitadas están señaladas en la figura 1 y los hábitats diferenciados en cada una de ellas fueron los siguientes:

Área 1: corresponde a un sector ubicado en la orilla E de la laguna. Los hábitats distinguidos son (Fig. 2): H1: zona externa de la costa, suelo arenoso-pedregoso, sin vegetación. H2: "vega empobrecida", suelo arenoso-limoso-salitrero, vegetación representada por matas de gramí-



REFERENCIAS: Re a: Recurvirostra andina; P a: Phoenicoparrus andinus; P ch: Phoenicopterus chilensis; Lo s: Lophonetta specularioides; An f: Anas flavirostris; Ch m: Chloephaga melanoptera; Cha a: Charadrius alticola; La s: Larus serranus; Me a: Metriopelia aymara; Le r: Lessonia rufa; An c: Anthus correntera; Hi r: Hirundo rustica; P sp: Petrochelidon sp.

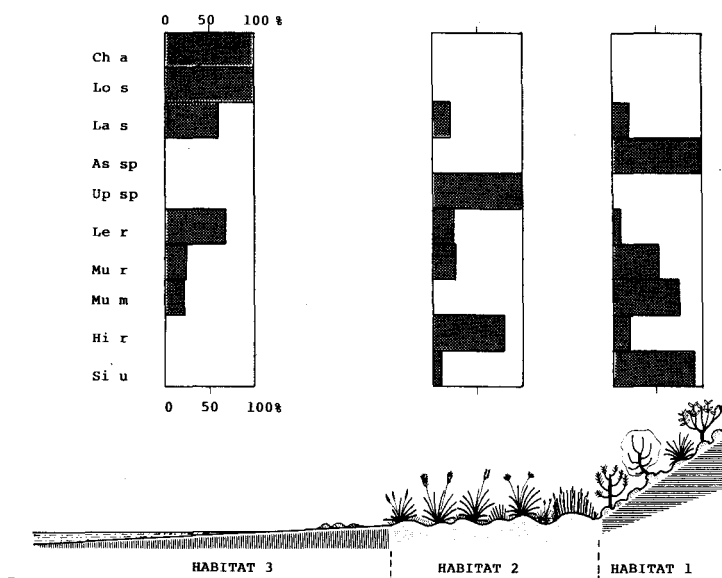
Figura 2: Frecuencia de utilización de los hábitats por las aves en el área de muestreo 1 (orilla E). H1: zona externa de la costa, H2: "vega empobrecida", H3: "vega" bien desarrollada, H4: laguna de agua dulce, H5: playa y H6: agua salobre.

neas de 3 a 110 cm de altura y con cobertura <50%. H3: "vega" o pradera cenagosa bien desarrollada, suelo turboso con surgentes, vegetación típica de turberas fanerogámicas, con gramíneas de gran desarrollo vertical (120 cm de altura) y cobertura >50%. H4: laguna de agua dulce que involucra 0.33 ha del área de muestreo, escasa vegetación emergente. H5: playa arenosa-salitrosa-limosa con algunas matas de gramíneas en la línea de contacto con H4. H6: agua libre de la laguna que involucra 0.55 ha de la superficie de muestreo, sin vegetación.

Area 2: sector de la costa W (Fig. 3). H1: zona más externa de la costa correspondiente a un talud de acarreo con pendiente de 27°, suelo arenoso-pedregoso-calcáreo, con vegetación herbácea y arbustiva. H2: zona de "vega" o pradera cenagosa bien desarrollada, con dominancia de gramíneas y ciperáceas de aproximadamente 50 cm de altura y cobertura >50%, suelo variable de tipo turboso con escasas surgentes, a arenoso-salitroso. H3: amplia playa salitrosa que penetra en la laguna, con charcas y canales de agua libre, sin vegetación.

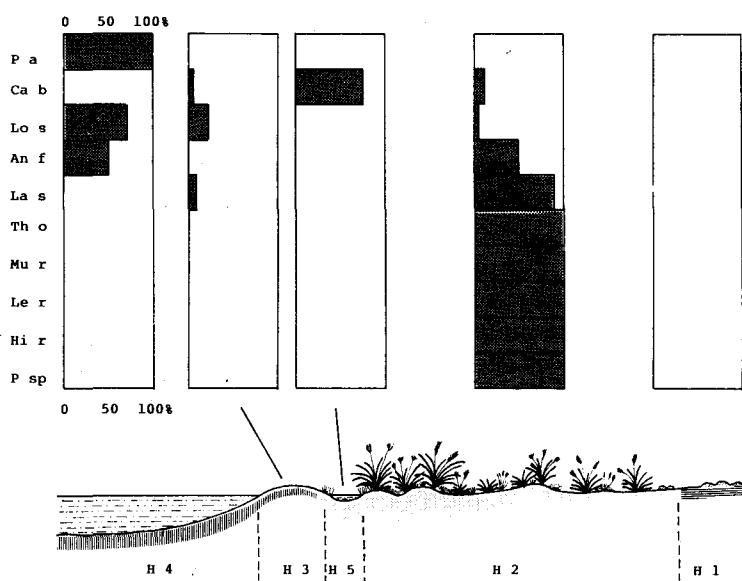
Area 3: sector de la costa SE con características similares al área 1, pero con menor desarrollo de la vegetación (Fig. 4). H1: ídem H1 de Area 1. H2: "vega" empobrecida, cobertura del 10% de vegetación típica de pradera cenagosa, el resto suelo desnudo con matas esparcidas. H3: ídem H5 del Area 1. H4: agua libre de la laguna que involucra 0.78 ha de la superficie de muestreo, sin vegetación. H5: pequeño encharcado de agua dulce con escasa vegetación correspondiente a 0.05 ha de la superficie total de muestreo.

Los parámetros utilizados para el análisis de los datos fueron: 1. abundancia reactiva (AR) por especie, calculada de la siguiente manera: $xi/\sum x.100$; donde xi = número promedio de individuos de la especie i por área de muestreo y $\sum x$ es la sumatoria de todos los promedios para cada área. 2. densidad, expresada en número de individuos/ha. 3. frecuencia de utilización de los hábitats por especie en cada área de muestreo, calculada en base al número



REFERENCIAS: Ch a: *Charadrius alticola*; Lo s: *Lophonetta specularioides*; La s: *Larus serranus*; As sp: *Asthenes* sp; Up sp: *Upucerthia* sp; Le r: *Lessonia rufa*; Mu r: *Muscisaxicola ruvivertex*; Mu m: *M. maculirostris*; Hi r: *Hirundo rustica*; Si u: *Sicalis uropygialis*

Figura 3: Frecuencia de utilización de los hábitats por las aves en el área de muestreo 2 (costa W). Habitat 1: zona externa de la costa, Habitat 2: "vega" bien desarrollada y Habitat 3: playa salitrosa.



REFERENCIAS: P a: *Phoenicoparrus andinus*; Ca b: *Calidris bairdii*; Lo s: *Lophonetta specularioides*; An f: *Anas flavirostris*; La s: *Larus serranus*; Th o: *Thinocorus orbygnianus*; Mu r: *Muscisaxicola rufivertex*; Le r: *Lessonia rufa*; Hi r: *Hirundo rustica*; P sp: *Petrochelidon* sp.

Figura 4: Frecuencia de utilización de los hábitats por las aves en el área de muestreo 3 (costa SE). H1: zona externa de la costa, H2: "vega empobrecida", H3: playa, H4: agua salobre y H5: encharcado de agua dulce.

de observaciones de la especie *i* en el *i*-ésimo hábitat/número total de observaciones de la especie *i*. 4. frecuencia total de utilización de hábitat por cada especie, tomando todas las observaciones efectuadas en las tres áreas de muestreo. Con estos valores he segregado grupos que explotan hábitats semejantes, utilizando la fórmula simétrica de superposición de nicho de MacArthur y Levins (1967). A partir de la matriz de superposición he realizado un análisis de grupo mediante la técnica UPGMA propuesta por Sokal y Michener (1958). 5. Diversidad de especies de aves, diversidad de utilización de hábitat y diversidad de hábitats por área de muestreo, utilizando la expresión H' de Shannon-Wiener (Pielou 1975), calculada con logaritmo en base *e*. 6. amplitud del nicho espacial utilizando el índice *B* de Levins (1968). Para el caso de los flamencos he realizado además conteos totales (censos) en toda la superficie de la laguna.

RESULTADOS

Se registraron un total de 27 especies (Apéndice 1) de las cuales 20 fueron detectadas en los muestreos. Las especies ausentes en éstos coinciden con ser o bien muy escasas en el área de estudio (como *Fulica cornuta* y *Buteo polysoma*) o bien localizadas en hábitats particularmente pobremente representados en las áreas de muestreo (como *Geositta punensis* y *Lepthasthenura aegithaloides*). Los resultados de los muestreos en cada área están expuestos en la tabla 1.

a) Abundancia relativa: En el área 1 se observa con claridad que las especies con mayor abundancia, dentro de las acuáticas, son: *Lophonetta specularioides*, *Anas flavirostris* y *Larus*

Tabla 1: Comparación de los valores resultantes de los muestreos entre las áreas seleccionadas de Laguna Socompa (Salta, Argentina).

AREA 1					AREA 2					AREA 3				
n	$\bar{x}$	SD	ind/ha	ar	n	$\bar{x}$	SD	ind/ha	ar	n	$\bar{x}$	SD	ind/ha	B
P ch 18	1.50	(2.25)	0.55	2.86										1.00
P a 7	0.58	(0.90)	0.21	1.11						9	1.00	(1.34)	0.40	4.57 1.36
Re a 30	2.50	(0.52)	0.90	4.77										1.59
C ab										19	1.60	(1.39)	0.60	7.31 1.11
Ch a 2	0.16	(0.39)	0.06	0.31	5	0.42	(0.51)	0.16	5.30					1.00
Lo s217	17.70	(6.35)	6.44	33.76	12	1.00	(0.00)	0.39	12.63	127	10.60	(5.66)	3.90	48.42 2.35
An f 83	6.90	(3.06)	2.51	13.16						4	0.33	(0.78)	0.10	1.51 1.66
Ch m1	0.08	(0.29)	0.03	0.15										*
La s112	10.30	(2.01)	3.75	19.65	5	0.42	(0.67)	0.16	5.30	18	1.60	(1.88)	0.60	7.31 1.97
Th o										3	0.30	(0.74)	0.10	1.37 2.00
Me a 1	0.08	(0.29)	0.03	0.15										*
As sp					1	0.08	(0.29)	0.03	1.01					*
Up sp					1	0.08	(0.29)	0.03	1.01					*
Le r 82	6.80	(1.40)	2.47	12.97	27	2.42	(1.56)	0.94	30.56	54	4.50	(0.79)	1.70	20.56 2.91
Mu rr					17	1.33	(1.15)	0.52	16.79	1	0.08	(0.29)	0.03	0.37 2.71
Mu m					9	0.83	(0.94)	0.32	10.58					1.85
An c 4	0.33	(0.65)	0.12	0.63										1.00
Hi r 61	5.10	(5.03)	1.85	9.73	5	0.42	(0.51)	0.16	5.30	20	1.80	(1.09)	0.70	8.22 1.86
P sp 5	0.40	(1.11)	0.80	0.79						1	0.08	(0.29)	0.03	0.37 2.00
Si u					11	0.92	(1.44)	0.36	11.62					1.19
Densidad total:				19.72					3.07					8.16
Diversidad de especies ¹				1.846					1.833					1.568
Diversidad de Habitats ²				1.640					1.013					1.083
Diversidad de uso ³				1.430					1.045					1.196

n: número de observaciones, x: promedio de individuos por muestreo, SD: desviación típica, ind/ha: densidad expresada como número de individuos por ha, ar: abundancia relativa, B: Índice de Levins de amplitud de nicho, *: datos insuficientes para el cálculo de este índice.

1. Diversidad de especies de aves, 2. Diversidad de habitats por área de muestreo (considerando como pi la proporción de la superficie que ocupa cada habitat sobre la superficie total de cada área de muestreo) y 3. Diversidad de uso de los habitats por área de muestreo (considerando como pi la frecuencia de uso de cada habitat sobre la frecuencia total de uso de cada área de muestreo).

serranus y de las terrestres *Lessonia rufa* e *Hirundo rustica*. En el área 2 las especies más abundantes son insectívoras terrestres como *L. rufa*, *Muscisaxicola rufivertex* y *M. maculirostris*. En el área 3, donde se encuentran presentes los habitats semejantes al área 1, aparecen nuevamente como más abundantes *L. specularioides* y *L. rufa*. En todos los casos los flamencos aparecen con muy baja abundancia (o están ausentes), debido a su gran movilidad dentro de la laguna y principalmente a ocurrir en baja densidad, al menos para esta época (ver

análisis de grupos más adelante).

b) Densidad y Diversidad: La densidad total y la diversidad es mayor en el área 1 que en la 2, en la cual registré la mínima densidad. El área 3 presentó una densidad menor que la 2 y su diversidad fue relativamente baja debido a la concentración de la abundancia en *L. specularioides*. De todos modos las diferencias en el valor de H' entre las tres áreas no resultaron significativas ($P > 0.05$, prueba de t para H' , Poole 1974).

c) Frecuencia de utilización de hábitats: En las figuras 2 a 4 expongo gráficos de las frecuencias de individuos por especie en cada hábitat en las tres áreas de muestreo. En el área 1 (Fig. 2) se observa que la mayor riqueza específica sucede en los hábitats de "vega" bien desarrollada y en la playa arenosa-salitrosa de la laguna. La mayor abundancia de individuos se presentó en este último hábitat, seguido por el "encharcado" de agua dulce (H4) y la "vega" bien desarrollada (H3). Cinco especies presentan una frecuencia del 100% en un hábitat en particular como *Phoenicopterus chilensis* en H6, *Charadrius alticola* en H5 e *H. rustica* en H3. El borde externo de la vega (H1), donde no existe vegetación, es utilizado sólo ocasionalmente por las aves. *L. serranus*, que ocurre a una frecuencia del 83% en H4, localiza en este hábitat sus nidos a modo de pequeñas plataformas semisumergidas.

En el área 2 (Fig. 3) aparece representado un nuevo tipo de hábitat (H1) constituido por un talud de acarreo con vegetación arbustiva. Este hábitat presenta la mayor frecuencia de utilización por las aves, incorporando a nuevas especies como *Sicalis uropygialis*. El área 3 (Fig. 4) presenta un esquema espacial semejante al área 1. Sin embargo se observa que la mayor riqueza se concentra en el sector de "vega".

Tabla 2: Diversidad de especies de aves calculada por hábitat para las tres áreas de muestreo de Laguna Socompa (Salta, Argentina).

	Laguna salobre	playas	"charcos" ¹	Laguna dulce	"vega" desarr.	"vega" empobr.	pedregal externo	arbustal
AREA 1	1.127	1.260		0.926	1.297	1.060	0.636	
AREA 2		1.512			1.707			1.508
AREA 3	0.588	0.355			1.351			

¹. hondonadas anegadas en el interior de "vegas"

Encontré una tendencia de incremento de la diversidad de uso de las áreas con un incremento en la diversidad de hábitats (Tabla 1). Vemos que el área 1 presentó una mayor diversidad de uso y una mayor diversidad de hábitats. El área 2 presentó valores bajos para ambos parámetros y el área 3 mostró valores intermedios.

El hábitat "vega", con diferentes grados de desarrollo en cada área de muestreo, presentó una mayor diversidad de especies de aves que los restantes hábitats (Tabla 2). Los hábitats de playas y el arbustal mostraron también valores relativamente altos de diversidad. Los valores de similitud de especies entre las tres áreas de muestreo, calculados en base al índice de Sorensen, indican notables diferencias en composición. Entre el área 1 y 2 el valor fue de 36.4%; entre 1 y 3 fue del 31.8% y entre las áreas 2 y 3 de 25.0%.

d) Grupos funcionales (o asociaciones espaciales): Mediante un análisis de grupo he segregado a las especies en subconjuntos o “microcomunidades” espacialmente funcionales. La matriz de superposición y el dendrograma correspondiente, resultado del análisis UPGMA, pueden ser solicitados al autor.

Grupo 1: Especies que frecuentan el agua salobre: *P. chilensis* y *Phoenicoparrus andinus*. Ambas especies presentaron una densidad total muy baja, calculada en base al número promedio de individuos totales observados por día en la laguna/ superficie total de la laguna. Para la primera especie el valor fue de 0.010 ind./ha y para la segunda de 0.008 ind./ha. En otras regiones andinas como Chile, Bolivia y Perú estas especies presentan valores notablemente mayores (0.24 ind./ha para *P. chilensis* y 0.45 ind./ha para *P. andinus*, Hurlbert y Keith 1979). En dos oportunidades he observado alimentándose juntas a ambas especies (7 *P. andinus* + 3 *P. chilensis* y 5 *P. andinus* + 2 *P. chilensis*). Sin embargo ambas especies estuvieron, en general, constituyendo grupos homogéneos de alimentación de 3 a 15 individuos. Según Hurlbert y Keith (1979) estas especies presentan una marcada superposición espacial, pero su segregación ecológica es principalmente a nivel de la composición de sus dietas y del comportamiento alimentario. *P. chilensis* se alimenta de invertebrados (como larvas de quironómidos, anfípodos y corixidos) mientras que *P. andinus* filtra del microbentos sobre todo diatomeas (Hurlbert 1982 y Hurlbert et al. 1983).

Grupo 2: Especies que frecuentan las playas y bordes de la laguna: *Recurvirostra andina*; sólo registré tres ejemplares en toda la laguna desplazándose en grupo por la orilla. *Charadrius alticola*; solitario o en pareja frecuentando los márgenes externos de la “vega”, sobre todo en suelos desnudos pedregosos y en los encharcados de poca profundidad. *Anas flavirostris* y *L. specularioides*; estas especies de patos evidenciaron una clara tendencia a buscar alimento en el borde de la laguna, particularmente en la playa arenosa-salitrosa.

Grupo 3: Especies del agua dulce y de los encharcados. *L. serranus*; observé un total de 16 individuos, de los cuales 13 se localizaron en la laguna de agua dulce (H4 del área 1). En este sitio detecté tres nidos, uno de ellos con postura. También encontré tres polluelos de esta temporada y un individuo juvenil. *Calidris bairdii*; se localizó en pequeños grupos de 9 a 40 individuos, frecuentando no sólo los encharcados de la “vega” sino también las orillas húmedas de la laguna. Dorst (1955-1956) también señala que este hábitat (denominado por este autor las “cubetas” de la zona de estepa inundada) es el más frecuentado por *C. bairdii* y otras especies limícolas.

Grupo 4: Especies de “vega” o pradera cenagosa. *L. rufa* constituye la especie terrestre más abundante seguida por *H. rustica*. La primera especie frecuenta los sectores abiertos y desnudos de vegetación, posándose en promontorios donde localiza a sus presas, en general pequeños dípteros y lepidópteros. Koepcke (1954) observa que esta especie frecuenta las orillas cenagosas desnudas y las algas flotantes en los ambientes acuáticos altoandinos del Perú. En un trabajo anterior (Vides-Almonacid 1986) he observado que *L. rufa* frecuenta también la densa carpeta de vegetación flotante del cauce y no es frecuente encontrarla en las típicas zonas de “vega”. Asimismo Dorst (1967) considera a este passeriforme la especie característica de los bordes limosos de las aguas, los cuales son ricos en pequeños crustáceos y otros invertebrados. *Thinocorus orbygnianus* y *Anthus correndera* mostraron muy baja abundancia, por lo tanto los datos de frecuencia de uso de hábitat no son representativos. De todos modos las observaciones de *A. correndera* coinciden en parte con lo señalado por Dorst (1967) sobre esta especie la cual considera típica de la zona de “vega” (= estepa inundada por este autor). Los hirundínidos (*Petrochelidon* sp y *H. rustica*) son de frecuencia casi exclusiva de este hábitat, posiblemente debido a la elevada actividad de insectos voladores en este sitio.

Grupo 5: Especies del roquedal-arbustal. *M. rufivertex* frecuenta además de este hábitat la zona de “vega”, compartiendo el espacio con *M. maculirostris*. Ambas especies cazan insectos

en sitios desnudos de vegetación, pero diferenciándose en la velocidad de forrajeo (Cody, 1974). *S. uropygialis* es una especie preferentemente rupícola, como lo señala Dorst (1957), pero con frecuencia busca su alimento en las zonas de "vega" (Vides-Almonacid 1986) donde se encuentran en mejor desarrollo las gramíneas.

Las especies que presentaron un uso más amplio de la heterogeneidad espacial que ofrece el ambiente fueron *L. rufa* y *M. rufivertex* (ver índice de Levins en Tabla 1). Sin embargo ambas especies mostraron una fuerte tendencia de un uso diferencial de los hábitats. En general los valores del índice de Levins son menores a 3.00, con más del 80% de las especies con valores inferiores a 2.00 (recordemos que este índice varía de 1 a n , en este caso $n = 7$ que corresponde al número de hábitats diferenciados y por lo tanto el máximo valor teórico de amplitud).

DISCUSION

Grupos funcionales relativamente similares a los encontrados en Laguna Socompa fueron detectados para otros ambientes lacustres en los altos Andes por Koepeke (1954), Dorst (1967) y Fjeldsa (1981 y 1985). La estructura espacial de estas comunidades presenta rasgos semejantes en cuanto a la marcada repartición horizontal del ambiente y a los grupos espaciales incluídos. Estas semejanzas estarían relacionadas con las características estructurales de los ambientes acuáticos andinos. Al parecer la diversidad es comparativamente mayor en los ambientes acuáticos que en los restantes mosaicos ambientales andinos que no involucran ambientes húmedos (Dorst 1955-1956 para Perú, Ribera y Hanagarth 1982 para Bolivia y Vides-Almonacid, datos no publ., para Cumbres Calchaquies, Tucumán, Argentina). En general la heterogeneidad espacial, tanto vertical como horizontal, se encuentra positivamente correlacionada con la diversidad de especies de aves en diferentes tipos de ambientes (por ejemplo: MacArthur y MacArthur 1961, Wiens 1974 y 1976, Willson 1974, Roth 1976, Rotenberry y Wiens 1980, entre otros). Por lo tanto la existencia de un mosaico ambiental de tipos diferentes de hábitats aumenta la diversidad total del sistema completo, mediante el incremento de las diversidades correspondientes a cada hábitat (Herrera 1981). En Laguna Socompa la diversidad total por área de muestreo fue mayor que las máximas encontradas por hábitat ("vega"). Es decir que la diversidad intrahábitat (alfa) de los hábitats diferenciados estarían contribuyendo a la diversidad total del sistema lacustre (diversidad interhábitat o beta). La tendencia de incremento de la diversidad de uso con el aumento de la diversidad de hábitats entre las tres áreas de muestreo de Laguna Socompa, apoyaría en parte esta hipótesis.

Hemos visto que el hábitat "vega", con diferentes grado de desarrollo, presenta una alta frecuencia de utilización por parte de la comunidad y una mayor diversidad de especies de aves que los restantes hábitats. Ello podría estar relacionado a la mayor cobertura y desarrollo vertical que ofrece este hábitat (para refugio, nidificación, etc.) y a la fuente de recursos alimenticios que, según las especies que lo frecuentan (como por ejemplo *L. rufa* e *H. rustica*) parecería tratarse principalmente de insectos.

El hábitat de playa presenta también una elevada frecuencia de utilización y diversidad de especies, al igual que el roquedal-arbustal. El primer caso podría deberse a un efecto de borde entre dos hábitats muy diferentes (interfase agua/tierra firme), en donde muchas aves acuáticas lo utilizan para el descanso o búsqueda alternativa de alimento. Para el caso del roquedal-arbustal podría deberse a un incremento en la complejidad estructural de la vegetación. La baja similitud en composición entre las tres áreas de muestreo podría ser el reflejo de las diferencias estructurales de cada una de ellas, o bien a fenómenos inherentes al diseño de muestreo (e.g. bajo número de muestras).

En base a los datos y observaciones obtenidos de la avifauna de Laguna Socompa podemos

considerar, para el período de estudio, que la comunidad estaría constituida por especies con estrechos rangos de amplitud en el uso de hábitats y con una marcada segregación espacial. Posiblemente dos factores estarían relacionados a ello; adecuada disponibilidad de alimento y alta heterogeneidad de hábitats. Según Kushlan et al. (1985) en las comunidades de aves acuáticas al incrementarse la diversidad de hábitats no sólo aumenta la disponibilidad de nuevos nichos a explotar, y por lo tanto la posibilidad de ocurrir un mayor número de especies, sino también una reducción en la superposición del uso de hábitats. Por otro lado, en los ambientes de alta montaña andinos, existe un pico muy marcado de productividad durante el período estival (Halloy 1985). Herrera (1981) considera que al incrementarse la estacionalidad de los ambientes, aumenta la importancia de las especies visitantes, en cuanto a la captación de los recursos disponibles. En los ambientes altoandinos, fuertemente estacionales con marcadas épocas "favorables" y "desfavorables" (Halloy 1985) estaría ocurriendo durante el período estival el máximo empaquetamiento o saturación posible de especies, como consecuencia de la alta disponibilidad de los recursos. En Laguna Socompa la mayor parte de las especies son visitantes estivales ya sea para nidificar (como *L. specularioides*, *L. serranus*, *L. rufa* y *C. alticola*, entre otras, según Olrog 1963) o bien que permanecen durante el invierno boreal para luego migrar al hemisferio norte (caso de *C. bairdii* e *H. rustica*, Olrog 1963). Estas especies estivales suman aproximadamente el 70% del total de especies muestreadas en la zona de estudio.

De las 27 especies registradas en Laguna Socompa, 11 pueden ser consideradas como acuáticas o ligadas directamente a cuerpos de agua. De estas aves solamente *F. cornuta* constituye especie herbívora. Las demás especies presentan dietas mixtas o bien dietas con un alto componente de alimento de origen animal. Contrario a esto la estructura trófica de otras comunidades acuáticas altoandinas estudiadas, como Laguna Lagunillas del Perú (Fjeldsa 1988), presentan a las aves herbívoras como dominantes tanto en número como en biomasa (principalmente *Fulica* spp). Esta casi ausencia de aves herbívoras en Laguna Socompa (*F. cornuta* fue registrada una sola vez) podría explicarse principalmente por la baja disponibilidad de alimento para estas aves. El agua salobre de Laguna Socompa no permite el desarrollo de una vegetación acuática arraigada o flotante, a diferencia de otros lagos andinos menos salinos, como el caso de Laguna Lagunillas (Fjeldsa 1988 y com pers. 1989) o lagunas de la Sierra del Anconquija en Argentina (Vides-Almonacid 1988) donde las especies del género *Fulica* son dominantes en cuanto a número.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco el apoyo brindado en el terreno por los miembros de la expedición científica al Volcán Socompa: S. Halloy, A. Grau, E. Terán y O. Pagaburo y a Gendarmería Nacional, Destacamento Estación Socompa. Agradezco particularmente las sugerencias recibidas durante el trabajo de campo por parte de S. Halloy y por la corrección del manuscrito a J. Fjeldsa y J.R. Navas. Además hago reconocimiento de las oportunas sugerencias recibidas de dos revisores anónimos.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Aceñolaza, F. G. y A. Toselli. 1981. Geología del Noroeste Argentino. Univ. Nac. de Tucumán, Fac. de Ciencias Naturales. S. M. de Tucumán.
- Cabrera, A. L. y A. Willink, 1980. Biogeografía de América Latina. Monografía 13, Ser. Biología,

O.E.A., Washington, D.C.

- Cody, M.L. 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Dorst, J. 1955-1956. Recherches écologiques sur les oiseaux des hauts plateaux péruviens. Travaux de L'Institut Français D'Études Andines, V: 82-140, Paris-Lima.
- . 1957. La vie sur les hauts plateaux du Perou. *Terre et Vie* 1: 3-50.
- . 1967. Considérations zoogéographiques et ecologiques sur les oiseaux des hautes Andes, pp. 471-504, en *Biologie de L'Amérique Australe*, Vol. 3, (Ed. C1.D. Deboutville y E. Rapoport). Centr. Nat. de la Recherche Scientifique, Paris.
- Fjeldsa, J. 1981. A comparison of bird communities in temperate and subarctic wetlands in northern Europe and the Andes. *Proc. Second Nordic Congr. Ornithol.* 1979: 101-108, Stavanger.
- . 1985. Origin, evolution, and status of the avifauna of Andean Wetlands, pp 85-112. in: *Neotropical Ornithology*. (P.A. Buckley, M. S. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely and F.G. Buckley, Eds.). *Ornith. Monogr.* 36, Washington D.C.
- . 1988. Aves de la laguna Lagunillas, en los Andes del sur del Perú *Boletín de Lima* 58: 61-68, Lima.
- Halloy, S.R.P. 1985. Climatología y edafología de Alta Montaña en relación con la composición y adaptación de las comunidades bióticas (con especial referencia a las Cumbres Calchaqufes, Tucumán). Univ. Microfilm Internat. publ. 85-02967, Ann Arbor, Michigan.
- Herrera, C.M. 1981. Organización temporal de las comunidades de aves. *Doñana Acta Vert.* 8:79-101.
- Hurlbert, S.H. 1982. Limnological studies of Flamingo diets and distributions. *Nat. Geogr. Soc. Res. Rep.* 14:351-356.
- . & J.O. Keith, 1979. Distribution and spatial patterning of Flamingos in the Andean Altiplano. *Auk* 96: 328-342.
- . ,M. Lopez & J.O. Keith. 1983. Wilson's Phalarope in the Central Andes and its interaction with the Chilean Flamingo. *Rev. Chil. de Hist. Nat.* 57:47-57.
- Koepcke, M. 1954. Corte ecológico transversal en los Andes del Perú Central con especial consideración de las aves. Parte 1: Costa, Vertientes Occidentales y Región Altoandina. *Mem. Mus. Hist. Nat. Jav. Prado* 3:1-119, Lima.
- Kushlan, J.A., G.A. Morales & P.C. Frohring. 1985. Foraging niche relations of eading birds in tropical wet savannas. pp: 663-682, in: *Neotropical Ornithology* (P.A. Buckley, M.S. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely and F.G. Buckley, Eds.), *Ornith. Monogr.* 36, Washington, D.C.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Macarthur, R. H. & J. W. Macarthur. 1961. On birds species diversity. *Ecology* 42:594-598.
- . & R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Amer. Nat.* 101: 377-385.
- Narosky, T. y D. Yzurieta. 1988. Guía parala identificación de las aves de Argentina y Uruguay. *Asoc. Ornitológica del Plata*, Buenos Aires.
- Olrog, C.C. 1963. Lista y distribución de la avifauna argentina. *Op. Lill.* 27, Fund. M. Lillo, Tucumán.
- Pielou, E.C. 1975. Ecological diversity. *Johan Wiley and Sons*, New York.
- Poople, R.W. 1974. An introduction to quantitative ecology. *MacGraw Hill*.
- Ribera, M.O. y W. Hanagarth. 1982. Aves de la Región Altoandina de la Reserva Nacional de Ulla-Ulla. *Ecol. de Bolivia* 1:33-45.
- Rotenberry, J.T. & J. A. Wiens. 1980. Habitat structure, patchiness and avian communities in north american steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology* 61: 1228-1250.
- Roth, R.R. 1976. Spatial Heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57:773-782.
- Sokal, R.R. and C.D. Michener. 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships, *Univ. Kansas Sci. Bull.* 38:1409-1438.
- Vides-Almonacid, R. 1986. Notas sobre la repartición del nicho tróficoespacial de las aves en una localidad altoandina de Catamarca, Argentina. *Hist. Nat.* 6:33-40.

- . 1988. Notas sobre el estado de las poblaciones de la Gallareta Cornuda (*Fulica cornuta*) en la provincia de Tucumán, Argentina. Hornero 13:34-38.
- Wiens, J.A. 1974. Habitat heterogeneity and avian community structure in North American grasslands. American Midl. Naturalist 91:195-213.
- . 1976. Populations responses to patchy environments. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7:81-120.
- Willson, M. F. 1974. Avian community organization and habitat structure. Ecology 55: 1017-1029.

*CONICET Fundación Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán Jujuy 457, 4000, Tucumán, Argentina
 Dirección actual: Programa de Maestría en Manejo de Vida Silvestre-UNA, ap. postal 1350, Heredia, Costa Rica, C.A.

Apendice 1:

Listas de especies de aves registradas en laguna Socompa*

RHEIDAE

Pterocnemia pennata

PHOENICOPTERIDAE

Phoenicopterus chilensis

Phoenicoparrus andinus

ANATIDAE

Chloephaga melanoptera

Lophonetta specularioides

Anas flavirostris

A. puna

ACCIPITRIDAE

Buteo polyosoma

RALLIDAE

Fulica cornuta

CHARADRIIDAE

Charadrius alticola

SCOLOPACIDAE

Calidris bairdii

RECURVIROSTRIDAE

Recurvirostra andina

THINOCORIDAE

Thinocorus orbignyianus

LARIDAE

Larus serranus

COLUMBIDAE

Metriopelia aymara

FURNARIIDAE

Geositta punensis

Upucerthia sp

Asthenes sp

Leptasthenura aegithaloides

TYRANNIDAE

Muscisaxicola rufivertex

M. maculirostris

Lessonia rufa

HIRUNDINIDAE

Hirundo rustica

Petrochelidon sp

MOTACILLIDAE

Anthus correndera

EMBERIZIDAE

Sicalis uropygialis

S. olivascens

* Para la nomenclatura de las especies se siguió a Narosky e Yzurieta (1988)