

Tesis Doctoral

# Efectos de la fragmentación del bosque de caldén sobre las comunidades de aves en el centro- este de La Pampa

Sosa, Ramón Alberto

2008

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Sosa, Ramón Alberto. (2008). Efectos de la fragmentación del bosque de caldén sobre las comunidades de aves en el centro-este de La Pampa. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Sosa, Ramón Alberto. "Efectos de la fragmentación del bosque de caldén sobre las comunidades de aves en el centro-este de La Pampa". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2008.

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

**EFFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN DEL BOSQUE DE CALDÉN  
SOBRE LAS COMUNIDADES DE AVES EN EL CENTRO-ESTE DE  
LA PAMPA**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el  
área Ciencias Biológicas

**Ramón Alberto Sosa**

Director de tesis: Dr. Javier Lopez de Casenave

Consejero de Estudios: Dr. Juan Carlos Rebores

Buenos Aires, 2008

## EFFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN DEL BOSQUE DE CALDENAL SOBRE LAS COMUNIDADES DE AVES EN EL CENTRO-ESTE DE LA PAMPA

---

**RESUMEN:** Entre agosto de 2000 y febrero de 2005 se estudiaron la organización de los ensambles de aves en fragmentos de caldenal en la Estancia La Primavera, ubicada en el centro este de la provincia de La Pampa. Los objetivos generales de este trabajo fueron: 1) analizar los cambios en los ensambles de aves producidos por la fragmentación del bosque y por la incorporación de una matriz agrícola; y 2) determinar los efectos de borde tanto en sus aspectos abióticos (mediante análisis de variables microambientales), como bióticos (a partir del análisis de los ensambles de aves y de un experimento con nidos artificiales). Para ello se trabajó en seis fragmentos de bosque maduro cuyas superficies fueron: 2.1; 10.4; 13.6; 26.3; 27.9; y 117.6 ha. En la primera parte del trabajo se describe el área de estudio y cuales fueron las posibles causas de la fragmentación del caldenal. En la segunda parte del trabajo se evaluó la riqueza específica y la abundancia de las aves, en función del tamaño de los fragmentos y de la estructura de la vegetación de los mismos. La estructura gremial de los ensambles cambió entre estaciones, debido a las especies migratorias estivales. Tanto la densidad como la riqueza fueron afectadas por el área. Por otro lado la estructura de la vegetación fue un factor importante en la distribución de las especies en los fragmentos. En la tercera parte se analizaron los diferentes efectos de borde, en primer lugar se analizaron los cambios físicos ocasionados por éste. En este caso las temperaturas del aire, del suelo, la humedad ambiente y de la broza, la radiación fotosintéticamente activa y la lluvia fueron las variables que cambiaron conforme la distancia la borde aumentaba. Posterior a los cambios microambientales, se estudiaron los cambios en los ensambles de aves en función del efecto de borde como así también de la estructura de la vegetación. No hubo evidencia de un efecto de borde, ya que no se encontró ninguna especie rechazadora ni explotadora de borde. Como la estructura de la vegetación fue similar, tanto en el borde y en el interior, esta pudo haber sido la causa de la falta de efecto de borde. Por último en el Capítulo 6 se realizó una evaluación del efecto de borde a partir de un experimento con nidos artificiales. En este caso hubo un efecto de borde significativo, aunque sólo para los nidos ubicados en el suelo, mientras que los colocados en los árboles tuvieron una predación cercana al 100%. Si bien existieron varias especies de potenciales predadores, sólo se pudieron registrar tres mamíferos y tres aves. Los resultados en su conjunto indican que las aves que habitan en el caldenal se verían más afectadas por las variables microambientales, la estructura de la vegetación y la predación de nidos. Sin embargo, los efectos biológicos indirectos causados por las variaciones microambientales, el parasitismo de cría (ausente este estudio), la predación sobre nidos naturales, constituyen evaluar con mayor profundidad.

---

**Palabras claves:** ensambles de aves, fragmentación, ecología de comunidades, espinal distrito del caldenal, efecto de borde, microambiente, nidos artificiales

## EFFECTS OF CALDENAL FOREST FRAGMENTATION ON BIRDS ASSEMBLAGE IN CENTRAL-EASTERN OF LA PAMPA

---

**ABSTRACT:** The study of the bird assemblage organization in the fragmented caldenal forest was carried out at La Primavera Ranch, located in central-eastern La Pampa province between August 2000 and February 2005. The general objectives of this study were: 1) to analyze the changes in the bird assemblage after forest fragmentation; 2) to determine the edge effects in their abiotic and biotic aspects. With this purpose in mind, six caldenal fragments of mature forest sized 2.1, 10.4, 13.6; 26.3; 27.9; and 117.6 ha were studied. First, the study area was described and the possible causes of the caldenal fragmentation were analyzed. Second, the specific richness and abundance of birds were evaluated as a function of the fragments size and the vegetation structure. The bird assemblage showed seasonal changes, due to the occurrence of summer migratory species. The density and species richness were affected by the fragments size. On the other hand the vegetation structure was an important factor influencing species distribution in forest fragments. The microenvironmental changes, bird assemblage and artificial nest predation were the edge effects considered. The microenvironmental changes included the air and the soil temperatures, the air and the litter humidity, the photosynthetic active radiation and the rain, variables which changed according to the distance from the edge. No edge effects were found on the bird assemblage. The artificial nests experiment showed a stronger edge effect only for the ground nests, while those placed on trees had nearly 100% predation. The obtained results suggest that birds inhabiting the caldenal would be more affected by microenvironmental variables, vegetation structure and nests predation. However, indirect biological effects caused by the microenvironmental changes, brood parasitism and natural nests predation, need to be evaluated in future studies.

---

**Keywords:** birds assemblage, forest fragmentation, community ecology, spatial distribution of the caldenal, edge effect, microenvironmental analysis, artificial nests

*A Graciela y a nuestros hijos,  
por compartir todas las vicisitudes  
de este trabajo y darme fuerzas  
para concretarlo.*

*La ciencia es una escuela de modestia, de valor intelectual y de tolerancia: muestra que el pensamiento es un proceso, que no hay gran hombre que no se haya equivocado, que no hay dogma que no se haya desmoronado ante el embate de los nuevos hechos.*

Ernesto Sabato  
Uno y el Universo, 1945

# ÍNDICE

---

Agradecimientos.....	i
<b>CAPÍTULO UNO</b>	
<b>Introducción general.....</b>	<b>1</b>
La fragmentación de los hábitat.....	1
El efecto de borde.....	2
Organización de la tesis.....	4
<b>CAPÍTULO DOS</b>	
<b>Área de Estudio.....</b>	<b>6</b>
El caldenal.....	6
Las aves del caldenal.....	9
La fragmentación del caldenal.....	9
Estancia la Primavera.....	10
<b>CAPÍTULO TRES</b>	
<b>Las comunidades de aves de los fragmentos del caldenal.....</b>	<b>12</b>
Introducción.....	12
Métodos.....	14
Resultados.....	17
Discusión.....	26
<b>CAPÍTULO CUATRO</b>	
<b>Efecto de borde: análisis de variables microambientales.....</b>	<b>30</b>
Introducción.....	30
Métodos.....	31
Resultados.....	33
Discusión.....	37
<b>CAPÍTULO CINCO</b>	
<b>Efecto de borde en las comunidades de aves de los fragmentos del caldenal.....</b>	<b>39</b>
Introducción.....	39
Métodos.....	40
Resultados.....	42
Discusión.....	50
<b>CAPÍTULO SEIS</b>	
<b>Efecto de borde: un análisis experimental con nidos artificiales.....</b>	<b>54</b>
Introducción.....	54
Métodos.....	55
Resultados.....	58

Discusión.....	62
<b>CAPÍTULO SIETE</b>	
<b>Conclusiones generales.....</b>	<b>64</b>
<b>Bibliografía.....</b>	<b>67</b>



## AGRADECIMIENTOS

---

Al Director de esta Tesis, Dr. Javier Lopez de Casenave, por su guía, estímulo y respaldo constantes durante todas las instancias del trabajo.

A mi Consejero de Estudios, Dr. Juan Carlos Reboreda, por su dedicación permanente.

A los Dres. María Busch, Gustavo Fernández y David Bilenca por aceptar ser jurado de esta tesis y por las sugerencias realizadas.

A Juan Javier García Fernández por ser quien me contactó con el Dr. Reboreda, por su constante apoyo y dedicación con todo mi trabajo de tesis y por permitirme trabajar en la Fundación para la Conservación de las Especies y Medio Ambiente (FUCEMA), para conseguir fondos.

A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UNLPam por el financiamiento de este trabajo, realizado a través del planes PI 011. Se agradece también a la Secretaría de Ciencia y Técnica de la misma facultad, por solventar en forma total los gastos ocasionados por los cursos de postgrado en distintas universidades del país y en la UBA, necesarios para reunir los créditos obligatorios que se exigen para realizar el doctorado. Un agradecimiento especial para la ex Secretaria de Ciencia y Técnica y actual Decana de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Dra. María Cristina Martín, por su constante preocupación y eficiencia en la resolución de los problemas vinculados al financiamiento de postgrados.

Al Dr. Marc-André Villard, de la Universidad de Moncton, Canadá, por sugerirme al Dr. Lopez de Casenave como Director de Tesis y por los comentarios sobre las posibles causas de la ausencia de especies de aves especialistas de interior, en los fragmentos estudiados.

Al Dr. Marcelo Zarate por las correcciones del inglés en el abstrac.

A la Familia Torroba por permitirme trabajar en la Estancia la Primavera, en especial a Don Tito Torroba, quien además de “abrirme las tranqueras” de su campo, me brindó una amistad que nunca olvidaré.

A Paula Dieser por ayudarme a solucionar problemas estadísticos cada vez que lo necesité.

A Diego Villareal por poner a mi disposición el material de su biblioteca y facilitarme la cámara fotográfica para la obtención de las imágenes de los predadores.

A José Hernán Sarasola por facilitarme material necesario para el desarrollo de la tesis, tanto artículos científicos, como instrumental para desarrollar el capítulo de microambiente.

A José Luis Hierro por facilitarme el medidor de quantum de luz, para medir radiación fotosintéticamente activa.

A Igor Berkusky y a Julio di Renzo por asesorarme sobre la utilización de regresión logística.

A Mónica Mazzola, por conseguirme muchos artículos científicos que me eran imposibles obtener.

A Laura Braganolo, Adriana Mehl, Carmen Torroba y Miguel Salvador, mis amigos del Pabellón Sur, por aguantarme durante el proceso de escritura de la tesis.

A Susana Álvarez, Graciela Bazán, Eduardo Mariño y Estela Quirán, por sus buenos deseos y su aliento para que concretara esta tesis.

A todos los estudiantes que me ayudaron en los trabajos de campo, en particular a Marcos, Daniela, Néstor y Violeta.

Por último, y no por ello menos importante a mis amigos: Marcelo Pessino, Laura Braganolo, Violeta Poggio Herrero, José María Galea quienes compartieron mis alegrías y locuras durante el desarrollo del mismo.

Esta tesis estuvo financiada por la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UNLPam., FUCEMA y Sigma Xi National Academic of Science.

# CAPÍTULO UNO

## INTRODUCCIÓN GENERAL

---

### **LA FRAGMENTACIÓN DE LOS HÁBITATS**

El proceso de fragmentación consiste en la subdivisión de un hábitat continuo en fragmentos o parches más pequeños que el original, de modo tal que se altera la estructura del paisaje por la reducción del hábitat total y por los cambios en la configuración espacial de los parches remanentes (Forman y Gordon 1986, Wilcove et al. 1986, Turner et al. 2001, Fahrig 2003). Los fragmentos o parches, aislados e insertos en una matriz de hábitats diferentes al ambiente original, varían en cuanto a su grado de aislamiento, tamaño, forma, heterogeneidad interna, dinámica y tipo de bordes (Forman y Gordon 1986, Senft et al. 1987, Kotliar y Wiens 1990, Wiens et al. 1993, Fahrig 2003). Además, la matriz que rodea a los parches varía de acuerdo al tipo de disturbio que generó la fragmentación (e.g., fuego, tala, sequía, inundación, agricultura) y puede jugar un papel preponderante en el desarrollo y en la dinámica de los fragmentos (Harris 1984, Forman y Gordon 1986, Fahrig y Merriam 1994, Gascon et al. 1999, Turner et al. 2001).

Como resultado de la fragmentación, y a consecuencia de la reducción de hábitat, algunas especies se extinguen localmente (Haila y Hanski 1984, Foufopoulos e Ives 1999, Stratford y Robinson 2005), otras incrementan su abundancia (Crooks y Soulé 1999), arriban especies anteriormente ausentes, quedan especies remanentes en los fragmentos que permanecen estables, mientras que otras sobreviven al disturbio y sus poblaciones se mantienen en un tamaño muy pequeño (Wilcove et al. 1986, Forman y Gordon 1986). Así, se han observado numerosas respuestas de las especies al proceso de fragmentación, las cuales dependen del sistema en cuestión y de la ecología de las especies involucradas.

No obstante, suelen ser más comunes los efectos negativos que genera la fragmentación. En comunidades y poblaciones de aves, por ejemplo, se han registrado una variedad de

dichos efectos (Wilcove et al. 1986, Lehmkuhl y Ruggiero 1991, Saunders et al. 1991, Wiens et al. 1993, Robinson et al. 1995, Gustafson y Gardner 1996, Radford et al. 2005), asociados a factores y procesos determinados como son la disponibilidad de alimento (Senft et al. 1987, Bruun y Smith 2003, Donoso et al. 2003), de sitios de nidificación, la predación y el parasitismo de cría (Andrén 1992, Martin 1988, 1992, 1993, Villard et al. 1993, Robinson y Wilcove 1994, Robinson et al. 1995), la estructura metapoblacional (Villard et al. 1992, Esler 2000, Sih et al. 2000, Hill y Caswell 2001, Hames et al. 2001, Sawchick et al. 2002), la dinámica de los ecosistemas y de las comunidades (Robinson et al. 1992, Wiens et al. 1993, Radford et al. 2005).

Es bien conocido que el número de especies que ocupan fragmentos aislados aumenta con el área, y que la composición de las comunidades que habitan un fragmento particular no constituye un subconjunto al azar del conjunto regional de especies, sino que tiende a ser predecible, en parte por el efecto del área, del tipo de matriz, de la estructura de la vegetación y por las características ambientales que poseen los fragmentos (Galli et al. 1976, Wethered y Lawes 2003, 2005, Antongiovanni y Metzger 2005).

### **EL EFECTO DE BORDE**

La fragmentación, además de producir una disminución del área total, genera bordes, que son franjas de vegetación original que están en contacto con un ambiente diferente (la matriz), que por lo general son tierras agrícolas o urbanas (Helle y Helle 1982, Saunders et al. 1991, Murcia 1995). Como resultado de la transición entre el ambiente original y el de la matriz, se generan condiciones bióticas y abióticas diferentes a las que se encuentran en el interior del fragmento, denominándose a esto “efecto de borde” (Saunders et al. 1991, Murcia 1995). La magnitud del efecto de borde puede estimarse en función de la distancia de penetración (Ambuel y Temple 1983, Howe 1984, Janzen 1986, Temple y Cary 1988, Laurance y Yensen 1991, Lynch y Saunders 1991, Villard et al. 1995, Sisk et al. 1997, Schmiegelow et al. 1997, Laurance 2000), que será distinta dependiendo de si el borde es abrupto o gradual (Suarez et al. 1997).

Murcia (1995) distingue tres tipos de efecto de borde: los efectos abióticos, los efectos biológicos directos y los efectos biológicos indirectos. Los primeros (los efectos de borde abióticos) son aquellos que involucran cambios en las condiciones ambientales como resultado de la proximidad con la matriz. Ésta usualmente posee vegetación con relativamente baja biomasa y está representada por ecosistemas estructuralmente simples, como pasturas, cultivos o tierras en sucesión secundaria, lo que, dependiendo del ambiente fragmentado original, resulta en diferencias microclimáticas importantes (Murcia 1995, Gascon et al. 1999, Newmark 2005), como sucede particularmente en bosques fragmentados. Estas diferencias dependen, a su vez, del tipo de borde y de la exposición del mismo. La temperatura, la humedad y la radiación fotosintéticamente activa son los parámetros abióticos que suelen presentar mayor diferencia entre el borde y el interior de los fragmentos (Kapos 1989, Matlack 1993, Cadenasso et al. 1997).

Las variaciones abióticas que se producen en los bordes afectan directamente a los elementos bióticos presentes allí (efectos biológicos directos). El incremento en la incidencia de la luz solar permite un mayor crecimiento de las plantas, lo que usualmente produce un cambio en la estructura de la vegetación (Chen et al. 1992, Matlack 1994). También se ven afectadas la distribución y la densidad de las especies cerca de los bordes debido a que algunas son sensibles a los cambios abióticos y estructurales que se producen (Murcia 1995). Por ejemplo, en los bordes naturales del Bosque Chaqueño Occidental disminuye la densidad de árboles, aumenta la cobertura de plantas y se incrementa el número de especies de aves (Lopez de Casenave et al. 1995, 1998, Lopez de Casenave 2000). La matriz puede aportar especies antes ausentes en el ambiente original, que gracias a las nuevas condiciones pueden establecerse en el borde y pueden eventualmente penetrar en el interior del fragmento, en ocasiones compitiendo o predando sobre las especies originalmente presentes, desplazándolas (Crook y Soulé 1999, Friessen et al. 1999, Gascon et al. 1999). También se ha observado que pueden generarse condiciones ambientales propicias para la instalación y propagación de patógenos (Perkins y Matlack 2002).

Las variaciones ambientales y estructurales que suceden en el borde, al afectar a las especies, pueden a su vez modificar la dinámica de las interacciones entre ellas,

produciendo efectos biológicos indirectos (Murcia 1995, Cadenasso y Pickett 2000). Por ejemplo, los cambios en el patrón de floración de las plantas asociadas al borde, debido a la mayor incidencia de luz, pueden atraer insectos herbívoros, los cuales resultan un recurso atractivo para aves insectívoras que, enfrentadas a una mayor disponibilidad de alimento, aumentan en número e incrementan su tasa de nidificación en los bordes. Estos efectos biológicos en cascada son considerados como una “trampa ecológica” cuando los animales perciben un hábitat como de alta calidad, pero podría no serlo (Gates y Gysel 1978, Reese y Ratti 1988). Si los bordes atraen al mismo tiempo a especies predatoras y a parásitos de nidada, las consecuencias netas sobre las especies que utilizan el borde serían negativas. Estas interacciones han sido particularmente bien estudiadas en aves (Kroodsma 1984, Andrén 1992, Paton 1994, Marini et al. 1995, Robinson et al. 1995, Suarez et al. 1997, Villard 1998, Ericksson et al. 2001, Lahti 2001, Keyser 2002).

#### **ORGANIZACIÓN DE LA TESIS**

El propósito general de esta tesis fue estudiar el tipo y grado de cambios sufridos por las comunidades de aves que habitan un bosque fragmentado de caldén ubicado en la Estancia La Primavera, en el centro-este de la provincia de La Pampa (una descripción del área de estudio se presenta en el Capítulo 2). Los objetivos particulares fueron identificar las especies de aves que habitan fragmentos del bosque de caldén, estudiar su estructura comunitaria y evaluar los efectos de borde (tanto abióticos como bióticos) asociados a la fragmentación.

---

### **PARTE I: GENERALIDADES**

#### **Capítulo 1**

##### **INTRODUCCIÓN GENERAL**

#### **Capítulo 2**

##### **ÁREA DE ESTUDIO**

---

---

## PARTE II: FRAGMENTACIÓN

### Capítulo 3

LAS COMUNIDADES DE AVES DE LOS FRAGMENTOS DEL CALDENAL

---

## PARTE III: EFECTO DE BORDE

### Capítulo 4

EFECTO DE BORDE: ANÁLISIS DE VARIABLES MICROAMBIENTALES

### Capítulo 5

EFECTO DE BORDE EN LAS COMUNIDADES DE AVES DE LOS FRAGMENTOS DEL CALDENAL

### Capítulo 6

EFECTO DE BORDE: UN ANÁLISIS EXPERIMENTAL CON NIDOS ARTIFICIALES

---

## PARTE IV: CONCLUSIONES

### Capítulo 7

CONCLUSIONES GENERALES

---

## BIBLIOGRAFÍA

# CAPÍTULO DOS

## ÁREA DE ESTUDIO

---

### EL CALDENAL

El Caldenal, también conocido como bosque o monte de caldén (*Prosopis caldenia*) se encuentra incluido en la Provincia Fitogeográfica del Espinal, en el distrito que lleva su nombre, el cual según Cabrera (1976) y Cano et al. (1980) se extiende desde el centro y el sur de San Luis hasta el sur de la provincia de Buenos Aires, entre las isohietas de 500 y 700 mm, en forma de bosques xerófilos.

El caldén es un árbol de talla mediana, con una altura máxima de 12 m y un diámetro máximo a la altura del pecho de 1.5 m; en promedio, es un árbol de 5-8 m de altura con un diámetro a la altura del pecho que varía entre 0.20-0.80 m (Koutche y Carmelich 1936, Cano 1988). El tronco se ramifica a poca altura con ramas gruesas; en ocasiones la planta se ramifica inmediatamente desde la superficie del suelo. La copa generalmente tiene gran desarrollo y presenta un aspecto semiesférico, con un diámetro de alrededor de 15 m. Florece a mediados de septiembre y principios de octubre y los frutos maduran en enero-febrero. Si la primera floración es destruida por las heladas tardías o por lluvias abundantes durante la primavera, florece por segunda vez en enero, en escala reducida. El fruto es una legumbre de forma helicoidal, de una longitud variable de hasta 15 cm.

La comunidad más representativa del Caldenal es el bosque abierto con árboles de unos 8 a 10 m de altura, con un estrato arbustivo pobre y uno herbáceo rico en gramíneas (Cabrera 1976). Stieben (1946) denominó a esta formación como “bosque xerófilo” y, sobre la base de datos propios y del año 1892 (aunque sin especificar la fuente), estableció su límite natural al este en una curva que pasa por las localidades de Realicó, Trenel, Metileo, Barón, Lonquimay y Macachín (Figura 2.1a) y al oeste en la isohieta de 500 mm.

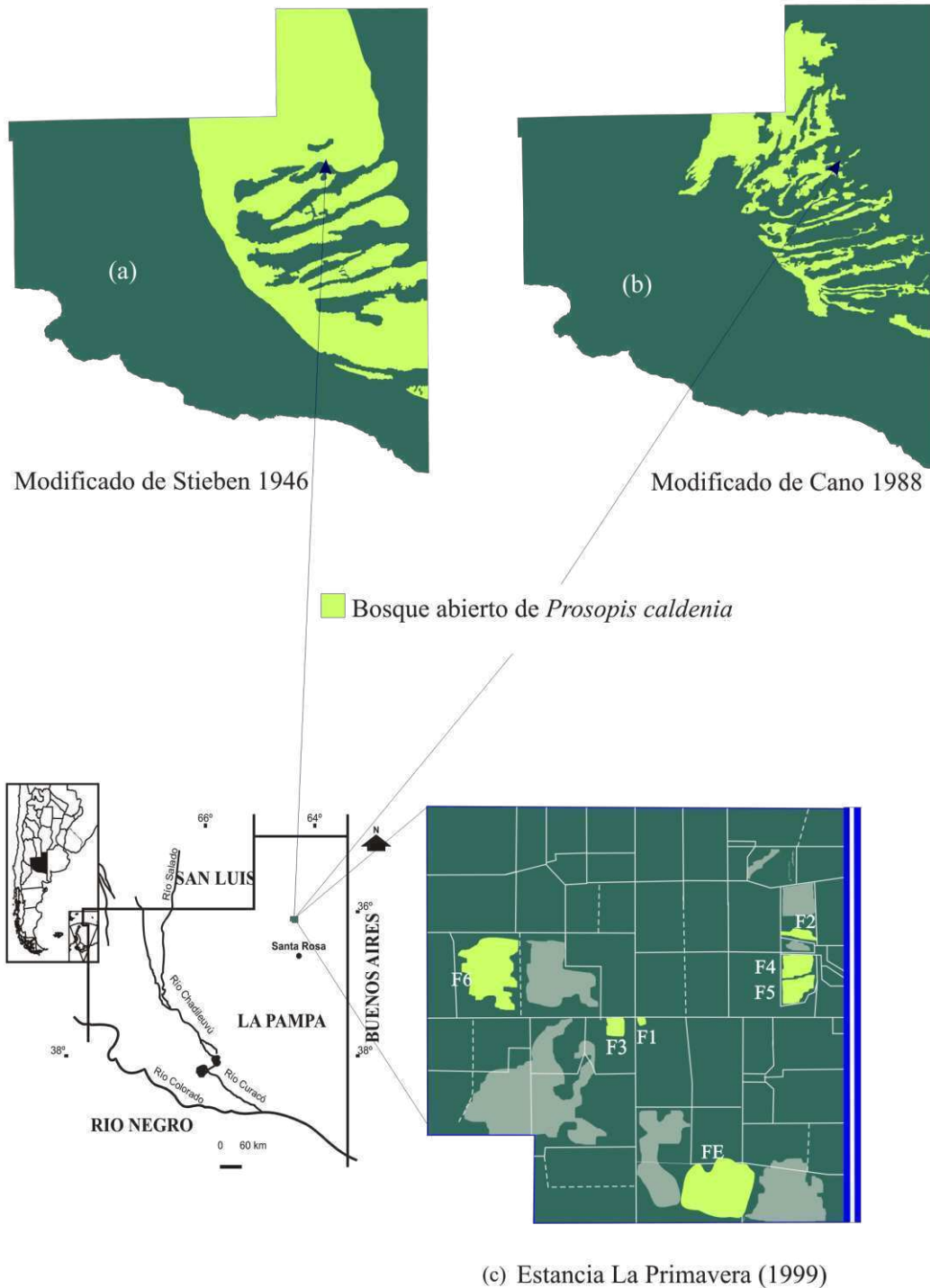


Koutche y Carmelich (1936) diferenciaron dos tipos de bosques: puros y mezclados. Los puros son aquellos que están constituidos sólo por caldenes, los cuales están separados a distancias variables de entre 10 y 50 m, con una abundante cobertura de gramíneas. El bosque mezclado contiene, además de caldén (que es igualmente el árbol dominante), otras especies como algarrobo (*Prosopis flexuosa*), chañar (*Geoffroea decorticans*) y sombra de toro (*Jodina rhombifolia*). Estos autores también mencionaron que estas formaciones pueden variar de acuerdo a las condiciones ambientales.

Cano et al. (1980) señalaron que el caldén forma bosques abiertos, con una distancia promedio entre árboles no mayor al diámetro de las copas, las cuales no se tocan; en ocasiones la separación entre árboles es tan grande que posee un aspecto de sabana, mientras que cuando están muy juntos forman un bosque denso, pero no cerrado. Si bien es una formación homogénea, existen variaciones de acuerdo a la topografía (Cano et al. 1980); de esta manera, se pueden distinguir un caldenal-pastizal que posee un abundante estrato de gramíneas (*Stipa tenuissima*, *Stipa ichu*, *Stipa brachychaeta*, *Stipa ambigua*) y escasos arbustos (*Condalia microphylla*, *Ephedra triandra*, *Lycium chilense*), que se encuentra en las pendientes bajas o en las depresiones, y un caldenal-arbustal ubicado en las pendientes altas e intermedias, con gramíneas como *Piptochaetium napostaense*, *Stipa tenuis*, *Poa ligularis* y con un estrato arbustivo variable, de acuerdo a las condiciones del área, de *Condalia microphylla*, *Lycium gilliesianum*, *Ephedra triandra*, *Lycium chilense*.

Zinda et al. (2005), a partir del análisis de datos georeferenciados, describieron diferentes tipos fisonómicos dentro del Caldenal, los cuales van desde el bosque cerrado con arbustal abierto hasta un pastizal con árboles y arbustos aislados. Actualmente, la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación reconoce tres tipos de bosque, en función de la densidad y la composición de los estratos inferiores e intermedios: caldenal cerrado, caldenal abierto con pastos y caldenal abierto con arbustos (SAyDS 2007).

**Figura 2.1:** Distribución geográfica del Caldental en la provincia de La Pampa entre (a) 1898 (Stieben 1946) y (b) 1980 (Cano 1988). En (c) se muestra la ubicación del área de estudio en la provincia, un mapa de la Estancia La Primavera (hacia 1999) y la distribución de los fragmentos de bosque estudiados dentro de la estancia (F1 a F6). El fragmento FE, de 147 ha, fue descartado del análisis porque se encontraba totalmente cubierto por cardos durante la realización de este estudio. En gris se muestran otros fragmentos correspondientes a remantes de bosques bajos o muy abiertos, que tampoco fueron utilizados en este trabajo.



## **LAS AVES DEL CALDENAL**

Si bien en la provincia de La Pampa se encuentran aproximadamente 250 especies de aves, el 26% del total registradas para Argentina (Narosky e Yzurieta 2003, Singentaler et al. 2004), existen escasos trabajos ecológicos y de distribución sobre su avifauna, siendo los más relevantes los realizados por Wetmore (1926) y Pereyra (1937). Singentaler et al. (2004) realizaron un inventario de las aves de toda la provincia, aunque sin brindar más información que la presencia de las especies, sin mencionar probabilidad de observación de los individuos, abundancia relativa ni estatus de residencia. Las aves que habitan en el Caldenal se encuentran representadas por una amplia variedad de especies que se distribuyen desde la Provincia Biogeográfica Chaqueña (Short 1975), muchas de ellas están circunscriptas a la franja de bosque de caldén y algunas llegan a tener una relación casi exclusiva con áreas de bosque, como por ejemplo el Loro de los Palos (*Aratinga acuticaudata*) que requiere de huecos en árboles para poder nidificar (Singentaler et al. 2004). En particular para el Distrito del Caldenal se han descripto alrededor de 113 especies correspondientes a 31 familias (Maceda et al. 2001, Singentaler et al. 2004).

## **LA FRAGMENTACIÓN DEL CALDENAL**

La fragmentación del Caldenal comenzó a principios del siglo XX, después de las denominadas Campañas de la Conquista del Desierto y del posterior establecimiento de colonos. Éstos fueron traídos por los grandes propietarios de tierras, las que adquirieron por las leyes de subscripciones N° 947 y 954 de 1878 (Amieba 1992). Con los nuevos habitantes llegó la construcción de picadas y caminos en el bosque, y con la llegada de herramientas de labranza se posibilitó la incorporación de áreas de Caldenal a la agricultura. Esto quedó evidenciado en los censos nacionales de 1895 y 1914, en los cuales se estimó que la superficie destinada a cultivos en la provincia de La Pampa pasó de 8952 a 1088451 hectáreas (Figura 2.3). Otra de las causas de la fragmentación de los bosques de caldén fueron los incendios forestales, que ocurren por las malas prácticas de las quemas prescritas, herramienta importante para reducir la cantidad de material combustible en los montes empastados (Medina et al. 2000, Estelrich et al. 2004).

La fragmentación del bosque de caldén en la provincia de La Pampa tiene su máxima expresión en el sector centro-este, donde actualmente se pueden encontrar extensiones pequeñas de bosques maduros rodeados por una matriz agrícola–ganadera (Figuras 2.1a y 2.1b). Hacia el oeste se encuentran extensiones importantes de áreas degradadas por el fuego y bosques en diferentes estadios sucesionales, fragmentados por caminos y picadas, dedicados a la cría de ganado vacuno o a la actividad cinegética, fundamentalmente la caza mayor en cotos cerrados.

**Figura 2.3:** Pila de leña de caldén preparada para ser transportada por el ferrocarril en el Departamento Conhelo, Provincia de La Pampa, en la década del 30 del siglo pasado (Foto Rothkugell 1938, Biblioteca IFONA).



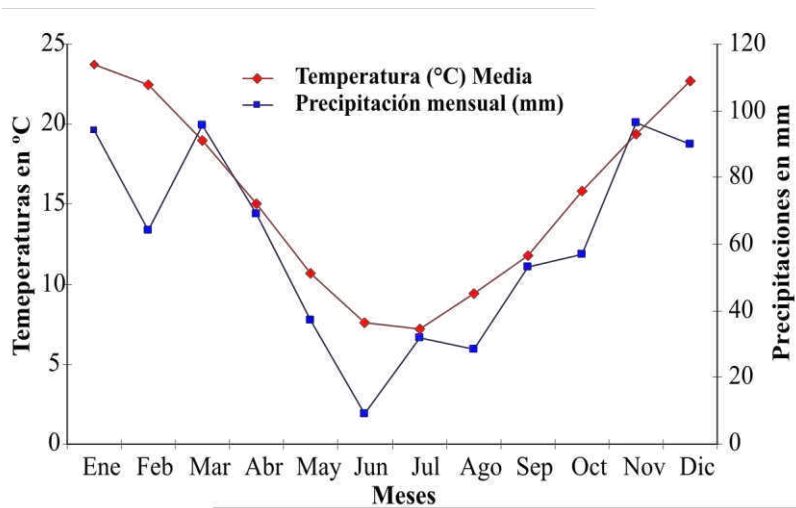
### **LA ESTANCIA LA PRIMAVERA**

La estancia La Primavera posee una superficie de 9344 hectáreas y se encuentra ubicada a unos 30 km al norte de la ciudad de Santa Rosa ( $36^{\circ}23'O$ ,  $64^{\circ}20'S$ ; Figura 1c). Las principales actividades económicas en el predio son la ganadería y la agricultura. De la totalidad del área cubierta por Caldenal en la estancia, 347 ha corresponden a bosques con árboles grandes (de más de 8 m de altura y con un diámetro a la altura del pecho promedio de unos 0.75 m), con escaso sotobosque y abundante cobertura de gramíneas. El resto de las áreas con presencia de plantas leñosas suma una superficie de aproximadamente 500 ha, pero cubiertas por árboles aislados o bosques degradados y muy bajos.

Los fragmentos de bosque ubicados en la estancia y seleccionados para este estudio fueron aquellos que estaban constituidos por bosque alto y que tenían un acceso relativamente fácil, con el fin de evitar disturbios que entorpecieran el desarrollo de los censos. Siguiendo los criterios de SAyDS (2007), el tipo de bosque de los fragmentos estudiados se corresponde con el Caldenal abierto con pastos, aunque con una densidad más alta de arbustos que la utilizada en la caracterización de dichos autores.

El clima en esta región está caracterizado por las bajas precipitaciones y las altas temperaturas (Figura 2.2), que generan un déficit hídrico importante (Casagrande y Conti 1980). Las precipitaciones anuales promedio van desde los 400 mm al oeste hasta los 750 mm al este; en el área de estudio son de 726 mm. La temperatura promedio varía entre 8°C en invierno (con mínimas absolutas de -12.7°C) y 25°C en verano (con máximas absolutas de 43°C) (Casagrande y Conti 1980). Los veranos son muy calurosos, en otoño y primavera el tiempo es agradable y el invierno es frío moderado, con noches muy frías.

**Figura 2.2:** Valores promedio mensuales de temperatura media y de precipitaciones totales para el periodo 1961-1990, para la localidad de Santa Rosa Fuente: Servicio Meteorológico Nacional.



## CAPÍTULO TRES

### LAS COMUNIDADES DE AVES DE LOS FRAGMENTOS DEL CALDENAL

---

#### INTRODUCCIÓN

Tanto la estructura de las comunidades como la dinámica poblacional de las aves son afectadas por la fragmentación y la pérdida del hábitat (Haila y Hanski 1984, Schmiegelow et al. 1997, Fahrig 2003). Patrones del paisaje tales como el arreglo espacial de los parches remanentes y el nivel de fragmentación están asociados con la calidad, la diversidad y la disponibilidad de hábitat de tal manera que, en ocasiones, algunas especies se ven perjudicadas (Crozier y Niemi 2003). Por ejemplo, la persistencia de algunas aves en un área depende más de la presencia de unos pocos parches de buena calidad que de la existencia de una red de fragmentos con poca o mala calidad (Connor et al. 2000).

La composición de la comunidad de aves de un fragmento particular no es un subconjunto al azar de la avifauna regional, sino que depende, en parte, del tamaño, del tipo de matriz, de la estructura de la vegetación y de las características ambientales del fragmento (Ambuel y Temple 1983, Blake y Karr 1987, Wiens et al. 1993, Robinson y Wilcove 1994, Bender et al. 1998). Además, el número de especies que ocupan un fragmento está positiva y fuertemente correlacionado con su tamaño (Whitcomb et al. 1981, Ambuel y Temple 1986, Blake y Karr 1987, Villard et al. 1995, Connor et al. 2000, Fraser y Stuchbury 2004), aún en paisajes fragmentados naturalmente (Edenius y Sjöberg 1997, Crozier y Niemi 2003). Entre los mecanismos asociados a la extinción local de especies de aves en fragmentos de hábitat se encuentran la disminución del tamaño del área de actividad, la pérdida de heterogeneidad de hábitat, los efectos negativos de la matriz que rodea a los fragmentos, el efecto de borde y la disminución en la disponibilidad de alimento (Whitcomb et al. 1981, Wilcove et al. 1986, Martin 1988, Blake et al. 1992, Robinson et al. 1995, Zarette et al. 2000, Schmidt 2003, Tewksbury et al. 2006).

Estudios realizados en bosques templados deciduos del este de los Estados Unidos muestran que las densidades de aves que nidifican dependen fuertemente del área del parche de bosque (Blake y Karr 1987, Freemark y Collins 1992, Robinson et al. 1995). La disponibilidad de alimento en estos ambientes varía con el tamaño del fragmento: los parches más pequeños pueden carecer de la suficiente cantidad de alimento como para sostener poblaciones de algunas especies de aves (Robinson y Wilcove 1994, Zarette et al. 2000). Esto, además del efecto del área per se, puede deberse a la desaparición de algunos de los estratos que componen los bosques maduros o a la aplicación de agroquímicos (en la matriz circundante) que reducen notablemente las poblaciones de insectos en las cercanías y en el interior de los parches (Robinson y Wilcove 1994). Los fragmentos más pequeños son dominados por especies generalistas que frecuentemente disponen de alimento en los hábitats agrícolas que rodean a los fragmentos (Robinson y Wilcove 1994). Por el contrario, otras más especialistas requieren del hábitat que brinda el interior del bosque para nidificar y alimentarse. Entre ambos tipos de especie (i.e., generalistas y especialistas de interior) existe una serie de especies, incluidas muchas migrantes neotropicales, las cuales, aunque requieren de hábitat de interior para nidificar y alimentarse, no son dependientes de estas condiciones (Blake y Karr 1987, Robinson y Wilcove 1994). Por lo general, los fragmentos más aislados tienen menos aves que los menos aislados (Robinson y Wilcove 1994). Sin embargo, Blake y Karr (1987) encontraron que parches muy aislados pueden contener más aves que lo esperado si poseen un tamaño suficiente y una estructura heterogénea. Esto podría deberse, en parte, a que las aves, y en particular las migratorias, no encuentran otro hábitat alternativo a la matriz agrícola.

En los bosques templados de Argentina se han realizado pocos estudios referidos a los efectos de la fragmentación sobre la densidad y la riqueza específica de las aves. Cueto y Lopez de Casenave (2000, 2002) estudiaron los cambios estacionales de la densidad y la riqueza de aves en áreas explotadas y no explotadas de los bosques costeros de la provincia de Buenos Aires. En el mismo sistema, Horlent et al. (2003) analizaron los efectos de la cobertura del bosque sobre especies de aves pertenecientes a grupos de distinto origen biogeográfico. Los ensambles de aves de los bosques chaqueños han sido

relativamente más estudiados. Bucher et al. (2001) han realizado un estudio comparativo de la diversidad y la densidad de aves en fragmentos de bosque del Chaco Serrano en la provincia de Córdoba, analizando fundamentalmente el efecto de área. En la misma región, Dardanelli (2006) estudió las comunidades de aves y, en especial, la relación especies-área, el efecto del grado de aislamiento de los fragmentos y el efecto de borde sobre la predación de nidos. Dardanelli et al. (2006), también en el Chaco Serrano, estudiaron los requerimientos mínimos de área para las aves que nidifican en esos bosques. Lopez de Casenave et al. (1998) analizaron los cambios en los ensambles de aves entre los bordes naturales del bosque y su interior en el Bosque Chaqueño Occidental, teniendo en cuenta la estructura de la vegetación.

En el sector centro-este del bosque de caldén, en la provincia de La Pampa, la fragmentación ha generado un paisaje formado por parches remanentes de bosque de diferentes tamaños rodeados por una matriz agrícola-ganadera (ver Capítulo 2). La vegetación presente en los fragmentos puede haber sufrido cambios como consecuencia tanto de la fragmentación como de la proximidad de la matriz y del tipo de manejo de los fragmentos. Como consecuencia, se espera que las comunidades de aves que habitan en el Caldenal hayan experimentado cambios en respuesta a la fragmentación. Bajo esa hipótesis (i.e., que las aves han sido afectadas por la fragmentación), el objetivo general de este capítulo es evaluar la riqueza específica y la abundancia de las aves en fragmentos de Caldenal de la porción centro-este de la provincia de La Pampa, en función del tamaño y de la estructura de la vegetación de los fragmentos.

## **MÉTODOS**

El trabajo se realizó entre septiembre de 2000 y agosto de 2001 en seis fragmentos de bosque de entre 2.1 y 117.6 ha (Tabla 3.1) situados en la estancia La Primavera (36°23'O, 64°20'S), provincia de La Pampa (ver Capítulo 2). Todos los fragmentos estudiados estaban constituidos por bosque alto, con abundante cobertura de hierbas y gramíneas y poco sotobosque (Capítulo 2).



**Tabla 3.1:** Fragmentos de Caldenal estudiados en la estancia La Primavera, provincia de La Pampa (ver Figura 2.1c). Para cada fragmento se muestran la superficie, el perímetro y el número de puntos de conteo de aves realizados.

Fragmento	Superficie (ha)	Perímetro (m)	Puntos
F1	2.1	547	1
F2	10.4	1784	3
F3	13.6	1407	3
F4	26.3	1921	12
F5	27.9	2206	12
F6	117.6	5291	28

**Muestreo de aves.-** Las aves fueron muestreadas mediante conteos en puntos de radio fijo (Bibby et al. 1992, 1998, Ralph et al. 1996). Se muestreó en 59 puntos separados entre sí por no menos de 150 m. La cantidad de puntos de conteo en cada fragmento varió, de acuerdo a la superficie de los fragmentos, entre 1 y 28 (Tabla 3.1). Cada punto fue censado una vez al mes durante el periodo de estudio, desde la salida del sol y durante cuatro horas, registrando todas las aves vistas u oídas dentro de un radio de 25 m. Los conteos se realizaron en días despejados y sin viento; en días con heladas se esperaba a que el sol comenzara a derretir el hielo, lo cual coincidía con el comienzo de la actividad de las aves. El mismo punto nunca fue censado en el mismo horario, no se realizaba la misma trayectoria y tampoco se visitaba el mismo fragmento en forma consecutiva. Al arribar al punto de conteo se esperaba 3 min para reducir el disturbio ocasionado, siendo la duración del censo de 7 min (Bibby et al. 1992, 1998, Ralph et al. 1996). No se contabilizaron las aves que pasaban volando, aquellas que al llegar al punto volaron, las rapaces, las aves nocturnas y los tinámidos. La densidad estacional de cada especie fue estimada usando el valor promedio de los tres mensuales de cada punto. Estas densidades solo deben considerarse como índices relativos de la abundancia de las aves (Dawson 1981, Verner 1985).

Las especies fueron asignadas a diferentes gremios siguiendo los criterios y la información provista en Canevari et al. (1991), Cueto (1996) y Milesi et al. (2002): granívoros de suelo, herbívoros de follaje, insectívoros de corteza de troncos, insectívoros de follaje, insectívoros de suelo, insectívoros de vuelo largo y omnívoros. Fueron excluidas del análisis especies que se alimentan en los campos agrícolas (*Sicalis luteola*, *Sturnella loyca* y *Sturnella superciliaris*) o que utilizan los pastizales aledaños y

a las que solo se las encontró posadas en árboles y arbustos. Por lo tanto, solo se analizaron las especies que efectivamente usaron el bosque.

La variación estacional, tanto en densidad como en riqueza de especies, fue analizada mediante un ANOVA de un factor (estación); la comparación entre estaciones se realizó mediante la Prueba de Tukey (Zar 1996). Los valores de densidad fueron transformados (usando raíz cuadrada) debido a la falta de normalidad de los datos. Cuando un gremio tuvo especies migratorias, solo presentes en un par de estaciones, sus valores de densidad fueron comparados mediante una Prueba t de Student (Zar 1996). La relación entre la densidad y la riqueza de especies con la superficie de los fragmentos se analizó mediante un análisis de correlación.

Con el listado de las especies observadas en cada fragmento se confeccionó una matriz de presencia-ausencia. A partir de ésta se obtuvo una matriz de similitud entre fragmentos mediante el cálculo de la distancia euclidiana y se construyó un dendrograma usando la técnica de ligamiento promedio aritmético no ponderado (UPGMA), que es la que produce menor distorsión de los valores de la matriz de similitud (Johnson y Wichern 1992, Quinn y Keough 2002). Para evaluar esta distorsión se calculó el Coeficiente de Correlación Cofenética entre la matriz de similitud y la matriz cofenética, el cual fue evaluado mediante la Prueba de Mantel (Quinn y Keough 2002). Para determinar el nivel de similitud que define a los grupos de fragmentos en el dendrograma se utilizó el valor promedio de las distancias euclidianas entre todos los pares de fragmentos.

**Muestreo de vegetación.-** La estructura de la vegetación se midió en parcelas circulares de 25 m de radio, cada una de ellas ubicada en el mismo punto que el utilizado para el conteo de aves. En cada parcela se dispusieron cuatro transectas con origen en el centro de la misma, siguiendo la dirección de los cuatro puntos cardinales (Lopez de Casenave et al. 1998, Sarasola et al. 2005). En cada una de las transectas se seleccionaron 15 puntos al azar (i.e., 60 por parcela), en cada uno de los cuales se registró la altura a la que cada planta tocaba una vara telescópica de 14 m de altura. Dicha vara estaba graduada cada 25 cm los primeros 6 m, y luego cada 1 m. De esta manera, se estimó el

porcentaje de cobertura vertical de la vegetación en un total de 3540 estimaciones puntuales.

Con los valores de cobertura vertical de cada fragmento se construyó una matriz con la finalidad de evaluar el grado de similitud entre los diferentes fragmentos. La matriz fue sometida al mismo análisis que en el caso de la de presencia-ausencia de las aves. Posteriormente a este análisis de agrupamiento se construyó un perfil de la vegetación para cada grupo de fragmentos obtenido y se utilizó la Prueba U de Mann-Whitney (Zar 1996) para evaluar las diferencias en cobertura entre ellos, para cada altura.

## RESULTADOS

**La comunidad de aves.-** Se registraron en total 1672 individuos de 47 especies, de las cuales 25 fueron residentes, 10 migratorias estivales, 3 migratorias invernales, 6 ocasionales estivales y 3 ocasionales invernales (Tabla 3.2). El 54% de las especies migratorias estivales y el 62% de las residentes fueron observadas efectivamente nidificando en los fragmentos estudiados. Las especies migratorias que llegaron a los fragmentos para nidificar fueron en su totalidad insectívoras, pertenecientes a los gremios de insectívoros de follaje, insectívoros de suelo e insectívoros de vuelo largo (Tabla 3.2).

**Tabla 3.2:** Matriz de presencia-ausencia de las especies de aves observadas en los seis fragmentos de Caldenal estudiados. Se muestra el gremio al que pertenece cada especie y su estatus de residencia (ER). GS: granívoro de suelo, HF: herbívoro de follaje, IF: insectívoro de follaje, ICT: insectívoro de corteza de tronco, IS: insectívoro de suelo, IVL: insectívoro de vuelo largo, OM: omnívoro, Re: residente, ME: migrador estival, MI: migrador invernal, OE: ocasional estival, OI: ocasional invernal.

Especie	Gremio	ER	F1	F2	F3	F4	F5	F6
<i>Columba maculosa</i>	GS	Re	1	1	1	1	1	1
<i>Zenaida auriculata</i>	GS	Re	1	1	1	1	1	1
<i>Columbina picui</i>	GS	Re	0	0	0	0	1	1
<i>Aratinga acuticaudata</i>	HF	Re	0	0	1	0	0	1
<i>Myiopsitta monachus</i>	HF	Re	1	0	1	1	1	1
<i>Coccyzus melacoryphus</i>	IF	ME	0	0	0	1	1	1
<i>Coccyzus cinereus</i>	IF	ME	0	0	0	0	1	0
<i>Guira guira</i>	OM	Re	0	1	1	1	0	1
<i>Colaptes campestris</i>	ICT	Re	0	0	1	0	1	1
<i>Colaptes melanolaemus</i>	ICT	Re	0	1	0	1	1	1
<i>Picoides mixtus</i>	ICT	Re	0	1	0	1	1	1
<i>Drymornis bridgesii</i>	ICT	Re	1	1	1	1	1	1

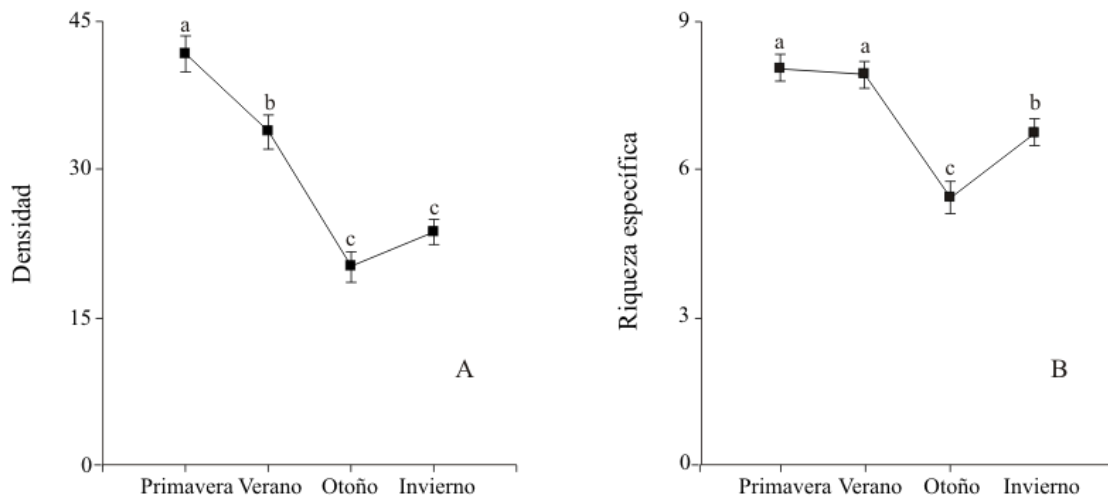
**Tabla 3.2 (continuación)**

<b>Especie</b>	<b>Gremio</b>	<b>ER</b>	<b>F1</b>	<b>F2</b>	<b>F3</b>	<b>F4</b>	<b>F5</b>	<b>F6</b>
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	ICT	Re	1	1	1	1	1	1
<i>Upucerthia certhioides</i>	IS	MI	0	1	0	1	1	1
<i>Furnarius rufus</i>	IS	Re	1	1	1	1	1	1
<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	IF	Re	1	1	1	1	1	1
<i>Asthenes baeri</i>	IS	OE	0	0	0	0	1	1
<i>Asthenes pyrrholeuca</i>	IS	MI	0	1	0	1	1	1
<i>Synallaxis albescens</i>	IS	ME	0	1	0	1	1	1
<i>Pseudoseisura lophotes</i>	IS	Re	1	1	1	1	1	1
<i>Leptasthenura platensis</i>	IF	Re	1	1	1	1	1	1
<i>Phytotoma rutila</i>	HF	Re	0	1	0	1	1	1
<i>Knipolegus aterrimus</i>	IVL	OI	0	0	0	0	0	1
<i>Myiodynastes maculatus</i>	IVL	OE	0	0	0	0	0	1
<i>Stigmatura budytoides</i>	IF	Re	0	1	1	1	1	1
<i>Pitangus sulphuratus</i>	OM	Re	0	1	1	1	1	1
<i>Tyrannus savana</i>	IVL	ME	0	0	0	0	0	1
<i>Griseotyrannus aurantioatrocristatus</i>	IVL	ME	0	0	0	0	0	1
<i>Myiarchus swainsoni</i>	IVL	OE	0	1	0	1	1	1
<i>Suiriri suiriri</i>	IVL	ME	0	1	0	1	1	1
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	IVL	ME	0	1	1	1	1	1
<i>Serpophaga griseiceps</i>	IF	ME	0	1	1	1	1	1
<i>Anairetes flavirostris</i>	IF	MI	0	1	0	1	1	1
<i>Elaenia albiceps</i>	IF	ME	0	1	0	1	1	1
<i>Elaenia parvirostris</i>	IF	ME	0	0	0	0	0	1
<i>Troglodytes aedon</i>	IF	Re	1	1	1	1	1	1
<i>Mimus triurus</i>	IS	Re	0	0	0	0	0	1
<i>Mimus saturninus</i>	IS	Re	1	0	0	1	1	1
<i>Polioptila dumicola</i>	IF	OI	0	0	0	0	0	1
<i>Saltator aurantirostris</i>	HF	OI	0	0	0	0	0	1
<i>Sporophila caerulescens</i>	GS	OE	0	1	0	1	1	0
<i>Sicalis flaveola</i>	GS	OE	0	0	0	0	1	1
<i>Zonotrichia capensis</i>	GS	Re	1	1	1	1	1	1
<i>Carduelis magellanica</i>	GS	OE	1	0	0	0	0	0
<i>Molothrus rufoaxillaris</i>	OM	Re	1	0	1	0	1	1
<i>Molothrus bonariensis</i>	OM	Re	0	1	0	1	1	1
<i>Agelaioides badius</i>	GS	Re	1	1	1	1	1	1
<b>Total de especies</b>			<b>15</b>	<b>28</b>	<b>20</b>	<b>31</b>	<b>36</b>	<b>44</b>

La densidad de aves presentó una variación estacional significativa ( $F_{3,232} = 40.39$ ,  $p < 0.01$ ), siendo significativamente mayor en primavera que en el resto de las estaciones (Figura 3.1A). La densidad fue, además, significativamente mayor en verano que en otoño e invierno, mientras que entre estas dos últimas estaciones no se encontraron diferencias.

La riqueza específica mostró una variación estacional significativa ( $F_{3,232} = 18.10$ ,  $p < 0.01$ ). En primavera y verano se registró una riqueza de especies similar y significativamente mayor que la de otoño e invierno; en invierno se observaron más especies que en otoño (Figura 3.1B).

**Figura 3.1:** Variación estacional de la densidad (ind/ha) promedio ( $\pm$  EE) (A) y de la riqueza específica (número de especies/ha) promedio ( $\pm$  EE) (B) en los fragmentos de Caldenal estudiados. Letras distintas indican diferencias significativas entre estaciones ( $p < 0.05$ ; Prueba de Tukey).



La densidad y la riqueza específica se correlacionaron positiva y significativamente con la superficie de los fragmentos ( $r = 0.88$ ,  $p < 0.02$ ;  $r = 0.94$ ,  $p < 0.01$ ; para la densidad y la riqueza, respectivamente).

De los gremios estudiados, los insectívoros de follaje fueron los de mayor riqueza, con un total de 11 especies (Tabla 3.3). El gremio de granívoros de suelo y los insectívoros de suelo tuvieron 8 especies cada uno, el gremio de insectívoros de vuelo largo estuvo conformado por 7 especies, los insectívoros de corteza de tronco por 5 y los herbívoros de follaje y los omnívoros por 4 especies cada uno. Los gremios que mostraron mayores densidades fueron los granívoros de suelo (39.0% de la densidad total) y los insectívoros de follaje (32.2%), seguidos por los insectívoros de suelo (11.5%); los otros gremios tuvieron una representación menor.

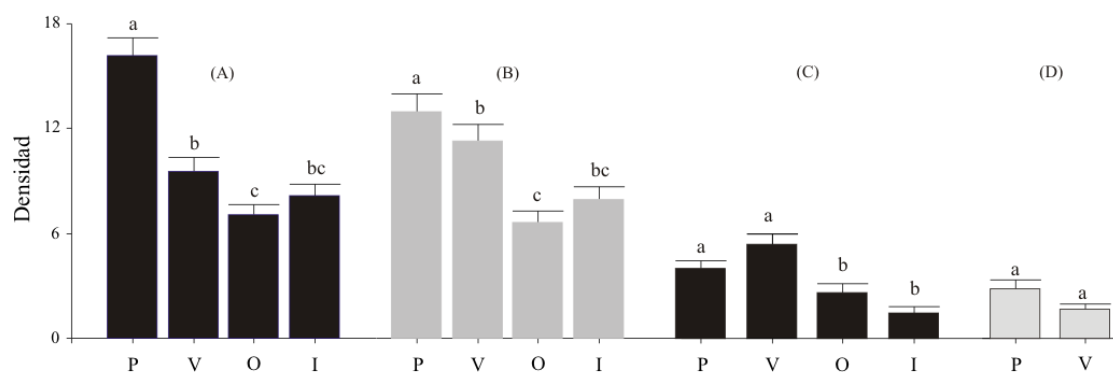
**Tabla 3.3:** Densidad (ind/ha) estacional promedio ( $\pm$  EE) de las especies de aves observadas en los fragmentos de Caldenal estudiados.

Especies	Primavera	Verano	Otoño	Invierno
<b>Granívoros de suelo</b>				
<i>Columba maculosa</i>	5.00 $\pm$ 0.54	4.43 $\pm$ 0.41	4.37 $\pm$ 0.40	4.19 $\pm$ 0.48
<i>Zenaida auriculata</i>	1.25 $\pm$ 0.30	2.23 $\pm$ 0.67	0.45 $\pm$ 0.16	1.75 $\pm$ 0.23
<i>Columbina picui</i>	0.36 $\pm$ 0.14	0.18 $\pm$ 0.09	-	0.15 $\pm$ 0.09
<i>Sporophila caerulescens</i>	0.09 $\pm$ 0.05	-	-	-
<i>Sicalis flaveola</i>	0.12 $\pm$ 0.09	-	-	-
<i>Zonotrichia capensis</i>	6.84 $\pm$ 0.77	4.13 $\pm$ 0.43	2.11 $\pm$ 0.43	3.33 $\pm$ 0.40
<i>Carduelis magellanica</i>	0.03 $\pm$ 0.03	-	-	-
<i>Agelaioides badius</i>	3.72 $\pm$ 0.59	0.80 $\pm$ 0.35	0.57 $\pm$ 0.25	0.51 $\pm$ 0.30
<b>Herbívoros de follaje</b>				
<i>Aratinga acuticaudata</i>	0.24 $\pm$ 0.11	0.18 $\pm$ 0.18	0.71 $\pm$ 0.26	0.65 $\pm$ 0.24
<i>Myiopsitta monachus</i>	0.95 $\pm$ 0.39	1.40 $\pm$ 0.46	1.55 $\pm$ 0.59	0.54 $\pm$ 0.21
<i>Phytotoma rutila</i>	0.09 $\pm$ 0.05	0.12 $\pm$ 0.07	0.12 $\pm$ 0.07	0.33 $\pm$ 0.12
<i>Saltator aurantirostris</i>	-	-	0.03 $\pm$ 0.03	-
<b>Insectívoros de corteza de troncos</b>				
<i>Colaptes campestris</i>	-	0.06 $\pm$ 0.06	0.09 $\pm$ 0.07	-
<i>Colaptes melanolaimus</i>	0.21 $\pm$ 0.11	-	-	0.27 $\pm$ 0.12
<i>Picoides mixtus</i>	0.15 $\pm$ 0.06	0.06 $\pm$ 0.06	0.09 $\pm$ 0.07	0.30 $\pm$ 0.11
<i>Drymornis bridgesii</i>	0.65 $\pm$ 0.17	0.42 $\pm$ 0.15	0.54 $\pm$ 0.17	0.36 $\pm$ 0.12
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	0.92 $\pm$ 0.17	1.52 $\pm$ 0.123	1.01 $\pm$ 0.19	1.25 $\pm$ 0.19
<b>Insectívoros de follaje</b>				
<i>Coccyzus melacoryphus</i>	0.18 $\pm$ 0.08	0.06 $\pm$ 0.04	-	-
<i>Coccyzus cinereus</i>	0.09 $\pm$ 0.09	-	-	-
<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	0.45 $\pm$ 0.13	0.48 $\pm$ 0.17	1.01 $\pm$ 0.20	0.71 $\pm$ 0.19
<i>Leptasthenura platensis</i>	0.68 $\pm$ 0.15	0.39 $\pm$ 0.20	0.86 $\pm$ 0.33	0.86 $\pm$ 0.22
<i>Elaenia albiceps</i>	-	0.24 $\pm$ 0.12	-	-
<i>Elaenia parvirostris</i>	0.06 $\pm$ 0.04	0.24 $\pm$ 0.14	-	-
<i>Stigmatura budytoides</i>	0.48 $\pm$ 0.23	0.57 $\pm$ 0.20	1.28 $\pm$ 0.27	1.31 $\pm$ 0.26
<i>Serpophaga griceiceps</i>	5.65 $\pm$ 0.54	3.63 $\pm$ 0.39	-	0.95 $\pm$ 0.18
<i>Anairetes flavirostris</i>	-	-	0.06 $\pm$ 0.06	0.21 $\pm$ 0.12
<i>Troglodytes aedon</i>	5.92 $\pm$ 0.58	5.89 $\pm$ 0.64	3.03 $\pm$ 0.34	3.27 $\pm$ 0.42
<i>Polioptila dumicola</i>	-	-	0.06 $\pm$ 0.06	-
<b>Insectívoros de suelo</b>				
<i>Upucerthia certhioides</i>	-	-	0.57 $\pm$ 0.20	0.33 $\pm$ 0.13
<i>Furnarius rufus</i>	0.18 $\pm$ 0.09	1.13 $\pm$ 0.27	0.83 $\pm$ 0.31	0.60 $\pm$ 0.22
<i>Asthenes baeri</i>	0.09 $\pm$ 0.05	-	-	-
<i>Asthenes pyrrholeuca</i>	-	-	0.06 $\pm$ 0.06	0.33 $\pm$ 0.16
<i>Synallaxis albescens</i>	3.24 $\pm$ 0.39	2.88 $\pm$ 0.50	-	0.12 $\pm$ 0.06
<i>Pseudoseisura lophotes</i>	0.45 $\pm$ 0.24	1.16 $\pm$ 0.28	0.74 $\pm$ 0.22	0.39 $\pm$ 0.19
<i>Mimus triurus</i>	-	0.09 $\pm$ 0.09	-	0.03 $\pm$ 0.03
<i>Mimus saturninus</i>	0.03 $\pm$ 0.03	0.15 $\pm$ 0.08	-	0.09 $\pm$ 0.09

**Tabla 3.3 (continuación)**

Especies	Primavera	Verano	Otoño	Invierno
<b>Insectívoros de vuelo largo</b>				
Knipolegus aterrimus	-	-	-	0.03 ± 0.03
Myiodynastes maculatus	0.03 ± 0.03	-	-	-
Tyrannus savana	0.06 ± 0.06	-	-	-
Griseotyrannus aurantioatrocristatus	0.09 ± 0.05	-	-	-
Myiarchus swainsoni	0.12 ± 0.06	-	-	-
Suiriri suiriri	0.12 ± 0.07	0.24 ± 0.12	-	0.09 ± 0.07
Pyrocephalus rubinus	2.44 ± 0.55	1.43 0.23	-	0.09 ± 0.07
<b>Omnívoros</b>				
Guira guira	0.18 ± 0.09	0.09 ± 0.07	0.06 ± 0.06	0.09 ± 0.09
Pitangus sulphuratus	-	0.12 ± 0.09	0.09 ± 0.05	0.03 ± 0.03
Molothrus rufoaxillaris	0.60 ± 0.27	0.03 ± 0.03	-	0.06 ± 0.06
Molothrus bonariensis	0.33 ± 0.17	0.09 ± 0.07	-	0.03 ± 0.03
<b>TOTAL</b>	<b>42.05</b>	<b>34.40</b>	<b>20.28</b>	<b>23.22</b>

**Figura 3.2:** Variación estacional de la densidad (ind/ha) promedio (+ EE) de los granívoros de suelo (A), insectívoros de follaje (B), insectívoros de suelo (C) e insectívoros de vuelo largo (D) en los fragmentos de Caldenal estudiados. Letras distintas indican diferencias significativas entre estaciones ( $p < 0.05$ ; Prueba de Tukey).



La variación estacional de la densidad de los tres gremios más representativos del ensamble fue significativa ( $F_{3,323} = 22.08$ ,  $p < 0.001$ ;  $F_{3,323} = 14.83$ ,  $p < 0.001$ ;  $F_{3,323} = 8.43$ ,  $p < 0.001$ ; para los granívoros de suelo, los insectívoros de follaje y los insectívoros de suelo, respectivamente). Los granívoros de suelo y los insectívoros de follaje fueron significativamente más abundantes durante la primavera, tuvieron densidades similares durante el verano y el invierno y el otoño fue la estación en la que fueron menos abundantes (Figuras 3.2A y 3.2B). Los insectívoros de suelo fueron igualmente abundantes en primavera y verano, y significativamente más abundantes en

esas estaciones, que en otoño e invierno (Figura 3.2C). La densidad de los insectívoros de vuelo largo, el único gremio que no tuvo especies residentes, fue similar en primavera y verano ( $t = 1.42$ ,  $p > 0.15$ ) (Figura 3.2D).

En el gremio de los granívoros de suelo, *Columba maculosa* y *Zonotrichia capensis* fueron las especies con más altas densidades (Tabla 3.3). La primera de ellas tuvo densidades similares durante todo el año, mientras que la segunda fue más abundante durante la primavera y tuvo densidades bajas durante el otoño y el invierno. Las densidades de las dos especies más abundantes del gremio de insectívoros de follaje (*Serpophaga griceiceps* y *Troglodytes aedon*) tuvieron una marcada estacionalidad, aunque una es migratoria y la otra residente (Tabla 3.3). Este gremio tuvo tres especies residentes (*Cranioleuca pyrrhophia*, *Leptasthenura platensis* y *Stigmatura budytoides*) que, si bien mostraron densidades bajas durante todo el año, fueron más abundantes durante el otoño-invierno. Durante estas dos estaciones, ambas especies fueron observadas formando parte de bandadas mixtas junto a *Zonotrichia capensis* y *Lepidocolaptes angustirostis*. Entre los insectívoros de suelo la mayor densidad registrada fue la de *Synallaxis albescens*, que fue más abundante durante la primavera-verano; el resto de las especies de este gremio tuvieron densidades muy bajas durante todo el año (Tabla 3.3). El de los insectívoros de vuelo largo fue el único gremio que presentó una marcada variación estacional, con mayores densidades durante la primavera y el verano, estando totalmente ausentes en otoño y con densidades muy bajas en invierno (Tabla 3.3). La especie más abundante de este gremio fue *Pyrocephalus rubinus*, que aportó el 83% de la densidad total del gremio durante ambas estaciones.

Los insectívoros de vuelo largo fueron el único gremio que no estuvo presente en todos los fragmentos (Tabla 3.4). De manera similar a lo observado con la densidad total, los gremios con mayor densidad en todos los fragmentos fueron los granívoros de suelo, seguidos por los insectívoros de follaje y, en menor medida, por los otros gremios; los menos abundantes fueron los omnívoros (Tabla 3.4). El fragmento 1 (el más pequeño) fue el único en el que no se observaron especies migratorias (Tabla 3.2). Por el contrario, el fragmento 6 (el mayor) fue el que tuvo la mayor cantidad de especies



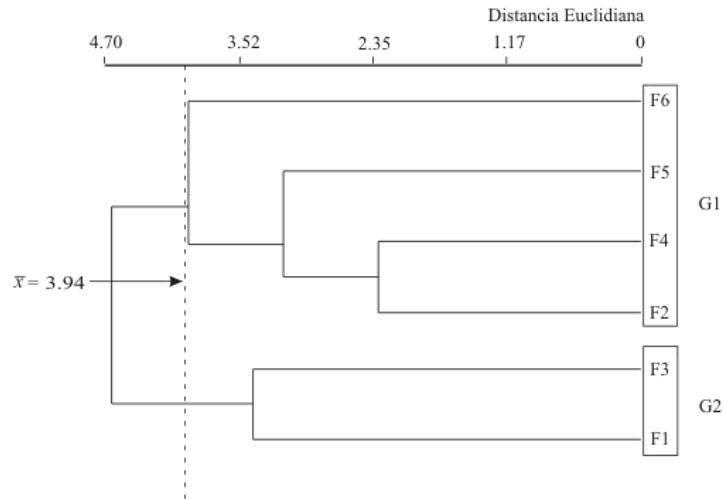
migratorias, tanto invernales como estivales. Todos los gremios mostraron una marcada tendencia de mayores densidades a mayor tamaño del fragmento (Tabla 3.4). La densidad más alta de insectívoros de follaje en el fragmento 2 con respecto al fragmento 3 reflejó la densidad de *Troglodytes aedon*. Lo mismo sucedió con la densidad de insectívoros de corteza de troncos entre los fragmentos 3 y 4, siendo *Drymornis bridgesii* más abundante en el primero de los dos.

**Tabla 3.4:** Densidad (ind/ha) promedio ( $\pm$  EE) de los gremios de aves en los seis fragmentos de Caldenal estudiados. GS: granívoros de suelo, HF: herbívoros de follaje, ICT: insectívoros de corteza de tronco, IF: insectívoros de follaje, IS: insectívoros de superficie, IVL: insectívoros de vuelo largo, OM: omnívoros.

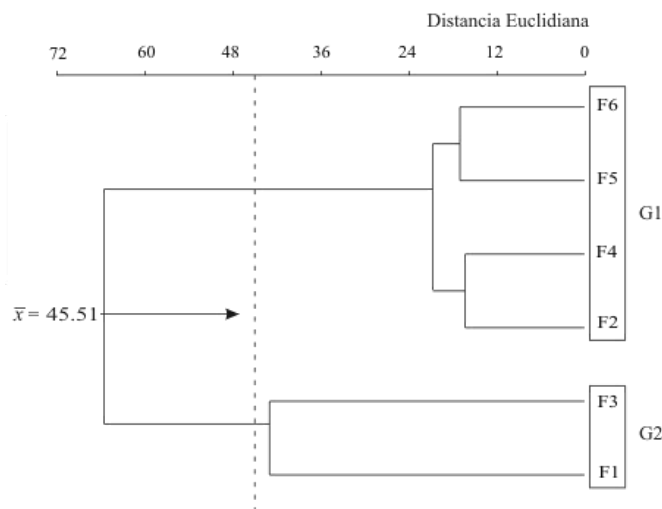
Gremio	F1	F2	F3	F4	F5	F6
GS	0.25 $\pm$ 0.05	0.57 $\pm$ 0.17	0.62 $\pm$ 0.05	2.50 $\pm$ 0.38	2.47 $\pm$ 0.30	5.25 $\pm$ 1.40
HF	0.02 $\pm$ 0.02	0.01 $\pm$ 0.01	0.05 $\pm$ 0.02	0.42 $\pm$ 0.09	0.21 $\pm$ 0.04	1.02 $\pm$ 0.17
ICT	0.02 $\pm$ 0.01	0.09 $\pm$ 0.02	0.25 $\pm$ 0.04	0.17 $\pm$ 0.01	0.39 $\pm$ 0.09	1.06 $\pm$ 0.06
IF	0.08 $\pm$ 0.03	0.48 $\pm$ 0.05	0.37 $\pm$ 0.05	1.97 $\pm$ 0.38	2.16 $\pm$ 0.48	4.60 $\pm$ 0.86
IS	0.08 $\pm$ 0.05	0.09 $\pm$ 0.03	0.31 $\pm$ 0.07	0.64 $\pm$ 0.19	0.72 $\pm$ 0.30	1.53 $\pm$ 0.26
IVL	-	0.05 $\pm$ 0.03	0.04 $\pm$ 0.03	0.21 $\pm$ 0.12	0.31 $\pm$ 0.21	0.59 $\pm$ 0.33
OM	0.03 $\pm$ 0.02	0.09 $\pm$ 0.04	0.07 $\pm$ 0.03	0.04 $\pm$ 0.01	0.09 $\pm$ 0.05	0.14 $\pm$ 0.11

El dendrograma obtenido a partir del Análisis de Agrupamiento basado en los datos de presencia-ausencia de aves en los fragmentos indica que hay dos grupos bien diferenciados de fragmentos (Figura 3.3). El valor del Coeficiente de Correlación Cofenética indica que la representación de estas relaciones está muy poco distorsionada con respecto a la estructura de la matriz de similitud original ( $r = 0.944$ ,  $z = 88.461$ ,  $p < 0.001$ ). El primer grupo (G1) está formado por los fragmentos 2, 4, 5 y 6 (Figura 3.3), los cuales presentan un mayor número de especies (Tabla 3.2). El segundo grupo (G2) contiene a los fragmentos 1 y 3, de menor riqueza específica. En este segundo grupo estuvieron ausentes 11 especies, incluyendo un herbívoro de follaje (*Phytotoma rutila*), un omnívoro (*Molothrus bonariensis*) y 9 insectívoras (Tabla 3.2).

**Figura 3.3:** Dendrograma del análisis de agrupamiento basado en los datos de presencia-ausencia de las especies de aves observadas en los seis fragmentos de Caldenal estudiados. La línea discontinua indica el promedio de las similitudes entre todos los pares de fragmentos. G1 y G2 son los dos grupos de fragmentos descritos en el texto.



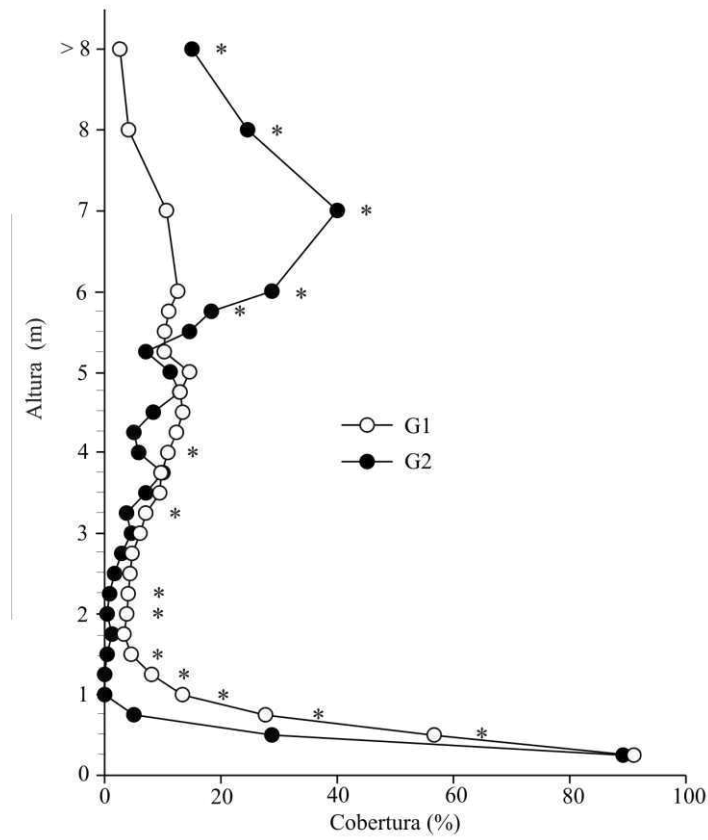
**Figura 3.4:** Dendrograma del análisis de agrupamiento basado en la cobertura vertical de vegetación en los seis fragmentos de Caldenal estudiados. La línea discontinua indica el promedio de las similitudes entre todos los pares de fragmentos. G1 y G2 son los dos grupos de fragmentos descritos en el texto.



**Estructura de la vegetación.-** El Análisis de Agrupamiento de los fragmentos basado en la distribución vertical de la vegetación mostró el mismo patrón que el obtenido con los datos de presencia-ausencia de aves: un grupo formado por los fragmentos 1 y 3 (G2), y el otro formado por los restantes fragmentos (G1) (Figura 3.4). El valor del Coeficiente de Correlación Cofenética indica que la representación de estas relaciones está muy

poco distorsionada con respecto a la estructura de similitud de la matriz original ( $r = 0.992$ ,  $z = 9832.614$ ,  $p < 0.001$ ).

**Figura 3.5:** Perfil de cobertura vertical de follaje en los dos grupos de fragmentos de Caldenal establecidos a partir del Análisis de Agrupamiento (G1 y G2). \*:  $p < 0.05$ ; Prueba U de Mann-Whitney.



La distribución vertical de la vegetación en los fragmentos mostró una alta cobertura a los 0.25-0.50 m de altura, debido a la abundancia de gramíneas, principalmente *Stipa brachichaeta*, *S. ichu*, *Hordeum stenostachys* y *Bromus brevis*. A partir de los 0.50 m la cobertura disminuye notablemente en altura. Entre los 0.75 y los 1.5 m se encuentra fundamentalmente a *Chenopodium album*, *Condalia microphylla*, *Lycium chilense* y *Ephedra triandra*. Entre los 1.5-3.0 m de altura la cobertura estuvo dominada por estos arbustos y por los renuevos de *Prosopis caldenia*, encontrándose en menor medida *Aloysia gratissima*, *Geoffroea decorticans* y *Schinus fasciculatus*. Por encima de los 3 m, la cobertura es dominada exclusivamente por *Prosopis caldenia*, que llegó a medir hasta 14 m, con un pico de cobertura entre los 6 y los 8 m.

El perfil de cobertura en altura de los dos grupos de fragmentos mostró diferencias marcadas: los fragmentos del grupo G1 tuvieron mayor cobertura entre los 0.50-2.25 m (excepto a los 1.75 m), a los 3.25 m y a los 4 m, mientras que a alturas superiores a los 5.75 m presentaron una menor cobertura que la del grupo G2 (Figura 3.5). Estas diferencias explican el agrupamiento observado: el grupo G1 está formado por fragmentos con sotobosque más desarrollado pero escasa cobertura en altura, mientras que los fragmentos del grupo G2 tienen un sotobosque poco desarrollado pero alta cobertura de las copas del caldén (Figuras 3.4 y 3.5).

## **DISCUSIÓN**

Si bien son escasos los trabajos sobre aves en el Caldenal, todas las especies observadas en los fragmentos estudiados fueron citadas para el Espinal pampeano por los autores que realizaron relevamientos previos de aves (Wetmore 1926, Pereyra 1938, Maceda et al. 2001, Singentaler et al. 2004). No obstante, algunas de las especies citadas por estos autores, algunas de ellas residentes, estuvieron ausentes en los fragmentos estudiados. Uno de los casos más importantes, debido a su estatus de conservación, es el de *Gubernatrix cristata*, especie que ha sido citada como muy abundante entre la década de 1920 y 1930 (Wetmore 1926, Pereyra 1938), pero fue reportada como poco abundante a fines de la década de 1990 (Singentaler et al. 2004). La importancia de las especies migratorias en estos fragmentos no es similar a lo que sugieren trabajos previos, en los cuales la cantidad de residentes fue superior (Wetmore 1926, Pereyra 1938, Maceda et al. 2001, Singentaler et al. 2004). Una especie no citada por estos autores, *Polioptila dumicola*, fue registrada en este trabajo; individuos de esta especie fueron observados en la Reserva Parque Luro, a unos 45 km al sur del área de estudio, el mismo año de este estudio, también en bajas densidades (Maceda et al. 2001).

La primavera y el verano son estaciones muy cálidas y lluviosas en el Caldenal, con temperaturas promedio de 24°C, mientras que otoño e invierno son fríos y secos, con temperaturas de unos 8°C (Casagrande y Conti 1980; ver Capítulo 2). Esto influyó en los cambios estacionales que se observaron en los ensambles de aves del área de estudio. Además, los campos adyacentes a los fragmentos estuvieron dominados por cultivos de cosecha y por pasturas que probablemente aportaron alimento a las aves durante los meses de octubre a marzo (Sisk et al. 1997, Antongiovanni y Metzger

2005). Las mejores condiciones climáticas durante los meses cálidos acompañaron el arribo de las especies migratorias estivales. Aunque la llegada de las mismas contribuyó al aumento de la riqueza específica, la mayoría lo hizo en densidades bajas y solo tres especies aportaron un número importante de individuos al ensamble (*Serpophaga griceiceps*, *Synallaxis albescens* y *Pyrocephalus rubinus*). Por el contrario, las bajas temperaturas y la falta de precipitaciones que ocurren durante el otoño y el invierno probablemente contribuyeron, por un lado, a que las especies residentes fueran poco abundantes, y, por otro, a que las migratorias invernales fueran escasas y llegaran al área de estudio en muy bajas densidades.

La abundancia de aves y la riqueza de especies estuvieron fuertemente asociadas a la superficie de los fragmentos. Esto se corresponde con lo encontrado en la mayoría de la literatura sobre fragmentación (i.e., Whitcomb et al. 1981, Ambuel y Temple 1986, Freemark y Merriam 1986, Blake y Karr 1987, Villard et al. 1995, Schmiegelow et al. 1997, Connor et al. 2000, Graham y Blake 2001, Fraser y Stuchbury 2004) y usualmente es atribuido a la disminución de la cantidad de recursos disponibles para las aves en fragmentos de menor tamaño (Zanette et al. 2000, Schmidt 2003, Tewksbury et al. 2006, Fletcher et al. 2007). Sin embargo, cuando se ordenaron los fragmentos por superficie creciente se observó que la riqueza de especies no siempre fue mayor a mayor tamaño, ya que el segundo fragmento en tamaño tuvo mayor riqueza que el tercero (ver Tabla 3.2). A su vez, el número de especies presentes en este fragmento fue similar al observado en el de menor superficie. La explicación de este patrón puede encontrarse en la estructura de la vegetación: ambos fragmentos tuvieron características muy similares. El perfil de la vegetación en altura en estos fragmentos mostró una menor cobertura en los primeros metros y alta cobertura en el dosel. Por el contrario, los otros cuatro fragmentos estuvieron caracterizados por un sotobosque bien desarrollado formado principalmente por arbustos y un escaso dosel a alturas superiores a los 5 m. Este cambio en la estructura vertical de la vegetación en los fragmentos 1 y 3 estuvo asociado con la ausencia de once especies de aves, las cuales se encontraban presentes en los otros cuatro. Si bien éstos últimos tuvieron una estructura similar, solo en el de mayor superficie se registró a casi la totalidad de las especies observadas en el área de estudio, demostrando así que el efecto de la superficie sobre la distribución de las

especies es también importante. En conjunto, estos resultados muestran que no solo la superficie de los fragmentos actúa en la determinación de la riqueza y la composición de especies de los fragmentos de bosque, sino que otros factores, como por ejemplo la estructura de la vegetación, pueden ser relevantes.

Los mayores valores de riqueza de especies estuvieron así asociados a fragmentos de mayor superficie y con un sotobosque más denso. Esto pone en evidencia la importancia de los estratos intermedios de vegetación, que pueden constituir un recurso sustancial, en particular para las especies insectívoras, tal como se ha propuesto que sucede en bosques europeos y en bosques tropicales de América del Sur (Santos y Tellería 1997, Sekercioglu 2002, Sekercioglu et al. 2002). Ejemplos de su importancia en los fragmentos de Caldenal son la ausencia de *Synallaxis albescens* y de las tres especies que arriban durante el invierno (*Upucerthia certhioides*, *Asthenes pyrrholeuca* y *Anairetes flavirostris*), en el primer caso porque nidifica a bajas alturas en arbustos (Narosky et al. 1983, de la Peña 1987) y en el de las migratorias porque se alimentan preferentemente en arbustos (observación personal).

Otro factor que usualmente tiene efectos negativos sobre especies de aves en ambientes fragmentados con matriz agrícola es el parasitismo de cría (Whitcomb et al. 1981, Wilcove et al. 1986, Martin 1988, Blake et al. 1992, Robinson et al. 1995). En los fragmentos de Caldenal estudiados, al menos durante el período de estudio, la densidad de los parásitos obligados de cría *Molothrus bonariensis* y *Molothrus rufoaxillaris* fueron muy bajas y no se observaron adultos alimentando pichones de estas dos especies. En especial, estas especies estuvieron ausentes en los fragmentos con escaso sotobosque. En consecuencia, este no parece ser un factor importante en la distribución de las aves en los fragmentos de bosque de la estancia La Primavera.

En conclusión, en los fragmentos de Caldenal estudiados los cambios en la densidad de aves estuvieron asociados con la superficie de los fragmentos, pero éste no fue el único factor determinante de la densidad y la presencia o ausencia de especies, porque la estructura de la vegetación también fue importante. Esto demuestra que los efectos de la fragmentación son más complejos que lo que indica el simple análisis de la relación

especie-área y, como sucede en otros ambientes, es necesario considerar la estructura del hábitat es para entender la relación entre la fragmentación y las comunidades de aves (Villar et al. 1999, Bélisle et al. 2001, Graham y Blake 2001, Sallabanks et al. 2006). Es probable que la persistencia de algunas especies de aves en el Caldenal dependa más de la existencia de parches de buena calidad (i.e., de gran superficie, pero además con un buen desarrollo de sotobosque) que de la presencia de varios fragmentos pequeños de poca o mala calidad.

# CAPÍTULO CUATRO

## EFEECTO DE BORDE: ANÁLISIS DE VARIABLES MICROAMBIENTALES

---

### INTRODUCCIÓN

La fragmentación de los bosques genera bordes, que son franjas de hábitat que quedan en contacto con la matriz que circunda a los fragmentos y en las cuales existen condiciones microambientales diferentes a las que ocurren tanto en las áreas desmontadas como en el interior de los fragmentos remanentes (Chen et al. 1993, Newmark 2005). Estas condiciones pueden producir efectos biológicos que afectan directa o indirectamente la ecología, la dinámica poblacional y las interacciones de las especies (Murcia 1995, Cadenasso y Pickett 2000), pudiendo condicionar la distribución tanto de plantas (Lovejoy et al. 1986, Chen et al. 1992, Matlack 1994, Brosfke et al. 2001, Harper et al. 2005) como de animales (Didham y Lawton 1999, Ewers y Didham 2006, 2007, Moreno-Rueda y Pizarro 2007). Estos procesos ecológicos pueden afectar, además, al hábitat de interior; el alcance de este efecto dependerá de la permeabilidad del borde (Ries et al. 2004), ya que éste puede amplificar, atenuar, absorber, reflejar o bien ser neutral con respecto a dichos procesos (Strayer et al. 2003). De esta manera, el borde puede jugar un papel importante en la configuración de la estructura espacial y funcional del ecosistema en parches de bosque remanentes (Chen et al. 1996, Li et al. 2007).

Las variables microambientales que más se han estudiado en bordes de bosque son la temperatura (del aire y de la superficie del suelo), la humedad (del aire y de la broza), la radiación fotosintéticamente activa y las precipitaciones. La cobertura de la vegetación, tanto de hierbas como de leñosas, tiende a mejorar las condiciones microambientales en el interior de los remanentes de bosque (Didham y Lawton 1999, Abjorsen et al. 2004). Esto hace que el efecto de la temperatura, la humedad y la radiación fotosintéticamente activa disminuyan a medida que la distancia al borde aumenta (Kapos 1989, Cadenasso et al. 1997, Chen et al. 1999, Saunders et al. 1999, Gehlhausen et al. 2000, Abjorsen et al. 2004). Los cambios en las condiciones en los bordes son resultado de la proximidad



con la matriz (Murcia 1995), que usualmente posee baja biomasa y presenta ecosistemas estructuralmente simples. En los bosques templados de Estados Unidos, por ejemplo, se ha observado que la radiación solar y la acción del viento (que mueve las masas de aire caliente desde la matriz hacia el borde), provocan un aumento en la temperatura en los primeros metros del bosque, produciendo gradientes de temperatura hacia el interior (Chen et al. 1995, Heithecker y Halpern 2007). Los cambios microambientales asociados a los bordes en ambientes fragmentados han sido estudiados fundamentalmente para evaluar su efecto sobre la vegetación (William-Linera 1990, Chen et al. 1992, 1995, 1999, Matlack 1994, Báldi 1999, Didham y Lawton 1999, Brosnoff et al. 2001, Stewart y Mallik 2006).

La fragmentación del bosque de caldén en el sector centro-este de la provincia de La Pampa ha generado un paisaje constituido por fragmentos de bosque de diferentes tamaños rodeados por una matriz agrícola y ganadera (ver Capítulo 2), aumentando la proporción de hábitats de borde. Asociadas a los bordes se espera que existan variaciones abióticas, como respuesta a la proximidad con la matriz, que podrían traducirse en cambios en los componentes bióticos. Un paso previo al estudio de estos últimos es la corroboración de la existencia de las variaciones microambientales en los bordes del bosque, algo que ha sido escasamente evaluado hasta hoy en bosques templados de América del Sur. Bajo la hipótesis que ciertas variables microambientales (como, por ejemplo, la cantidad de luz, la humedad o la cobertura de la vegetación, entre otras) varían en función de la distancia al borde del bosque, el objetivo general de este capítulo es evaluar los efectos microambientales de borde en fragmentos de Caldenal, teniendo en cuenta, en particular, la distancia de penetración del efecto de borde hacia el interior de los mismos.

## **MÉTODOS**

El trabajo se realizó durante la primavera-verano de 2004-2005 en tres fragmentos de bosque de 26.3, 27.9 y 117.6 ha (ver Tabla 3.1, Capítulo 3) situados en la estancia La Primavera (36°23'O, 64°20'S), provincia de La Pampa (ver Capítulo 2). En cada uno de los fragmentos se dispusieron cinco transectas perpendiculares al borde. Se consideró como borde a lugar en el cual los árboles o arbustos entraban en contacto con la matriz

circundante pero igualmente formaban un continuo con la vegetación del fragmento. Para cada una de las transectas se estableció un punto de muestreo en la matriz y el resto a intervalos de 5 m desde el borde (hasta los 20 m) y a intervalos de 20 m (desde esa distancia hasta los 200 m). En cada punto de muestreo se midieron, entre las 11:00 y las 13:00 hs, las siguientes variables: temperatura del aire, temperatura de la superficie del suelo, humedad relativa ambiente, humedad de la broza, profundidad de la broza, radiación fotosintéticamente activa, cobertura herbácea (gramíneas e hierbas) y cobertura leñosa. Adicionalmente, se midieron las precipitaciones en la matriz, en el borde y a intervalos de 20 m a lo largo de los 200 m.

La temperatura del aire y la humedad relativa ambiente se registraron con un termohigrómetro digital, al cual se le construyó un cobertor para evitar la acción de la radiación solar sobre el sensor. Para medir la temperatura del suelo se empleó un termómetro de punción digital, obteniéndose la temperatura en el primer centímetro de profundidad. La humedad de la broza fue calculada mediante la diferencia entre el peso húmedo y el peso seco. Para ello se colectaron muestras en parcelas de 15x15 cm, entre 5 y 7 días después de la lluvia, las cuales contenían toda la materia orgánica hasta los primeros milímetros del suelo, pero no restos de plantas, ni descompuestas ni en proceso de descomposición. Estas muestras posteriormente fueron pesadas, secadas en estufa a 90°C durante 12 hs y pesadas nuevamente, obteniendo así el porcentaje de humedad. En cada parcela se midió la profundidad de la broza usando un calibre. La radiación fotosintéticamente activa fue captada con un medidor digital de quantum de luz. Debido a que el medidor es puntual, los valores de radiación fotosintéticamente activa para cada punto de muestreo fueron obtenidos promediando 20 mediciones puntuales realizadas en una parcela circular de 1.5 m de radio. La cobertura de gramíneas e hierbas fue estimada en parcelas de 1 x 1 m subdivididas cada 25 cm para facilitar los cálculos del porcentaje de cobertura. La cobertura aérea fue estimada mediante la utilización de un densiómetro esférico convexo. Las precipitaciones fueron medidas en pluviómetros (capacidad: 120 mm) colocados a 1 m de altura, a los cuales se les agregó vaselina líquida para evitar la evaporación. Los valores de precipitaciones fueron expresados como el porcentaje de retención de agua por los árboles, considerando a las lluvias recibidas en la matriz como el 100%.

En primer lugar se compararon los valores de las variables medidas en la matriz y en el borde. Este análisis se realizó sólo para la temperatura del aire y de la superficie del suelo y para la humedad relativa ambiente. Por un lado, la cobertura leñosa es inexistente en la matriz, y es muy escasa la presencia de gramíneas e hierbas, al igual que la broza. Por otro lado, los valores de radiación fotosintéticamente activa tomados en lugares sin cobertura (como en la matriz) son extremadamente superiores a aquellos tomados bajo cobertura (Matlack 1993).

Se utilizó un Análisis de Correlación de Pearson (Zar 1996) para evaluar si los valores de las variables estaban correlacionados con la distancia al borde. Se estimó la influencia del borde para cada variable como la diferencia en los valores promedio entre borde e interior (Chen et al. 1995, 1996). La diferencia fue analizada mediante una Prueba t de Student (Zar 1996). La profundidad de la influencia del borde fue establecida como aquella distancia al borde por encima de la cual las variables medidas dejaban de aumentar o decrecer significativamente; es decir, la distancia umbral en la cual los cambios de las variables se estabilizan en el interior del fragmento (Chen et al. 1992, 1995, Gehlhausen et al. 2000, Euskirchen et al. 2001). Para establecer esta distancia umbral se realizó un ANOVA de un factor (distancia al borde) para cada variable, examinándose las diferencias entre distancias sucesivas mediante pruebas LSD de Fisher. Los valores de probabilidad asociados al rechazo de la hipótesis nula en estas pruebas fueron corregidos con la técnica de Bonferroni para comparaciones múltiples con la finalidad de obtener mayor potencia (Rice 1989, Sankoh et al. 1997). Los valores de precipitaciones fueron transformados (usando raíz cuadrada) debido a la falta de normalidad de los datos.

## **RESULTADOS**

Las comparaciones entre los valores medidos en la matriz y en el borde resultaron significativas para todas las variables ambientales analizadas, presentando la matriz mayor temperatura, tanto del aire como en el suelo y menor humedad relativa ( $t = 3.70$ ,  $p < 0.01$ ;  $t = 3.67$ ,  $p < 0.001$ ;  $t = 2.08$ ,  $p < 0.05$ ; respectivamente).

La influencia del borde resultó significativa para todas las variables estudiadas excepto para la profundidad de la broza, la cobertura de herbáceas y la cobertura de leñosas (Tabla 4.1). En el mismo sentido, estas tres variables no mostraron una correlación significativa con la distancia al borde, mientras que el resto de las variables sí lo hicieron (Figura 4.1). La temperatura del aire, la temperatura del suelo, la radiación fotosintéticamente activa y el porcentaje de las precipitaciones que llega al suelo disminuyeron conforme aumentaba la distancia al borde. Por el contrario, la humedad relativa ambiente y la humedad de la broza aumentaron a medida que la distancia al borde fue mayor.

**Tabla 4.1:** Valores de influencia del borde (IB) para las variables microambientales medidas en los tres fragmentos de Caldenal estudiados. Un valor negativo indica que los valores de la variable disminuyeron al aumentar la distancia al borde. Se muestran también los resultados de la Prueba t de Student para cada variable.

Variabes	IB	t	p
Temperatura del aire	-2.97	6.90	0.001
Temperatura del suelo	-5.91	10.03	0.001
Humedad relativa ambiente	19.93	11.73	0.001
Humedad de la broza	18.32	6.49	0.001
Radiación fotosintéticamente activa	-126.30	68.04	0.001
Precipitaciones	-34.26	4.05	0.001
Profundidad de la broza	0.27	1.61	0.118
Cobertura herbácea	3.33	1.47	0.154
Cobertura leñosa	1.43	0.83	0.416

La temperatura promedio del aire registrada en el borde fue de 26.8 °C, con una máxima de 28.8°C y una mínima de 24.6 °C, mientras que a los 200 m del borde la temperatura promedio fue de 23.8 °C, con una máxima de 24.8 °C y una mínima de 22.4 °C (Figura 4.1A). La distancia umbral a la cual se estableció la profundidad de la influencia del borde fue de 80 m, en donde se registró una temperatura de 25.3 °C ( $F_{13,196} = 10.05$ ,  $p < 0.0001$ ). En el suelo, la temperatura promedio en el borde fue de 26.4 °C, casi 6 °C más que en el interior de los fragmentos (Figura 4.1B). La profundidad del efecto de borde para esta variable se estableció en 100 m ( $F_{13,196} = 17.25$ ,  $p < 0.0001$ ).

La humedad relativa ambiente y la humedad de la broza fueron las únicas variables que aumentaron sus valores a medida que aumentaba la distancia al borde (Figuras 4.1C y 4.1D). La primera de estas variables varió entre un 38% en el borde y 63% en el

interior, estableciéndose la profundidad del efecto de borde a los 100 m ( $F_{13,196} = 16.82$ ,  $p < 0.0001$ ), en tanto que la humedad de la broza tuvo una distancia umbral a los 40 m ( $F_{13,196} = 7.47$ ,  $p < 0.0001$ ), con una diferencia entre el borde y el interior de unos 18.3%.

La radiación fotosintéticamente activa y las precipitaciones fueron las variables con menor distancia de profundidad de efecto de borde (Figura 4.1E y 4.1F), el que se registró a los 20 m ( $F_{13,71} = 86.85$ ,  $p < 0.0001$ ;  $F_{10,55} = 2.91$ ,  $p < 0.006$ ; respectivamente). La radiación fotosintéticamente activa promedio en el borde fue de  $147.9 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  y de  $31.3 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{seg}$  en el interior de los fragmentos. La retención del agua de lluvia por la vegetación fue, en promedio, de un 30% en el borde y de un 80% en el interior.

Coincidiendo con la ausencia de diferencias significativas en los valores entre borde e interior y con la falta de correlación con la distancia al borde, los valores de cobertura herbácea, profundidad de la broza y cobertura de leñosas no variaron significativamente entre distancias ( $F_{13,196} = 0.31$ ,  $p > 0.95$ ;  $F_{13,196} = 0.99$ ,  $p > 0.45$ ;  $F_{13,196} = 0.46$ ,  $p > 0.90$ ; respectivamente), lo que indica que no existe un efecto de borde para estas variables y que, por lo tanto, no puede establecerse una distancia umbral (Figuras 4.1G, 4.1H y 4.1I).

**Figura 4.1:** Valores promedio ( $\pm$  EE) de las variables microambientales medidas en los tres fragmentos de Caldenal estudiados en función de la distancia al borde. (A) Temperatura del aire, (B) temperatura del suelo, (C) humedad relativa ambiente, (D) humedad de la broza, (E) radiación fotosintéticamente activa, (F) precipitaciones, (G) profundidad de la broza, (H) cobertura herbácea, (I) cobertura leñosa. La línea punteada vertical indica la profundidad de la influencia del borde. Se muestra también el valor del Coeficiente de Correlación de Pearson y su significancia (\*\*:  $p < 0.001$ , ns: no significativo).

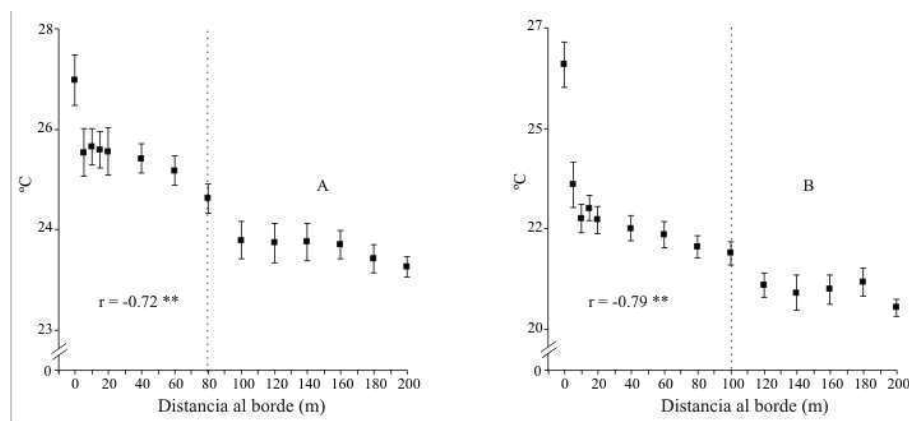
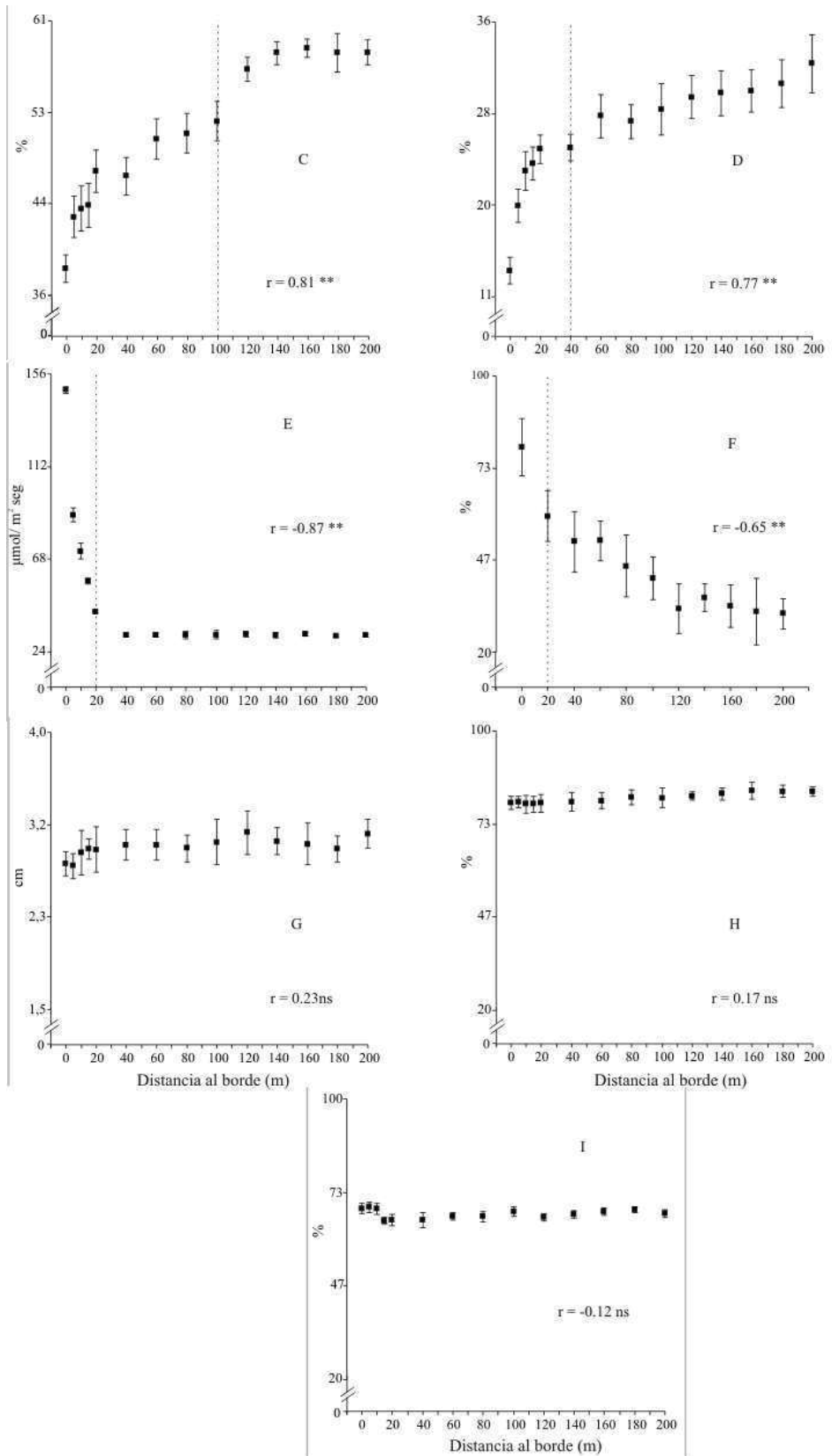


Figura 4.1 (continuación)



## DISCUSIÓN

Las condiciones microambientales en la matriz fueron diferentes a las registradas en los fragmentos, con temperaturas más elevadas y con muy bajos porcentajes de humedad. Si bien estas condiciones ya cambian en el borde de los fragmentos, el interior fue todavía más fresco, más húmedo, más sombrío y presentó una mayor retención del agua de lluvia en la vegetación, en comparación con el borde. Esto concuerda con lo observado en diferentes tipos de bosques, tanto templados (Matlack 1993, Chen et al. 1993, 1995, Saunder et al. 1998, Gehlhausen et al. 2000, Stewart y Mallik 2006) como tropicales (Kapos 1989, William-Linera 1990, Didham y Lawton 1999, Newmark 2005).

La profundidad de la influencia del borde no fue uniforme para todas las variables estudiadas; por lo tanto, no se logró determinar una distancia de efecto de borde única en los fragmentos estudiados. No obstante, pudieron establecerse tres tipos de respuesta. Por un lado, aquellas variables cuyos efectos alcanzaron mayores distancias, entre 80 y 100 m, como las temperaturas del aire y del suelo y la humedad relativa ambiente. Por otro lado, las de menor distancia de profundidad del efecto de borde, entre 20 y 40 m (humedad de la broza, radiación fotosintéticamente activa y retención de las lluvias por la vegetación). Por último, los valores de cobertura de gramíneas e hierbas, de cobertura de leñosas y de profundidad de la broza no cambiaron con la distancia al borde, mostrando que para estas variables no existe un efecto de borde.

La ausencia de efecto de borde registrada en estos fragmentos para la cobertura de plantas no se observa en otros bosques templados más húmedos ni en los tropicales, en donde existen efectos de borde marcados sobre la vegetación (e.g., William-Linera 1990, Lopez de Casenave et al. 1995, Didham y Lawton 1999, Gehlhausen et al. 2000, Euskirchen et al. 2001, Xu et al. 2004). Este fenómeno podría atribuirse a que el Caldenal es un bosque xerófilo y las especies tienen adaptaciones a condiciones ambientales severas como las que caracterizan a los bordes (Stieben 1946, Cano 1980). Algo similar ocurre en bosques fragmentados ubicados en la meseta del Tíbet y en la cuenca de Sichuan, al sudoeste de China, donde las precipitaciones anuales son de 570 mm (Li et al. 2007). A su vez, la cobertura vegetal homogénea desde el borde hasta el

interior del bosque provoca que la cantidad de broza depositada en el suelo no cambie con la distancia al borde (Abjorsen et al. 2004, Weltzin et al. 2005).

La falta de un efecto de borde sobre la vegetación podría dar al hábitat de borde de estos fragmentos un carácter de área de amortiguamiento para otras variables microambientales. Por ejemplo, la presencia de árboles con copas bien desarrolladas en el borde puede ayudar a que la influencia de la matriz se “diluya” en el mismo borde, disminuyendo aceleradamente el efecto de las condiciones microambientales adversas. Esto parece suceder con las variables con poca profundidad de efecto de borde, como por ejemplo la radiación fotosintéticamente activa o la retención de las lluvias por la vegetación. Si esto es así, es de suponer que, de haber habido diferencias en la vegetación del borde, la profundidad del efecto de borde de estas variables debería haber sido mayor. En este sentido, las variables con mayor distancia umbral fueron las temperaturas y la humedad, lo cual puede deberse al efecto de las corrientes de aire que penetran en los fragmentos más que a cambios en la estructura de la vegetación, como ha sido observado en bosques templados de Estados Unidos (Chen et al. 1993, 1995, Heithecker y Halpen 2007).

Las altas temperaturas a nivel del suelo y la baja humedad de la broza en el borde pueden afectar las actividades de la fauna asociada al estrato bajo del bosque, desde los organismos descomponedores hasta otros invertebrados que utilizan a la hojarasca como hábitat (David et al. 1991, Didham 1998). Las mayores temperaturas y menor humedad registradas en el borde pueden también influir directamente en las actividades de otras especies como insectos, reptiles y anfibios. De esta manera, las condiciones microambientales asociadas a los bordes pueden condicionar la distribución de organismos que son utilizados por las aves, afectando a su vez su distribución (Murcia 1995). En el capítulo 5 se estudiarán específicamente los efectos de borde sobre las comunidades de aves en los fragmentos de Caldenal del centro-este de la provincia de La Pampa.



## CAPÍTULO CINCO

### EFECTO DE BORDE EN LAS COMUNIDADES DE AVES DE LOS FRAGMENTOS DEL CALDENAL

---

#### INTRODUCCIÓN

En los bosques, la fragmentación expone a las aves que los habitan a los ambientes que rodean a los fragmentos remanentes (Forman y Gordon 1986, Reese y Ratti 1988, Turner et al. 2001). Como resultado de la transición entre ambientes se generan condiciones bióticas y abióticas en los bordes, las cuales son distintas a las que se encuentran en el interior del bosque (Saunders et al. 1991, Murcia 1995). Las variaciones ambientales y estructurales que ocurren en el borde pueden afectar la dinámica y las interacciones de las especies en este hábitat, produciendo efectos biológicos tanto directos como indirectos (Murcia 1995, Cadenasso y Pickett 2000). Por ejemplo, como consecuencia de la mayor incidencia de la luz, los cambios en la floración de las plantas del borde pueden producir una atracción de insectos herbívoros. Una mayor densidad de éstos podría resultar atractiva para las aves insectívoras, que al tener mayor disponibilidad de alimento aumentarían la utilización de los bordes, y podrían incrementar allí sus tasas de nidificación. Esta cascada de procesos puede transformarse en lo que se conoce como “trampa ecológica” (Gates y Gysel 1978, Ratti y Reese 1988, Ries y Fagan 2003), porque en los bordes suele haber tasas más altas de parasitismo de cría y de predación (Gates y Gysel 1978, Ratti y Reese 1988). La importancia de estas últimas interacciones (parasitismo y predación) en los bordes ha sido muy estudiada en aves, aunque los resultados son a menudo inconsistentes y dependientes de la estructura del borde (Kroodsma 1984, Andrén 1992, Patton 1994, Marini et al. 1995, Robinson et al. 1995, Suarez et al. 1997, Villar 1998, Eriksson et al. 2001, Lahti 2001, Keyser 2002). La estructura de la vegetación también juega un papel importante en la distribución de las especies entre los bordes y el interior de los bosques. Por lo general, los bordes poseen una mayor cobertura, lo que posibilita la presencia de mayor número de individuos y especies, como sucede en el Bosque Chaqueño Occidental (Lopez de Casenave et al. 1998).

Los remanentes de bosques muy fragmentados tienden a tener más borde por unidad de superficie; por ello, los fragmentos muy pequeños pueden incluso ser considerados en su totalidad como un borde (Hawrot y Niemei 1996, Mancke y Gavin 2000, Parker et al. 2005). Whitcomb et al. (1981) y Freemark y Collins (1992), basándose en los sitios elegidos por las especies para nidificar y para establecer sus territorios, definieron como especies dependientes de “hábitat interior” a aquellas que prefieren los hábitats profundos de los bosques y rechazan los bordes para reproducirse. Para Bender et al. (1998), las especies de borde son aquellas que están asociadas a la periferia de los parches y no al centro de los mismos, y son especies asociadas a hábitats arbustivos, ambientes alterados o a estadios sucesionales tempranos de los bosques, pudiendo ocupar ambos tipos de hábitats pero con densidades significativamente diferentes, menores en el interior.

La fragmentación del bosque de caldén en el sector centro-este de la provincia de La Pampa ha generado un paisaje constituido por fragmentos de bosque de diferentes tamaños (ver Capítulo 2). Estos fragmentos se encuentran rodeados por una matriz agrícola y ganadera, y la transición entre el hábitat de bosque y la matriz (i.e., el borde) está asociada con una serie de cambios marcados en distintos parámetros abióticos (ver Capítulo 4) que podrían afectar la distribución de las aves que habitan el bosque. Hasta el momento no ha sido evaluado el efecto de los bordes sobre los ensambles de aves del bosque de caldén; de esta manera, no se conoce si la presencia de éstos provoca cambios en las densidades y en el número de especies de aves en los fragmentos remanentes. Bajo la hipótesis que las comunidades de aves son afectadas por la presencia del hábitat de borde, el objetivo general de este capítulo es evaluar el efecto de borde sobre los ensambles de aves de los fragmentos de Caldenal y, en particular, si algunos grupos de especies son más afectados y el papel de la estructura de la vegetación.

## **MÉTODOS**

El trabajo se realizó entre septiembre de 2000 y agosto de 2001 en seis fragmentos de entre 2.1 y 117.6 ha (ver Tabla 3.1, Capítulo 3) situados en la estancia La Primavera (36°23'O, 64°20'S), provincia de La Pampa (ver Capítulo 2). En cada fragmento, se

consideró como hábitat de borde al área en la cual los árboles o arbustos entraban en contacto con la matriz circundante pero igualmente formaban un continuo con la vegetación del fragmento. El hábitat de interior fue considerado a partir de los 150 m de distancia desde el borde (ver Capítulo 4). Los fragmentos de 2.1 ha y 10.4 ha fueron considerados como totalmente constituidos por hábitat de borde, el primero por su pequeña superficie y el segundo por su forma alargada (aproximadamente un rectángulo de 179 x 698 m; Figura 2.1c, Capítulo 2).

### **Muestreo de aves.-**

Las aves fueron muestreadas mediante conteos en puntos de radio fijo (Bibby et al. 1992, 1998, Ralph et al. 1996). Se muestreó en 59 puntos, 30 de ellos ubicados en hábitat de borde y 29 en hábitat de interior (Tabla 5.1). Una descripción detallada del muestreo se encuentra en la sección Métodos del Capítulo 3. Cada punto fue censado una vez al mes durante el periodo de estudio; la densidad estacional de cada especie fue estimada usando el valor promedio de los tres conteos mensuales de cada punto. Los gremios que se analizaron fueron los granívoros de suelo, los insectívoros de follaje, los insectívoros de suelo y los insectívoros de vuelo largo (estos últimos solo para primavera y verano, ya que son especies migratorias estivales). No se consideraron los otros gremios porque presentaron densidades muy bajas en ambos hábitats durante el período de estudio. Los criterios de asignación de las especies a los gremios puede verse en el Capítulo 3. Se analizó, además, la diferencia entre hábitats de la densidad de las especies más representativas de cada gremio: *Columba maculosa* y *Zonotrichia capensis* (granívoros de suelo), *Serpophaga griseiceps* y *Troglodytes aedon* (insectívoros de follaje), *Synallaxis albescens* (insectívoro de suelo) y *Pyrocephalus rubinus* (insectívoro de vuelo largo). Las densidades de *Serpophaga griseiceps*, *Synallaxis albescens* y *Pyrocephalus rubinus* fueron analizadas solo en primavera y verano, ya que en otoño e invierno no fueron observadas, estuvieron ausentes en al menos uno de los dos hábitats o lo ocuparon con muy bajas densidades. Se clasificó a las especies de acuerdo al tipo de ambiente que ocuparon, utilizando el criterio de Sisk et al. (1997), en: explotadoras de borde (especies que son más abundantes en los bordes), rechazadoras de borde (especies que son poco abundantes o están ausentes en los bordes) y neutras al borde (especies que están igualmente distribuidas entre los dos hábitats).

**Tabla 5.1.** Número de puntos de conteo de aves realizados en el borde y en el interior de los seis fragmentos de Caldenal estudiados (ver también Figura 2.1c, Capítulo 2; Tabla 3.1, Capítulo 3).

Hábitat	Número de puntos de conteo					
	F1	F2	F3	F4	F5	F6
Borde	1	3	2	6	6	12
Interior	-	-	1	6	6	16

La variación estacional y la diferencia entre hábitats, tanto en densidad relativa como en riqueza de especies, fue analizada mediante un ANOVA de dos factores (estación, hábitat). La comparación entre tratamientos se realizó mediante la Prueba de Tukey (Zar 1999). Del mismo modo se analizaron los gremios y las especies seleccionadas más representativas. Para todos los casos los valores de densidad fueron transformados (usando raíz cuadrada) debido a la falta de normalidad de los datos.

**Muestreo de vegetación.**- La estructura de la vegetación se midió en parcelas circulares de 25 m de radio, cada una de ellas ubicada en el mismo punto que el utilizado para el conteo de aves, disponiendo cuatro transectas y registrando la vegetación a distintas alturas en 60 puntos en cada parcela. Una descripción detallada del muestreo se encuentra en la sección Métodos del Capítulo 3. El porcentaje de cobertura de la vegetación a distintas alturas fue estimado a partir de un total de 1800 estimaciones puntuales en el borde y de 1740 estimaciones puntuales en el interior. Las diferencias en cobertura entre el borde y el interior para cada altura se evaluaron mediante la Prueba t de Student (Zar 1996).

## RESULTADOS

De las 47 especies de aves registradas en los fragmentos durante el estudio, 11 fueron observadas únicamente en el borde (*Coccyzus cinereus*, *Asthenes baeri*, *Knipolegus aterrimus*, *Myiodynastes maculatus*, *Tyrannus savana*, *Griseotyrannus aurantioatrocristatus*, *Myiarchus swainsoni*, *Mimus triurus*, *Mimus saturninus*, *Saltator aurantirostris* y *Carduelis magellanica*), 1 únicamente en el interior (*Polioptila dumicola*) y las restantes ocuparon ambos hábitats (Tabla 5.2). Las especies que fueron registradas exclusivamente en uno de los dos hábitats presentaron densidades muy bajas.

**Tabla 5.2:** Densidad (ind/ha) promedio ( $\pm$  EE) de las especies de aves en el borde y en el interior de los fragmentos de Caldenal estudiados en las distintas estaciones.

Especies	Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
	Borde	Interior	Borde	Interior	Borde	Interior	Borde	Interior
<b>Granívoros de suelo</b>								
<i>Columba maculosa</i>	3.96 $\pm$ 0.82	5.74 $\pm$ 0.62	4.19 $\pm$ 0.61	4.39 $\pm$ 0.53	3.34 $\pm$ 0.52	5.09 $\pm$ 0.56	3.96 $\pm$ 0.65	4.57 $\pm$ 0.70
<i>Zenaida auriculata</i>	1.64 $\pm$ 0.46	0.76 $\pm$ 0.32	2.21 $\pm$ 1.16	2.11 $\pm$ 0.59	0.40 $\pm$ 0.16	0.47 $\pm$ 0.27	1.75 $\pm$ 0.29	1.64 $\pm$ 0.34
<i>Columbina picui</i>	0.68 $\pm$ 0.26	-	0.28 $\pm$ 0.17	0.06 $\pm$ 0.06	-	-	0.17 $\pm$ 0.13	0.12 $\pm$ 0.12
<i>Sporophila caerulescens</i>	0.11 $\pm$ 0.08	0.06 $\pm$ 0.06	-	-	-	-	-	-
<i>Sicalis flaveola</i>	0.06 $\pm$ 0.06	0.18 $\pm$ 0.18	-	-	-	-	-	-
<i>Zonotrichia capensis</i>	8.04 $\pm$ 1.09	5.56 $\pm$ 0.97	4.19 $\pm$ 0.68	2.52 $\pm$ 0.53	1.47 $\pm$ 0.40	2.34 $\pm$ 0.58	3.68 $\pm$ 0.59	2.75 $\pm$ 0.49
<i>Carduelis magellanica</i>	0.06 $\pm$ 0.06	-	-	-	-	-	-	-
<i>Agelaioides badius</i>	3.79 $\pm$ 0.79	3.28 $\pm$ 0.81	1.30 $\pm$ 0.62	0.23 $\pm$ 0.23	0.91 $\pm$ 0.44	0.18 $\pm$ 0.18	0.96 $\pm$ 0.56	-
<b>Herbívoros de follaje</b>								
<i>Aratinga acuticaudata</i>	0.23 $\pm$ 0.13	0.24 $\pm$ 0.16	0.23 $\pm$ 0.23	-	0.41 $\pm$ 1.03	1.03 $\pm$ 0.45	0.58 $\pm$ 0.33	0.73 $\pm$ 0.32
<i>Myiopsitta monachus</i>	0.70 $\pm$ 0.37	1.21 $\pm$ 0.67	1.81 $\pm$ 0.69	0.97 $\pm$ 0.56	1.46 $\pm$ 0.30	1.63	0.53 $\pm$ 0.30	0.54 $\pm$ 0.28
<i>Phytotoma rutila</i>	0.17 $\pm$ 0.10	0.06 $\pm$ 0.06	0.06 $\pm$ 0.06	0.18 $\pm$ 0.13	0.06 $\pm$ 0.06	0.18 $\pm$ 0.13	0.34 $\pm$ 0.18	0.29 $\pm$ 0.15
<i>Saltator aurantirostris</i>	-	-	-	-	0.06 $\pm$ 0.06	-	-	-
<b>Insectívoros de corteza de troncos</b>								
<i>Colaptes campestris</i>	-	-	-	0.12 $\pm$ 0.12	0.17 $\pm$ 0.17	-	-	-
<i>Colaptes melanolaemus</i>	0.34 $\pm$ 0.21	0.06 $\pm$ 0.06	-	-	-	-	0.45 $\pm$ 0.22	0.06 $\pm$ 0.06
<i>Picoides mixtus</i>	0.11 $\pm$ 0.08	0.17 $\pm$ 0.10	-	0.12 $\pm$ 0.12	-	0.18 $\pm$ 0.13	0.12 $\pm$ 0.12	0.47 $\pm$ 0.19
<i>Drymornis bridgesii</i>	0.62 $\pm$ 0.24	0.64 $\pm$ 0.23	0.57 $\pm$ 0.25	0.23 $\pm$ 0.16	0.34 $\pm$ 0.21	0.70 $\pm$ 0.26	0.23 $\pm$ 0.13	0.47 $\pm$ 0.19
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	0.91 $\pm$ 0.24	0.88 $\pm$ 0.23	1.30 $\pm$ 0.31	1.64 $\pm$ 0.33	0.57 $\pm$ 0.15	1.41 $\pm$ 0.32	0.96 $\pm$ 0.24	1.46 $\pm$ 0.27
<b>Insectívoros de follaje</b>								
<i>Coccyzus cinereus</i>	0.17 $\pm$ 0.17	-	-	-	-	-	-	-
<i>Coccyzus melacoryphus</i>	0.06 $\pm$ 0.06	0.06 $\pm$ 0.06	0.17 $\pm$ 0.13	0.18 $\pm$ 0.10	-	-	-	-
<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	0.51 $\pm$ 0.18	0.35 $\pm$ 0.18	0.51 $\pm$ 0.22	0.41 $\pm$ 0.25	0.76 $\pm$ 0.37	1.23 $\pm$ 0.30	0.85 $\pm$ 0.30	0.53 $\pm$ 0.19
<i>Leptasthenura platensis</i>	0.91 $\pm$ 0.24	0.88 $\pm$ 0.23	1.36 $\pm$ 0.31	1.58 $\pm$ 0.34	0.51 $\pm$ 0.14	1.35 $\pm$ 0.32	1.08 $\pm$ 0.28	1.46 $\pm$ 0.28
<i>Elaenia albiceps</i>	-	-	0.23 $\pm$ 0.14	0.23 $\pm$ 0.18	-	-	-	-
<i>Elaenia parvirostris</i>	-	0.12 $\pm$ 0.08	0.28 $\pm$ 0.21	0.18 $\pm$ 0.18	-	-	-	-
<i>Stigmatura budytoidea</i>	0.51 $\pm$ 0.36	0.41 $\pm$ 0.26	0.57 $\pm$ 0.29	0.53 $\pm$ 0.27	1.13 $\pm$ 0.38	1.41 $\pm$ 0.35	1.30 $\pm$ 0.35	1.23 $\pm$ 0.36
<i>Serpophaga griseiceps</i>	5.15 $\pm$ 0.80	5.80 $\pm$ 0.67	2.72 $\pm$ 0.46	4.33 $\pm$ 0.56	-	-	1.02 $\pm$ 0.28	0.82 $\pm$ 0.19
<i>Anairetes flavirostris</i>	-	-	-	-	0.28 $\pm$ 0.21	0.12 $\pm$ 0.12	0.11 $\pm$ 0.11	-
<i>Troglodytes aedon</i>	5.21 $\pm$ 0.62	6.26 $\pm$ 0.95	4.87 $\pm$ 0.70	5.03 $\pm$ 0.65	3.00 $\pm$ 0.35	2.87 $\pm$ 0.56	2.66 $\pm$ 0.51	3.67 $\pm$ 0.63
<i>Poliophtila dumicola</i>	-	-	-	-	-	0.12 $\pm$ 0.12	-	-
<b>Insectívoros de suelo</b>								
<i>Upucerthia certhioides</i>	-	-	-	-	0.34 $\pm$ 0.21	0.76 $\pm$ 0.34	0.12 $\pm$ 0.11	0.53 $\pm$ 0.23
<i>Furnarius rufus</i>	0.23 $\pm$ 0.13	0.12 $\pm$ 0.12	1.87 $\pm$ 0.45	0.29 $\pm$ 0.19	0.68 $\pm$ 0.37	0.94 $\pm$ 0.47	0.91 $\pm$ 0.40	0.23 $\pm$ 0.14
<i>Asthenes baeri</i>	0.17 $\pm$ 0.10	-	-	-	-	-	-	-
<i>Asthenes pyrrholeuca</i>	-	-	-	-	0.34 $\pm$ 0.24	0.29 $\pm$ 0.21	0.12 $\pm$ 0.12	-
<i>Synallaxis albescens</i>	3.68 $\pm$ 0.59	2.58 $\pm$ 0.67	2.55 $\pm$ 0.45	3.04 $\pm$ 0.71	-	-	0.27 $\pm$ 0.11	-
<i>Pseudoseisura lophotes</i>	0.45 $\pm$ 0.34	0.41 $\pm$ 0.31	1.08 $\pm$ 0.32	1.17 $\pm$ 0.44	0.57 $\pm$ 0.29	0.88 $\pm$ 0.31	0.62 $\pm$ 0.34	0.12 $\pm$ 0.12
<i>Mimus triurus</i>	-	-	0.17 $\pm$ 0.17	-	-	-	0.06 $\pm$ 0.66	-
<i>Mimus saturninus</i>	0.06 $\pm$ 0.06	-	0.28 $\pm$ 0.15	-	-	-	0.17 $\pm$ 0.17	-
<b>Insectívoros de vuelo largo</b>								
<i>Knipolegus aterrimus</i>	-	-	-	-	-	-	0.06 $\pm$ 0.06	-
<i>Myiodynastes maculatus</i>	0.06 $\pm$ 0.06	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tyrannus savana</i>	0.12 $\pm$ 0.12	-	-	-	-	-	-	-
<i>Griseotyrannus aurantioatrocristatus</i>	0.17 $\pm$ 0.10	-	-	-	-	-	-	-
<i>Myiarchus swainsoni</i>	0.06 $\pm$ 0.06	-	-	-	-	-	-	-
<i>Suiriri suiriri</i>	0.17 $\pm$ 0.13	0.06 $\pm$ 0.06	0.11 $\pm$ 0.08	0.34 $\pm$ 0.23	-	-	0.17 $\pm$ 0.13	-
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	4.36 $\pm$ 0.88	0.29 $\pm$ 0.29	1.42 $\pm$ 0.23	1.35 $\pm$ 0.32	-	-	0.17 $\pm$ 0.12	-
<b>Omnívoros</b>								
<i>Guira guira</i>	0.34 $\pm$ 0.18	-	0.06 $\pm$ 0.06	0.12 $\pm$ 0.12	0.11 $\pm$ 0.11	-	0.17 $\pm$ 0.17	-
<i>Pitangus sulphuratus</i>	-	-	0.17 $\pm$ 0.17	0.06 $\pm$ 0.06	0.17 $\pm$ 0.10	-	0.06 $\pm$ 0.06	-
<i>Molothrus bonariensis</i>	0.51 $\pm$ 0.32	0.12 $\pm$ 0.12	0.12 $\pm$ 0.12	0.06 $\pm$ 0.06	-	-	0.06 $\pm$ 0.06	-
<i>Molothrus rufoaxillaris</i>	0.11 $\pm$ 0.11	1.05 $\pm$ 0.52	0.06 $\pm$ 0.06	-	-	-	0.11 $\pm$ 0.11	-

La densidad promedio de aves no difirió significativamente entre hábitats, pero varió estacionalmente de una manera significativa y esa variación estacional difirió entre hábitats (Tabla 5.3). La densidad en el interior de los fragmentos fue significativamente mayor en primavera y verano que en otoño e invierno, mientras que, en el borde, la densidad fue significativamente diferente entre todas las estaciones, siendo máxima en primavera y mínima en otoño (Figura 5.1A).

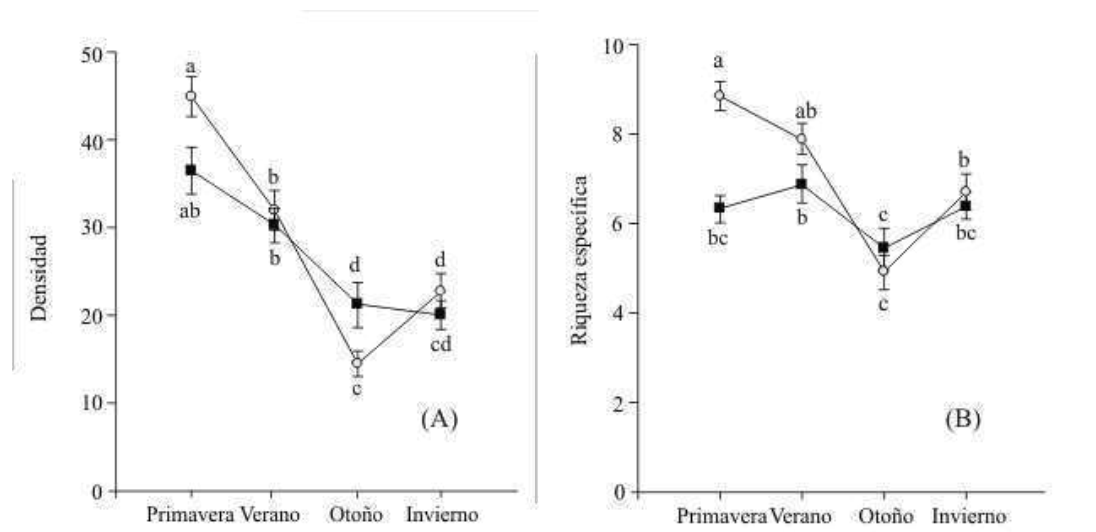
**Tabla 5.3:** Resultado del ANOVA de dos factores (hábitat, estación) para la densidad de aves de los fragmentos de Caldenal estudiados.

Fuente de Variación	gl	CM	F	p
Hábitat	1	0.60	0.55	0.4572
Estación	3	53.24	48.96	0.0001
Hábitat x Estación	3	4.51	4.14	0.0070
Error	228	1.09		

**Tabla 5.4:** Resultado del ANOVA de dos factores (hábitat, estación) para la riqueza específica de aves de los fragmentos de Caldenal estudiados.

Fuente de Variación	gl	CM	F	p
Hábitat	1	44.86	9.81	0.0020
Estación	3	86.32	18.88	0.0001
Hábitat x Estación	3	23.51	5.14	0.0001
Error	228	4.57		

**Figura 5.1:** Variación estacional de la densidad (ind/ha) promedio ( $\pm$  EE) (A) y de la riqueza específica (número de especies/ha) promedio ( $\pm$  EE) (B) en el borde (círculos blancos) y en el interior (cuadrados negros) de los fragmentos de Caldenal estudiados. Letras distintas indican diferencias significativas entre estaciones y/o hábitat ( $p < 0.05$ ; Prueba de Tukey).



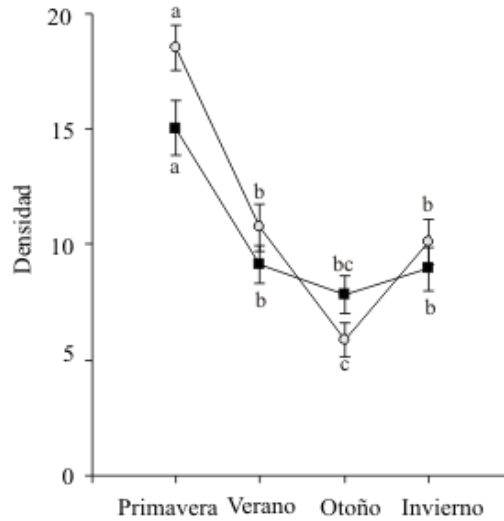
La riqueza específica de aves también mostró una interacción significativa entre hábitat y estación (Tabla 5.4). En el interior de los fragmentos, el verano fue la estación con mayor riqueza de especies y el otoño con la menor (Figura 5.1B). En el borde, la mayor riqueza se observó en primavera y la menor en otoño.

Los granívoros de suelo, los insectívoros de follaje y los insectívoros de suelo tuvieron densidades similares en ambos tipos de hábitat. La abundancia promedio de granívoros de suelo mostró una interacción significativa entre hábitat y estación (Tabla 5.5). En el borde de los fragmentos, la primavera fue la estación con mayor densidad y el otoño con menor densidad, mientras que en el interior se observaron diferencias significativas entre la primavera y el resto de las estaciones, pero no de estas últimas entre sí (Figura 5.2). La densidad de insectívoros de follaje fue similar en ambos hábitats, pero difirió estacionalmente (Tabla 5.6), con densidades mayores en primavera y verano que en invierno y otoño (Figura 5.3). Del mismo modo, los insectívoros de suelo no presentaron diferencias entre hábitats y sí entre estaciones (Tabla 5.7), también con densidades mayores en primavera y verano que en invierno y otoño (Figura 5.4). Los insectívoros de vuelo largo, finalmente, presentaron una interacción significativa entre hábitat y estación (Tabla 5.8); fueron más abundantes en el borde de los fragmentos durante la primavera y no presentaron diferencias entre hábitats en verano (Figura 5.5).

**Tabla 5.5:** Resultado del ANOVA de dos factores (hábitat, estación) para la densidad de aves del gremio de granívoros de suelo de los fragmentos de Caldenal estudiados.

Fuente de Variación	gl	CM	F	p
Hábitat	1	0.85	1.07	0.302
Estación	3	26.28	33.07	0.001
Hábitat x Estación	3	2.32	2.92	0.035
Error	228	0.79		

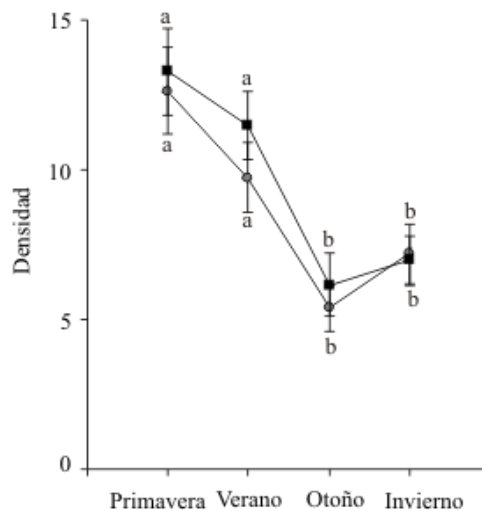
**Figura 5.2:** Variación estacional de la densidad (ind/ha) promedio ( $\pm$  EE) de los granívoros de suelo en el borde (círculos blancos) y en el interior (cuadrados negros) de los fragmentos de Caldenal estudiados. Letras distintas indican diferencias significativas entre estaciones y/o hábitats ( $p < 0.05$ ; Prueba de Tukey).



**Tabla 5.6:** Resultado del ANOVA de dos factores (hábitat, estación) para la densidad de aves del gremio de insectívoros de follaje de los fragmentos de Caldenal estudiados.

Fuente de Variación	gl	CM	F	p
Hábitat	1	0.71	0.62	0.431
Estación	3	19.52	14.01	0.001
Hábitat x Estación	3	0.36	0.31	0.815
Error	228	1.15		

**Figura 5.3:** Variación estacional de la densidad (ind/ha) promedio ( $\pm$  EE) de los insectívoros de follaje en el borde (círculos blancos) y en el interior (cuadrados negros) de los fragmentos de Caldenal estudiados. Letras distintas indican diferencias significativas entre estaciones y/o hábitats ( $p < 0.05$ ; Prueba de Tukey).

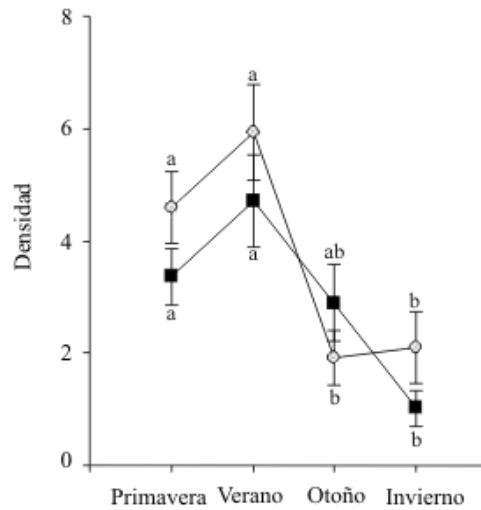




**Tabla 5.7:** Resultado del ANOVA de dos factores (hábitat, estación) para la densidad de aves del gremio de insectívoros de suelo de los fragmentos de Caldenal estudiados.

Fuente de Variación	gl	CM	F	p
Hábitat	1	0.43	0.92	0.338
Estación	3	7.98	17.26	0.001
Hábitat x Estación	3	0.56	1.22	0.304
Error	228	0.46		

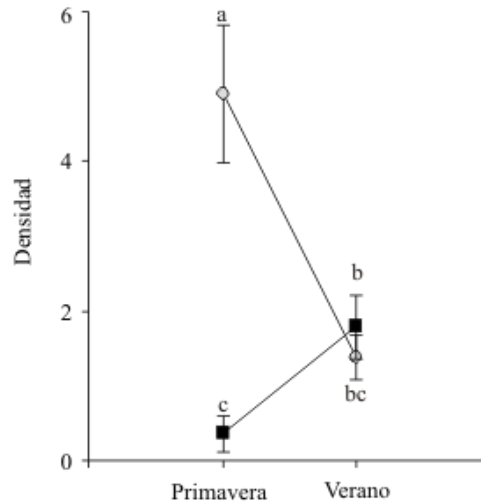
**Figura 5.4:** Variación estacional de la densidad (ind/ha) promedio ( $\pm$  EE) de los insectívoros de suelo en el borde (círculos blancos) y en el interior (cuadrados negros) de los fragmentos de Caldenal estudiados. Letras distintas indican diferencias significativas entre estaciones y/o hábitats ( $p < 0.05$ ; Prueba de Tukey).



**Tabla 5.8:** Resultado del ANOVA de dos factores (hábitat, estación) para la densidad de aves del gremio de insectívoros de vuelo largo de los fragmentos de Caldenal estudiados.

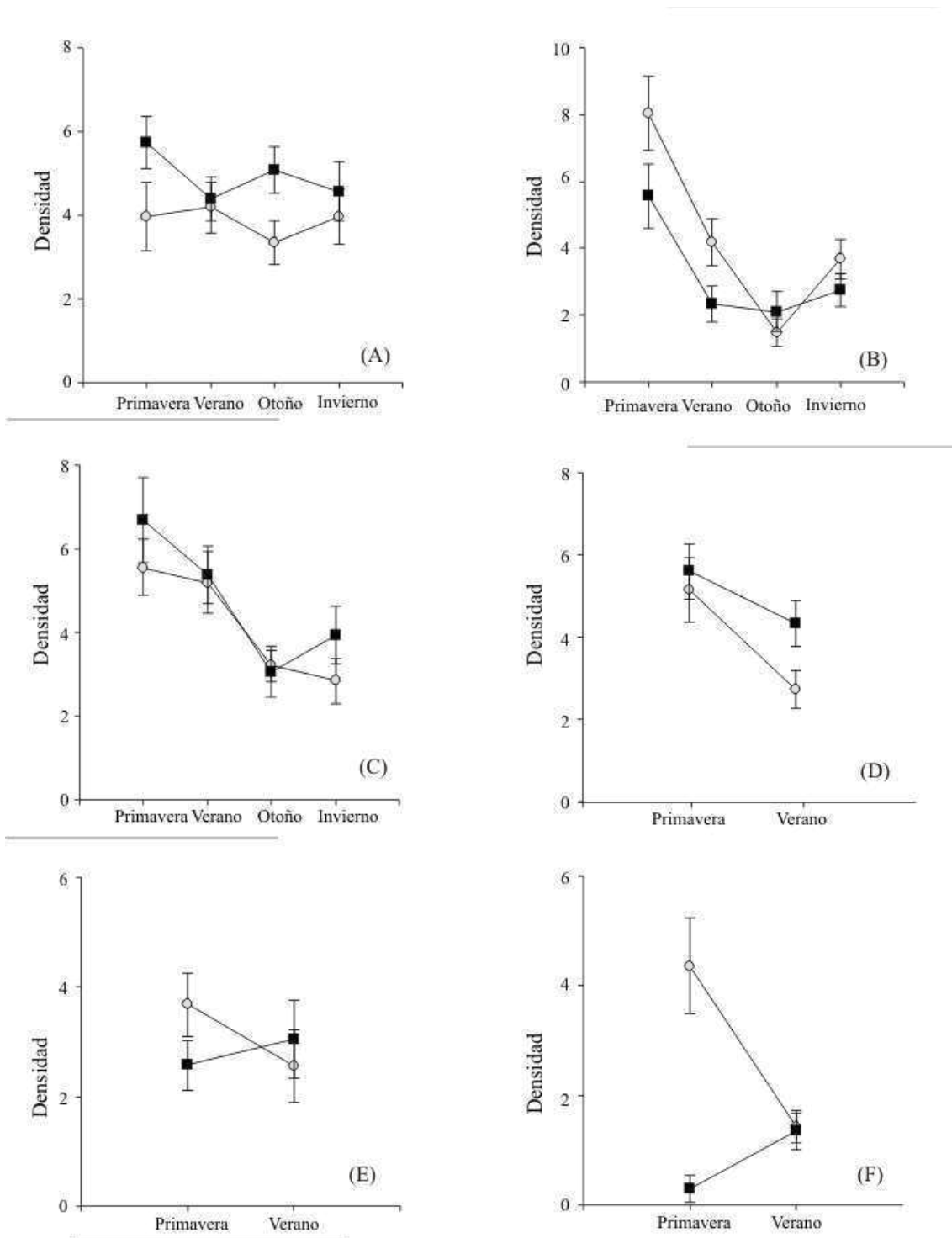
Fuente de Variación	gl	CM	F	p
Hábitat	1	15.27	15.87	0.001
Estación	1	0.12	0.13	0.724
Hábitat x Estación	1	19.55	20.32	0.001
Error	115	0.79		

**Figura 5.5:** Variación estacional de la densidad (ind/ha) promedio ( $\pm$  EE) de los insectívoros de vuelo largo en el borde (círculos blancos) y en el interior (cuadrados negros) de los fragmentos de Caldenal estudiados. Letras distintas indican diferencias significativas entre estaciones y/o hábitats ( $p < 0.05$ ; Prueba de Tukey).



Las dos especies más representativas del gremio de granívoros de suelo, *Columba maculosa* y *Zonotrichia capensis*, mostraron diferentes tendencias. *Columba maculosa* fue más abundante en el interior que en el borde en primavera y otoño, pero tuvo densidades similares entre hábitats en verano e invierno (Figura 5.6A). La densidad de *Zonotrichia capensis* fue mayor en el borde que en el interior en primavera y verano (Figura 5.6B). De las dos especies más representativas del gremio de insectívoros de follaje, *Troglodytes aedon* estuvo igualmente distribuida en ambos hábitats durante las cuatro estaciones, mientras que *Serpophaga griseiceps* ocupó ambos ambientes por igual durante la primavera y en el verano fue más abundante en el interior de los fragmentos (Figura 5.6C y 5.6D). *Synallaxis albescens*, especie insectívora de suelo, tuvo densidades similares en los dos hábitats durante las dos estaciones del año estudiadas (Figura 5.6E) y *Pyrocephalus rubinus*, insectívora de vuelo largo, fue más abundante en el borde en primavera, pero no mostró diferencias entre hábitats en verano (Figura 5.6F).

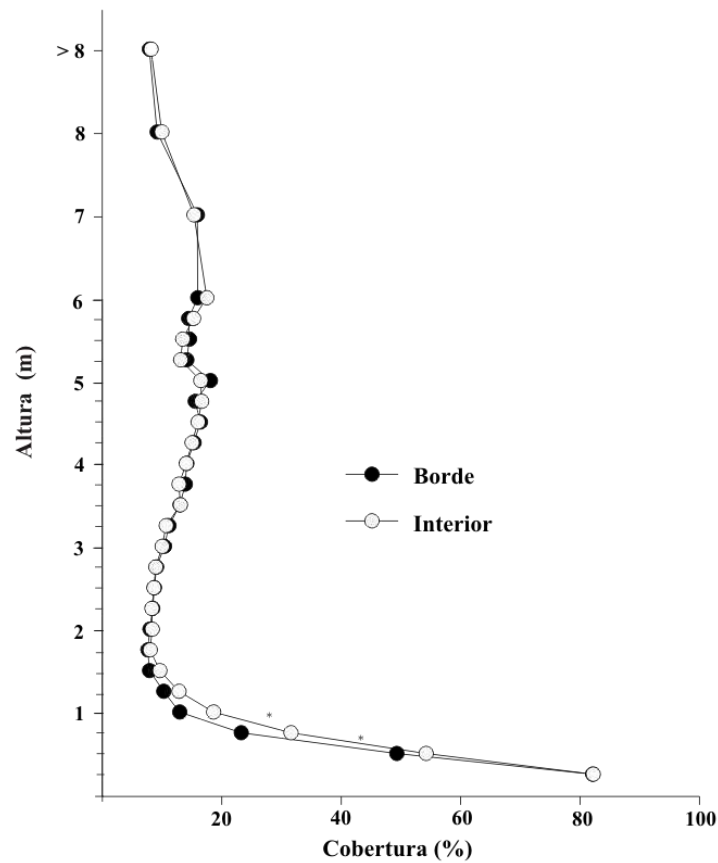
**Figura 5.6:** Variación estacional de la densidad (ind/ha) promedio ( $\pm$  EE) en el borde (círculos blancos) y en el interior (cuadrados negros) de los fragmentos de Caldenal estudiados. A: *Columba maculosa*, B: *Zonotrichia capensis*, C: *Troglodytes aedon*, D: *Serpophaga griseiceps*, E: *Synallaxis albescens*, F: *Pyrocephalus rubinus*.



El análisis de la estructura vertical de la vegetación en el borde y en el interior de los fragmentos solo arrojó diferencias significativas entre los 0.75-1 m de altura, donde el

interior tuvo una mayor cobertura que el borde; el resto del perfil presentó una cobertura similar en ambos hábitats (Figura 5.7). Esta mayor cobertura en el interior se debió a la presencia de *Chenopodium album* y, en menor medida, de *Lycium chilense* y *Ephedra triandra*. La primera de estas especie es una hierba exótica que alcanza hasta 2 m de altura, que germina en primavera y fructifica en otoño. *Lycium chilense* es un arbusto bajo caducifolio y *Ephedra triandra* es un subarbusto apoyante, que muy a menudo está asociada a los troncos de los arbustos o del caldén (Cano 1988).

**Figura 5.7:** Perfil de cobertura vertical de follaje en el borde (círculos negros) y en el interior (círculos blancos) de los fragmentos de Caldenal estudiados. \*:  $p < 0.05$ ; Prueba t de Student.



## DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran que el hábitat de borde es usado por la mayoría de las especies que habitan los fragmentos de caldenal estudiados, pero que su utilización es diferente a lo largo de las estaciones del año. La mayor riqueza de especies en el borde se observó durante primavera, coincidiendo con la estación reproductiva. En el

verano la riqueza específica fue similar a la de invierno; esta similitud se debió principalmente a la llegada temprana de algunas especies migratorias estivales, que ocurrió hacia el final del invierno. La densidad de aves en el borde siguió un patrón mayormente similar al de la riqueza específica, con mayores densidades en primavera y verano y menores en otoño. En el interior de los fragmentos la riqueza específica y la densidad de aves fueron menos variables que en el borde. Esto se debió a que el interior estuvo ocupado a lo largo del año principalmente por las especies residentes.

Los distintos gremios utilizaron de forma diferente ambos hábitats a lo largo del año, pero solo los insectívoros de vuelo largo ocuparon claramente más uno de los dos (el borde). Esto ocurrió en primavera y no en verano, cuando mantuvieron densidades similares en ambos ambientes. Esta utilización de los hábitats de borde e interior por parte de los insectívoros de vuelo largo reflejó principalmente la de *Pyrocephalus rubinus*, la especie más abundante de este gremio. Los granívoros de suelo también difirieron en su utilización de los hábitats a lo largo de las estaciones, utilizando más el borde que el interior durante la primavera, del mismo modo que lo observado para los insectívoros de vuelo largo. Finalmente, los insectívoros de follaje y los insectívoros de suelo no mostraron diferencias en su densidad entre hábitats.

De las dos especies más abundantes del gremio de granívoros de suelo, *Columba maculosa* prefirió el interior de los fragmentos, especialmente durante la primavera y el otoño, en cuya oportunidad fue vista nidificando. Aunque más abundante en el interior, esta especie no puede ser considerada como rechazadora de borde porque también fue avistada en ese hábitat a lo largo de todo el año. Por el contrario, *Zonotrichia capensis* mostró mayor abundancia en el borde, especialmente en primavera y verano; al utilizar ambos hábitats no puede ser considerada como una especie explotadora de borde. *Troglodytes aedon* (residente) y *Synallaxis albescens* (migratoria estival) se comportaron como especies neutras al borde, debido a que tuvieron, durante este estudio, densidades similares en los dos hábitats. *Serpophaga griseiceps*, que tuvo densidades similares en ambos ambientes durante la primavera pero una mayor densidad en el interior de los fragmentos durante el verano, también podría ser considerada como neutra al borde. *Pyrocephalus rubinus* fue mucho más abundante en

el borde que en el interior durante la primavera, pero mostró la misma densidad en ambos hábitats en el verano. En primavera, estas aves nidificaron en los primeros 100 m a partir del borde de los fragmentos (observación personal), lo que se tradujo en las diferencias observadas entre hábitats. En consecuencia, se la consideró como una especie explotadora de borde.

Durante el periodo de estudio no hubo especies rechazadoras de borde en los fragmentos de caldenal. Esto puede ser debido a que la estructura vertical de la vegetación fue muy similar en ambos ambientes y en consecuencia soportarían densidades similares de aves (Beedy 1980, Sallabanks et al. 2006). En efecto, la estructura vertical no mostró efecto de borde y la mayor cobertura a 0.75-1 m de altura ocurrida en el interior se debió principalmente a la presencia de una hierba anual (*Chenopodium album*) y, en menor medida, a otras dos especies arbustivas. Este resultado confirma el patrón observado de similar cobertura horizontal tanto de plantas herbáceas como de leñosas en borde e interior (Capítulo 4). Durante el otoño, *Chenopodium album* aportó una gran cantidad de semillas que fueron utilizadas por *Zonotrichia capensis*, que formaba pequeñas bandadas. Examinando los resultados obtenidos en su totalidad, se observa que en este ensamble son más importantes las variaciones estacionales de la densidad que las diferencias en abundancia entre borde e interior. Cuando existieron estas diferencias, se expresaron solamente en algunas estaciones particulares. Esto, a su vez, podría reflejar un recambio de las especies que ocupan los fragmentos. El interior de los fragmentos se transforma en un hábitat más utilizado durante la época post-reproductiva, coincidiendo con las estaciones de más baja temperatura y la época seca. Esta situación suele favorecer a las especies migrantes invernales y a las residentes (Válcu 2006).

La ausencia de especies rechazadoras de borde sugiere que las aves del Caldenal podrían estar adaptadas a la fragmentación, como sucede en los bosques templados del oeste de África (Manu et al. 2007). La falta de un efecto de borde marcado en estos fragmentos concuerda con la registrada en otros estudios realizados en el Hemisferio Norte y en los bosques maulinos de Chile (Suarez et al. 1997, Ratti y Reese 1998, Saracco y Collazo 1999, Peak et al. 2004, Chapas-Vargas y Robinson 2006, González-

Gómez et al. 2006). De acuerdo a Stieben (1946), el Caldenal en esta área constituye un bosque abierto con pastizales altos (ver Capítulo 2), por lo que las aves presentes en los fragmentos actuales podrían estar adaptadas a este tipo de ambiente heterogéneo y, en consecuencia, no muestran una ocupación diferencial del espacio por un efecto directo del borde.

# CAPÍTULO SEIS

## EFFECTO DE BORDE: UN ANÁLISIS EXPERIMENTAL CON NIDOS ARTIFICIALES

---

### INTRODUCCIÓN

La fragmentación expone a los organismos que habitan en los bosques a las condiciones características de los ambientes adyacentes (Harris 1988, Saunders et al. 1991, Andrén 1994, Keyser 2002). Estas condiciones a menudo son perjudiciales para los organismos que utilizan el borde del bosque y para aquellos que viven en su interior (Saunders et al. 1991, Murcia 1995, Robinson et al. 1995). Por ejemplo, las aves y otros animales que ponen huevos pueden ver disminuidas sus poblaciones por un aumento de la tasa de predación de sus nidadas en ambientes fragmentados (Andrén 1992, Robinson y Wilcove 1994), principalmente porque los bordes brindan hábitats adecuados a predadores de huevos y pichones (Gates y Gysel 1978, Brittingham y Temple 1983, Wilcove 1985, Robinson 1992, Martin 1993, Paton 1994, Robinson y Wilcove 1994, Zquette y Jenkins 2000). Los nidos pueden ser más visibles en los bordes y los predadores utilizan frecuentemente este ambiente como vía de comunicación entre los distintos tipos de hábitats (Andrén 1992, Suarez et al. 1997). No obstante, la existencia de una mayor tasa de predación por efecto de borde ha sido cuestionada, y algunos autores han señalado particularmente la escasez de estudios que involucren aspectos tales como la naturaleza y la estructura de los bordes (Paton 1994, Suarez et al. 1997, Lathi 2001).

Aunque la utilización de nidos artificiales para comparar las tasas de predación de éstos con las de nidos naturales es muy discutida (Martin 1987, Willebrand y Mareström 1988, Zquette 2002, Faaborg 2004, Moore y Robinson 2004, Burke et al. 2004), esta manera de evaluar predación tiene algunas ventajas, como por ejemplo que se pueden ubicar un número grande de nidos a distintas distancias conocidas desde el borde (Estrada et al. 2002). Además, este tipo de experimento permite estimar comparativamente la tasa de predación en diferentes tipos de hábitat, evaluar productividad de predadores y determinar cuáles son los predadores de los nidos



naturales. A pesar de que en estos experimentos no se pueden controlar todas las variables que actúan en un nido natural (e.g., la actividad de la pareja, la defensa del nido, la incubación), esto no invalidaría las conclusiones acerca de los roles que juegan las variables medidas (Reitsma 1992, Tellería y Díaz 1995, King et al. 1999, Estrada et al. 2002, Villard y Pärt 2004).

La fragmentación del Caldenal ha generado un paisaje en el cual aumentó notablemente la proporción del hábitat de borde (ver Capítulo 2), con las consecuentes modificaciones en distintos parámetros abióticos (Capítulo 4) y en algunos aspectos de la estructura de las comunidades de aves que habitan el bosque (Capítulo 5). En este escenario, es esperable que las tasas de predación de nidos en este sistema muestren cambios en relación con la fragmentación del bosque (y el efecto borde asociado), aunque hasta ahora no han sido estudiados. Bajo la hipótesis que la fragmentación y el efecto borde tienen un efecto sobre la tasa de predación de nidadas, el objetivo general de este capítulo es evaluar experimentalmente la predación de nidos en función del tamaño de los fragmentos de bosque, de la distancia al borde y de la altura a la que se encuentran ubicados los nidos.

## **MÉTODOS**

Para evaluar las tasas de predación de nidos se diseñó un experimento utilizando nidos artificiales tipo taza (Söderström 1999, Maina y Jackson 2003). El trabajo se realizó en 2003 y en 2004, durante la estación reproductiva de las aves, en seis fragmentos de entre 2.1 y 117.6 ha (ver Tabla 3.1, Capítulo 3) situados en la estancia La Primavera (36°23'O, 64°20'S), provincia de La Pampa (ver Capítulo 2). Se colocaron un total de 570 nidos artificiales en los seis fragmentos, a distintas distancias del borde. Además, se dispusieron nidos a tres alturas diferentes. En total, se utilizaron entre 6 y 90 nidos por fragmento en 2003 y entre 54 y 108 en 2004 (Tabla 6.1). En 2004 no se colocaron nidos en los fragmentos de 2.1 y 13.6 ha, debido a que ambos tenían una alta carga de ganado vacuno, lo que dificultaba la colocación.

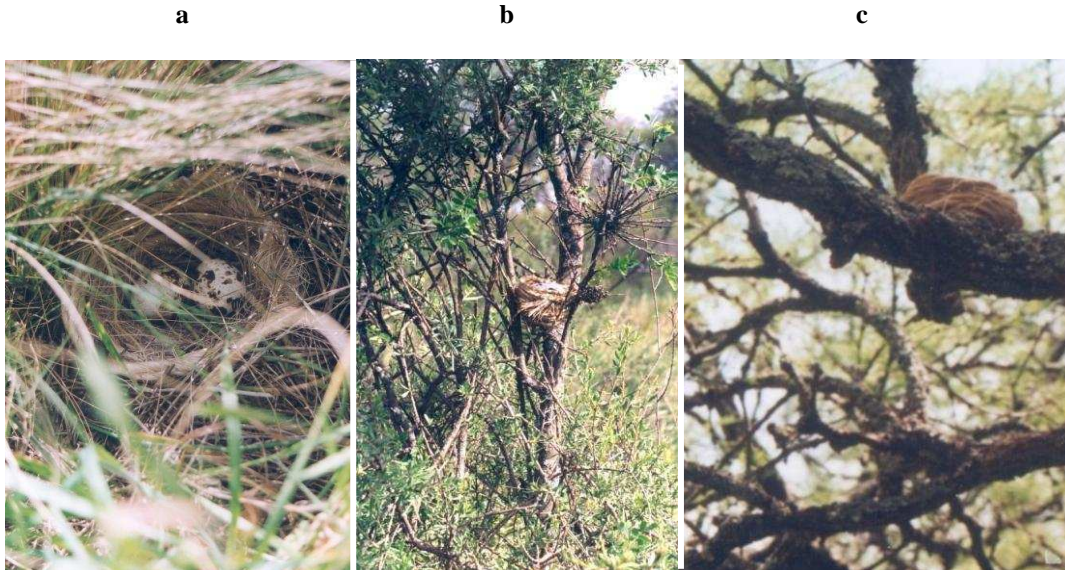
**Tabla 6.1:** Número de nidos artificiales utilizados en 2003 y 2004 y distancias al borde a las que se los dispuso en los seis fragmentos de Caldenal estudiados (ver también Figura 2.1c, Capítulo 2; Tabla 3.1, Capítulo 3).

Fragmentos	Superficie (ha)	Distancias al borde (m)	Nidos en 2003	Nidos en 2004	Total
F1	2.1	0-50	6	0	6
F2	10.4	0-50-100	18	54	72
F3	13.6	0-50-100-150	24	0	24
F4	26.3	0-50-100-150-200	60	75	135
F5	27.9	0-50-100-150-200	60	75	135
F6	117.6	0-50-100-150-200-250	90	108	198

Los nidos fueron confeccionados con hilo sisal, con las dimensiones de los construidos por las especies de aves más comunes del bosque de caldén (diámetro promedio  $\pm$  EE:  $6.93 \pm 0.82$  cm; profundidad:  $3.73 \pm 0.32$  cm). Como el color amarillo pálido del hilo contrasta demasiado con el color de las ramas de caldén, los nidos fueron camuflados coloreándolos con tinturas naturales para evitar una potencial atracción de los predadores (Reitsma 1992). Para eliminar el olor propio del hilo y de la tintura utilizada para el camuflaje, fueron lavados con agua durante tres días y secados a la sombra (para evitar la reducción del tamaño por efecto del sol). Posteriormente se sumergieron en una mezcla húmeda de corteza de troncos, líquenes y hojas de caldén, para disminuir aún más la presencia de cualquier olor ajeno al ambiente. Esta tarea, al igual que la colocación de los nidos en el campo, fue realizada con guantes para evitar la contaminación con olores humanos.

Las alturas seleccionadas para la colocación de los nidos fueron: (1) en el suelo, entre matas de pasto; (2) en arbustos, a una altura promedio ( $\pm$  EE) de  $1.34 \pm 0.26$  m; y (3) en árboles, a una altura de  $2.81 \pm 0.28$  m (Foto 6.1). Los nidos en arbustos y árboles fueron sujetados con alambre fino que se camuflaba perfectamente con las ramas de caldén y de los arbustos (Brand y George 2000; Eriksson et al. 2001, Piper y Catteral 2004).

**Foto 6.1:** Nidos artificiales colocados a diferentes alturas: (a) en el suelo, (b) en arbustos, y (c) en árboles.



Los nidos se colocaron en sitios espaciados cada 50 m desde el borde hacia el interior del fragmento y hasta los 250 m, dependiendo del tamaño de éste (Tabla 6.1), a lo largo de distintas transectas ubicadas al azar en cada uno de los fragmentos, separadas entre sí al menos por 100 m. En cada sitio se colocaron los tres nidos (uno en cada estrato) al azar, separados entre sí a una distancia promedio ( $\pm$  EE) de  $26.9 \pm 1.6$  m. Sobre la transecta se colocaron los nidos en el suelo y a cada lado, en forma alternada en las diferentes distancias al borde, los nidos en arbustos y árboles; de esta manera, los colocados en las plantas estuvieron siempre separados por al menos 50 m. Los sitios fueron marcados con cintas de colores instaladas a aproximadamente unos 10 m de distancia, para evitar la atracción de predadores (Major y Kendall 1996, Eriksson et al. 2001). Para facilitar la ubicación exacta del nido se colocó una marca realizada con pastos, a escasos centímetros. Como fue imposible colocar todos los nidos al mismo tiempo, el orden en que se fueron disponiendo las transectas fue al azar.

En todos los casos, y siguiendo el protocolo de Marini et al. (1995), los nidos quedaron vacíos durante tres días después de su instalación, luego se colocaron dos huevos de codorniz (*Coturnix* sp.) utilizando guantes, y fueron revisados a los 5, 10 y 15 días desde la colocación de los huevos (Martin 1987, Saracco y Collazo 1999, Githiru et al. 2005, Zuria et al. 2007). Se tomó este tiempo final por ser similar a la duración del periodo de incubación de los passeriformes que habitan el área de estudio.

Se consideró que un nido había sido predado cuando al menos uno de los huevos estaba picado, roto o había desaparecido; o bien cuando el nido presentaba signos de haber sido masticado o había desaparecido. Si bien la identificación de los predadores no fue la finalidad primaria de este estudio, se estableció que los huevos picados habían sido predados por aves y que los rotos que no podían ser asignados a aves habían sido predados por mamíferos; los desaparecidos fueron asignados a predadores no identificados (Södesrström et al. 1998). Para determinar la identidad de los predadores se colocó una trampa-cámara, la cual estuvo ubicada en un sitio en donde nunca se colocaron los nidos del experimento. También se analizaron las huellas dejadas en los lugares en donde los nidos del suelo habían sido predados, y en ocasiones logró identificarse al predador por el olor que quedaba en los nidos. Cuando éste había sido un zorrino (*Conepatus* sp.), el nido era excluido para una próxima prueba, debido a que su olor es prácticamente imposible de eliminar.

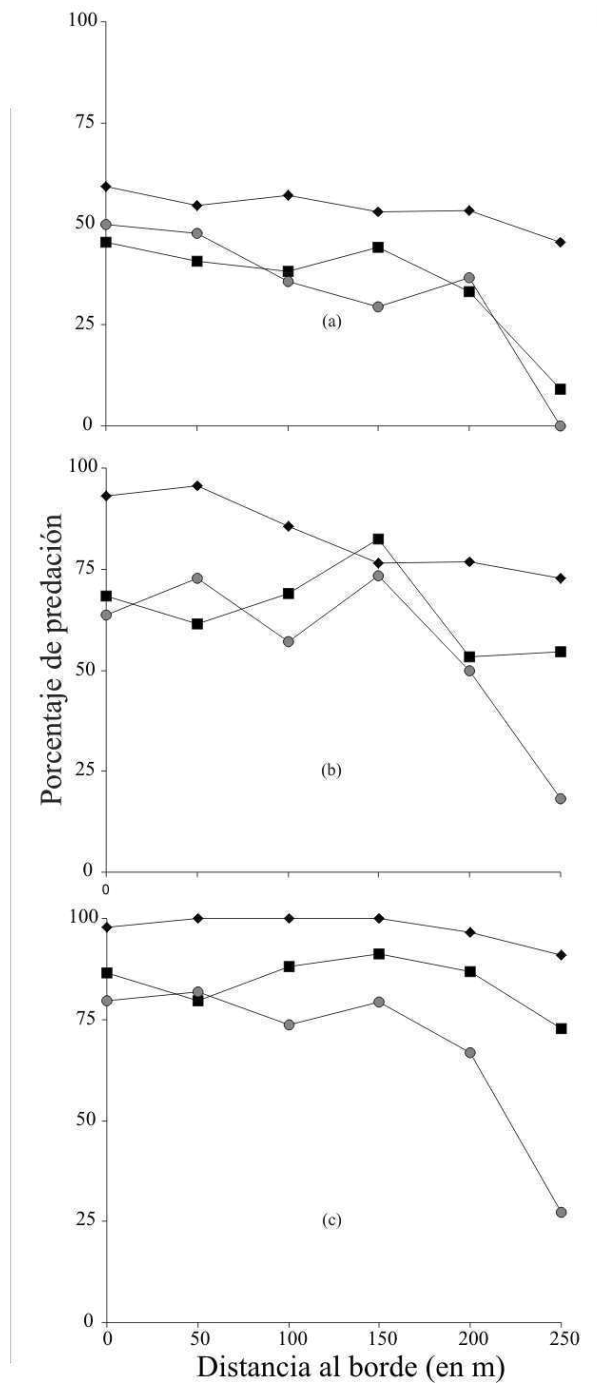
Se evaluó la relación entre la tasa de predación de los nidos y las variables independientes distancia al borde, tamaño del fragmento, altura del nido, días de exposición del nido y año del experimento mediante un Análisis de Regresión Logística Múltiple (Quinn y Keough 2002, Lewis 2004).

## **RESULTADOS**

La tasa de predación de nidos estuvo significativamente relacionada con los días de exposición del nido, la altura a la que estaba ubicado el nido y la distancia al borde, mientras que el tamaño del fragmento y el año en que se realizó el experimento no estuvieron asociados con la predación (Tabla 6.2). De los 258 nidos colocados durante 2003 el 41.5% fue predado a los 5 días, el 71.7% a los 10 días y el 86.8% a los 15 días de colocados. Los nidos ubicados en el suelo fueron menos predados (76.7%) en comparación con los ubicados en arbustos (82.6%) y árboles (100%). Durante 2004, el 44.5% de los 312 nidos colocados fue predado a los 5 días, el 68.6% a los 10 días y el 83.1% a los 15 días. Al igual que el año anterior, los nidos del suelo fueron menos predados (62.8%) con respecto a los de arbustos (79.1%) y árboles (97.7%). Durante los dos años (considerados juntos), la tasa de predación disminuyó con la distancia al borde, mostrando un patrón consistente con la existencia de un efecto de borde sobre la tasa de

predación; esta tendencia fue más marcada para los nidos ubicados en el suelo y en árboles (Figura 6.1).

**Figura 6.1:** Tasa de predación de nidos artificiales colocados en árboles (rombos), arbustos (cuadrados) y en el suelo (círculos) a los 5 días (a), 10 días (b) y 15 días de exposición (c) en función de la distancia al borde en los fragmentos de Caldenal estudiados.



**Tabla 6.2:** Resultados de los Análisis de Regresión Logística entre la tasa de predación de nidos y los días de exposición del nido, la altura del nido, la distancia al borde, el tamaño del fragmento y el año del

experimento. Se muestran el error estándar (EE), los productos cruzados (Odd), la diferencia de los logaritmos de la verosimilitud entre el modelo reducido (L0) y el modelo completo (L1) y el nivel de significancia.

<b>Variables</b>	<b>Coficiente</b>	<b>EE</b>	<b>Odd</b>	<b>-2(L0-L1)</b>	<b>p</b>
<b>Días de exposición</b>	-1.03	0.08	0.36	212.96	<0.0001
<b>Altura del nido</b>	-0.63	0.07	0.53	78.23	<0.0001
<b>Distancia al borde</b>	0.0046	0.0007	1.00	34.36	<0.0001
<b>Tamaño del fragmento</b>	-0.08	0.06	0.92	2.15	0.1428
<b>Año</b>	0.11	0.12	1.11	0.51	0.3673
<b>Log. verosimilitud</b>				-887.26	

En el 88.9% de los casos de predación ocurrida en los árboles, los huevos desaparecieron de los nidos y no se encontró ningún tipo de rastro. Un 10.6% de estos nidos aparecieron volcados (Foto 6.2), de manera similar a la que se observa en nidos naturales predados de Churrinche (*Pyrocephalus rubinus*) (observación personal). Este rastro no pudo ser adjudicado a ninguno de los tipos de predadores registrados. El 8.9% de la predación en los árboles fue provocada por aves y el 2.2% por mamíferos. Al igual que lo observado en los árboles, el 91.1% de los eventos de predación en arbustos no pudieron ser asignados a ningún tipo de predador (el 7.9% de esos nidos aparecieron volcados), mientras que a los mamíferos se les atribuyó el 3.3% de la predación y a las aves el 5.6%. En los nidos ubicados en el suelo, el 15.4% de la predación fue asignada a mamíferos (el 76.1% correspondió a *Chaetophractus villosus*) y el 1.7% a aves. Del 85.6% de los nidos predados cuyos predadores no pudieron identificarse, el 3.9% había desaparecido del lugar donde se había colocado.

Los predadores registrados u observados a lo largo del estudio fueron *Furnarius rufus*, *Troglodytes aedon* (Foto 6.3) y *Pseudoseisura lophotes*, entre las aves, y *Chaetophractus villosus*, *Galictis cuja*, *Conepatus* sp. y *Felis catus* entre los mamíferos. Además de éstos, se observaron en el área de estudio una serie de especies que han sido registradas predando huevos y pichones en otros áreas, que se consideran, en consecuencia, predadores potenciales de nidadas en los fragmentos de bosque estudiados (Tabla 6.3).

**Foto 6.2:** Nidos artificiales volcados en caldén (a) y en molle (b).



**Foto 6.3:** Nido artificial predado por *Troglodytes aedon*.



**Tabla 6.3:** Especies de aves, mamíferos y reptiles presentes en los fragmentos de bosque que pueden preñar sobre huevos y pichones. Con un asterisco se indican las especies que fueron registradas efectivamente preñando durante este estudio. 1: reportados en Mezquida y Marone (2002), 2: observado por L. Bragagnolo (observación personal).

<b>Aves</b>	<b>Mamíferos</b>	<b>Reptiles</b>
<i>Polyborus plancus</i>	<i>Thylamys pusila</i> <sup>2</sup>	<i>Bothrops ammodytoides</i>
<i>Milvago chimango</i>	<i>Didelphis albiventris</i>	<i>Bothrops alternatus</i>
<i>Athene cunicularia</i> <sup>1</sup>	<i>Chaetophractus villosus</i> *	<i>Philodryas</i> sp.
<i>Upucerthia certhioides</i> <sup>1</sup>	<i>Pseudalopex</i> sp.	<i>Lystrophis dorbignyi</i>
<i>Furnarius rufus</i> *	<i>Oncifelis geoffroyi</i>	<i>Lystrophis semicinctus</i>
<i>Pseudoseisura lophotes</i> *	<i>Galictis cuja</i> *	
<i>Troglodytes aedon</i> *	<i>Conepatus</i> sp. *	
	<i>Felis catus</i> *	

## DISCUSIÓN

Los altos porcentajes de predación registrados a los 15 días de la colocación de los nidos evidencian una gran actividad de predadores de nidadas en los fragmentos estudiados de bosque de caldén en la estancia La Primavera. La tasa de predación fue, sin embargo, independiente del tamaño de los fragmentos y del año en el cual se desarrolló el experimento. Esto concuerda con los resultados de otros estudios en los cuales la superficie de los fragmentos de bosque no tuvo influencia sobre las tasas de predación (e.g., Wilcove 1985, Yahner y Scott 1988, Nour et al. 1993, Hannon y Cotterill 1998, Zquette y Jenkins 2000).

Si bien no existió una relación entre el tamaño de los fragmentos y la predación, algo que no se esperaba en este paisaje fragmentado, sí se halló un efecto de borde significativo. Este fenómeno es relativamente común en bosques tropicales y templados (Andrén y Angelstam 1988, Linder y Bolinder 1995, Fenske-Crawford y Niemi 1997, Keyser et al. 1998, Sörderstöm et al. 1998, Brand y George 2000, Piper y Catteral 2004). La disminución en la tasa de predación en los nidos colocados en el suelo a 250 m del borde en este estudio, por ejemplo, fue similar a la registrada por Wilcove et al. (1986) y Andrén y Angelstam (1988) en el interior de bosques templados de América del Norte y Europa, respectivamente, y la menor tasa de predación de los nidos ubicados en arbustos reflejó la tendencia observada en bosques de Australia, Estados Unidos y Europa (Danielson et al. 1997, Sörderstöm et al. 1998, Piper y Catteral 2000, Brand y George 2000).

El incremento de la tasa de predación en los bordes de los fragmentos puede ser debido a la existencia de una mayor cantidad de predadores en este hábitat, como consecuencia de la presencia de una matriz no boscosa (Wilcove et al. 1986, Andrén y Angelstam 1988, Linder y Bolinder 1995, Fenske-Crawford y Niemi 1997, Keyser et al. 1998, Sörderstöm et al. 1998, Brand y George 2000, Piper y Catteral 2004). Los ambientes agrícolas que rodean a los fragmentos de bosque constituyen un hábitat adecuado para especies que predan sobre nidos como *Chaetophractus villosus*, un mamífero de escasa presencia en áreas forestales (Wetzel 1985). Otros predadores generalistas, como los gatos domésticos, incrementan su abundancia como consecuencia



de la fragmentación (Santos y Tellería 1992, Crooks y Soulé 1999, Lepczyk et al. 2003, Schmidt 2003, Pangau-Adam et al. 2006).

Si bien en la mayoría de los casos no pudo identificarse a los predadores, se observó una tendencia de los mamíferos a ser los que más predaron los nidos del suelo, mientras que las aves lo fueron para los nidos colocados en árboles y arbustos. Los nidos en árboles y, en menor medida, en arbustos, son más visibles para los predadores aéreos como las aves (Pipper y Catterall 2004), y las aves son más eficientes para encontrarlos en esos microhábitats que en el suelo (Martin 1987, 1993, Yahner y Cypher 1987). La menor predación de los nidos ubicados en el suelo por parte de las aves puede ser también atribuida al alto porcentaje de cobertura del estrato herbáceo que caracteriza a estos fragmentos (ver Figura 3.5, Capítulo 3), que puede disminuir la visibilidad de los nidos, como ha sido previamente observado en otros ambientes (Andrén et al. 1985, Leimgruber et al. 1994, DeLong et al. 1995, Fleming y Giuliano 2001). El marcado efecto de borde que mostró la tasa de predación de nidos ubicados en el suelo puede ser un reflejo de la actividad del predador mamífero más importante entre los que se pudieron identificar, *Chaetophractus villosus*, que como se mencionó más arriba está asociado a la matriz agrícola y no al hábitat de interior de bosque.

La utilización de nidos artificiales en este estudio resultó muy útil para determinar las tasas relativas de predación y el papel potencial de algunos factores asociados a la fragmentación, como el efecto de borde o el tamaño de los remanentes de bosque. Sin embargo, es necesario profundizar estos estudios y, particularmente, compararlos con las tasas de predación y el éxito de los nidos naturales de las especies de aves que habitan estos fragmentos en el Caldenal. Finalmente, es preciso evaluar si dichos efectos tienen, en definitiva, un impacto sobre el éxito reproductivo de estas aves.

# CAPÍTULO SIETE

## CONCLUSIONES GENERALES

---

En general, las aves de bosque responden a la fragmentación de distintas maneras: algunas especies son sensibles al área, evitando los fragmentos pequeños o extinguiéndose localmente en ellos, mientras que otras son sensibles al efecto de borde (Manke y Gavin 2000, Villard 1998). Los procesos asociados a estas respuestas son también variados, incluyendo, entre otros, la predación diferencial de nidos, el aumento del parasitismo de cría, la ausencia de hábitats adecuados para nidificar o alimentarse, la escasez de recursos o la incapacidad para enfrentar condiciones ambientales adversas (Robbins et al. 1989, Robinson et al. 1995, Villard 1998). Además, el tamaño del fragmento y el efecto de borde no son independientes: fragmentos pequeños pueden estar constituidos por hábitat de borde en su totalidad. ¿Responden las comunidades de aves del Caldenal a la fragmentación de su hábitat? ¿Es el efecto de borde un fenómeno común en estos bosques fragmentados? ¿Actúan algunos de los procesos arriba mencionados en este ecosistema? Este tipo de preguntas son las que dieron origen a este trabajo de tesis.

El objetivo general de este estudio fue evaluar si la fragmentación del bosque de caldén ha afectado a las comunidades de aves que habitan en él. En particular, interesaba identificar cuáles especies de aves estaban utilizando los fragmentos, estudiar su estructura comunitaria y evaluar los efectos de borde (tanto abióticos como bióticos) asociados a la fragmentación.

La ausencia de información de base sobre la avifauna de este ecosistema (más allá de conocerse relativamente bien la distribución geográfica de las especies y de contar con algunos relevamientos previos para localidades cercanas con ambientes similares) y sobre los aspectos básicos de la ecología de estos ensamblajes condicionó el tipo de preguntas posibles de ser formuladas y la posibilidad de indagar más en profundidad

acerca de los procesos y los mecanismos involucrados. Basta mencionar, como ejemplo, que se desconoce en gran medida cuáles especies habitaban estos bosques antes del proceso de fragmentación (e.g., es posible que *Gubernatrix cristata*, una especie de interés por su estatus de conservación, haya sido una especie característica del área de estudio y que se haya extinguido localmente). Sin embargo, la evaluación de los patrones asociados al proceso de fragmentación y, en especial, al efecto borde, son un paso esencial para la posterior formulación de hipótesis acerca de la importancia y efecto de aquellos procesos y mecanismos. En este sentido, éste es el principal aporte de este trabajo de tesis.

Las comunidades de aves de los fragmentos de bosque de caldén del centro-este de La Pampa mostraron una relación significativa con el área, tanto en su abundancia como en la riqueza de especies. Pero la estructura de la vegetación también ayudó a explicar los cambios en riqueza de especies, por lo que se concluye que no solo la superficie de los fragmentos actúa en la determinación de la riqueza y la composición de especies de aves, sino que otros factores pueden ser también relevantes. La respuesta de las aves que ocuparon los fragmentos estudiados también dependió del gremio y del grupo migratorio al que pertenecen las especies, evidenciando que estas respuestas son complejas y evidentemente multicausales.

Cuando se analizó el efecto de borde nuevamente se observaron distintas respuestas dependiendo del gremio y del grupo migratorio de las especies. Sin embargo, en general, puede decirse que el hábitat de borde fue usado por la mayoría de las especies que habitan estos fragmentos de Caldenal (aunque su utilización fue diferente a lo largo de las estaciones del año) y que las variaciones temporales fueron más importantes que las observadas entre los hábitats de borde e interior. Aunque ambos tipos de ambiente difieren marcadamente en una serie de variables microambientales, la estructura de la vegetación (i.e., la cobertura de plantas herbáceas y leñosas, el perfil de cobertura en altura) es muy similar. La escasa respuesta observada en la distribución de estas aves entre borde e interior, que acompaña a dicha similitud estructural, sugiere una vez más que la vegetación es un factor de importancia en la organización de estos ensambles.

Finalmente, las tasas de predación de nidos, a diferencia de la abundancia de las aves, sí mostraron un efecto de borde marcado, aunque su impacto fue parcialmente dependiente de la ubicación del nido. Esto último está seguramente asociado a diferencias en la actividad de distinto tipo de predadores (mamíferos, aves), lo que pone en evidencia una vez más que las respuestas de las aves a la fragmentación y a los bordes no son simples.

El presente estudio es el primero que se realiza sobre los efectos de la fragmentación en el Caldenal. Sobre la base de los patrones aquí descritos se deberían formular nuevas preguntas y adoptar nuevas aproximaciones para poder entender en más detalle y profundidad las consecuencias de este proceso, la generalidad de los fenómenos aquí descritos y la importancia relativa de los factores involucrados. Más aún, como el proceso de fragmentación ocurre en una superficie mucho mayor a la analizada en este trabajo, con efectos a diferentes escalas espaciales y temporales, parece indispensable la ampliación del mismo a áreas más extensas (idealmente a todo lo que queda de Caldenal), teniendo en cuenta los diferentes tipos fisonómicos presentes en este ecosistema y otras causas potenciales de fragmentación como, por ejemplo, los incendios.

## BIBLIOGRAFÍA

---

- Ambuel B y Temple SA. 1983.** Area - dependent changes in the bird communities and vegetation of southern Wisconsin forest. *Ecology*, **64**: 1057 - 1068
- Amieba EO. 1992.** El Parque Luro: su origen, su historia, su presente. Ediciones del Autor.
- Andrén H y Angelstam P. 1988.** Elevated predation rate as an edge effects in habitat islands: experimental evidence. *Ecology*, **69**: 544 - 547.
- Andrén H, Angelstam P, Lindström E y Widén P. 1985.** Differences in predation pressure in relation to habitat fragmentation: an experiment. *Oikos*, **45**: 273 - 277
- Andrén H. 1992.** Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. *Ecology*, **73**: 794 - 804.
- Andrén H. 1994.** Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscape with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, **71**: 355 - 366.
- Antongiovanni M y Metzger JP. 2005.** Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* **122**: 441 - 451.
- Beedy E. 1981.** Bird communities and forest structure in the Sierra Nevada of California. *The Condor*, **83**: 97 - 105
- Bélisle M, Desrochers A y Fortin MJ. 2001.** Influence of forest cover on the movements of forest birds: a homing experiment. *Ecology*, **82**: 1893 - 1904
- Bender DJ, Contreras TA y Fahrig L. 1998.** Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology*, **79**: 517 - 533
- Blake JG y Karr JR. 1987.** Breeding birds of isolated woodlots: area and habitat relationships. *Ecology*, **68**: 1724 - 1734
- Blake JG, Niemi GJ, Hanowski JM, Hagan JM y Johnston DW. 1992.** Drought and annual variation in bird populations. En: *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds* (Ed. Hagan y Johnston). Pp. 419 – 430
- Brand LA y George TL. 2000.** Predation risks for nesting birds in fragmented coast redwood forest. *Journal of Wildlife Management*, **64**: 42 - 51.

- Brittingham MC y Temple SA. 1983.** Have cowbirds cause forest songbirds to decline. *BioScience*, **33**: 31 -35.
- Brosfke KD, Chen J y Crow TR. 2001.** Understory vegetation and site factors: implications for a managed Wisconsin landscape. *Forest Ecology and Management*, **146**: 75 - 87
- Bruun M y Smith HG. 2003.** Landscape composition affects habitat use and foraging flight distance in breeding European starling. *Biological Conservation* **114**: 179 - 187.
- Bucher EH, Costa Gorriz B y Leynaud GC. 2001.** Bird diversity and forest fragmentation in the semiarid espinal woodland of Córdoba, Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, **66**: 117 - 124
- Burke DM, Elliott K, Moore L, Dunford W, Nol E, Phillips J, Holmes S y Freemark KE. 2004.** Patterns of nest predation on artificial and natural nest in forests. *Conservation Biology*, **18**: 381 - 388.
- Bybby CJ, Jones M y Marsden S. 1998.** Expedition Field Techniques: bird surveys. Ed. Royal Geographical Society - Birds Life International.
- Bybby CJ, Burgess ND y Hill DA. 1992.** Bird Census Techniques. Ed. British Trust Ornithology - Royal Society for the Protection of Birds. Academic Press.
- Cabrera AL. 1976.** Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Editorial ACME.
- Cadenasso ML Traynor M and Pickett TA. 1997.** Functional location of forest edges: gradients of multiple physical factors. *Can. J. For. Res.* **24**: 774 - 782.
- Cadenasso ML y Pickett TA. 2000.** Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology*, **88**: 31 - 44
- Canevari M, Canevari P, Carrizo GR, Harris G, Rodriguez Mata J y Srtaneck RJ. 1991.** Nueva guía de las Aves Argentinas. Tomo II. Fundación ACINDAR. Buenos Aires. Argentina.
- Cano E. 1980.** Inventario integrado de los recursos naturales de la provincia de La Pampa. INTA - U.N.L.Pam - Gobierno de La Pampa.
- Cano E. 1988.** Pastizales naturales de La Pampa. Tomo I. Descripción de las especies más importantes. CREA.

- Casagrande G y Conti HA. 1980.** Subregión Central. Clima. En Inventario integrado de los recursos naturales de la provincia de La Pampa. INTA - U.N.L.Pam - Gobierno de La Pampa. Pp 493.
- Chapa-Vargas L y Robinson SK. 2006.** Nesting success of a songbird in a complex floodplain forest landscape in Illinois, USA: local fragmentation vs. vegetation structure. *Landscape Ecology*, **21**: 525 - 537
- Chen J, Franklin JF y Lowe JS. 1996.** Comparison of abiotic and structurally defined patch patterns in a hypothetical forest landscape. *Conservation Biology*, **10**: 854 - 862
- Chen J, Franklin JF y Spies TA. 1992.** Vegetation responses to edge environments in old-growth douglas-fir forests. *Ecological Applications* **2**: 387 - 396.
- Chen J, Franklin JF y Spies TA. 1993.** Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest. *Agriculture and Forest Meteorology*, **63**: 219 - 237
- Chen J, Franklin JF y Spies TA. 1995.** Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas forest. *Ecological Applications*, **5**: 74 - 86
- Chen J, Saunders SC, Crow TR, Naiman RJ, Brosfke KD, Mroz GD, Brookshire BL y Franklin JF. 1999.** Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology. *BioScience*, **49**: 288 - 297
- Connor EF, Courtney AC y Yoder JM. 2000.** Individuals-area relationships: the relationship between animal population density and area. *Ecology*, **81**: 734 - 748
- Crooks KR y Soulé ME. 1999.** Mesopredator release and avifauna extinctions in a fragmented system. *Nature* **400**: 563 - 566.
- Crozier GE y Niemi GJ. 2003.** Using patch and landscape variables to model bird abundance in a naturally heterogeneous landscape. *Canadian Journal of Zoology*, **81**: 441 - 452
- Cueto VR y Lopez de Casenave J. 2000.** Bird assemblages of protected and exploited coastal woodlands in east-central Argentina. *The Wilson Bulletin*, **112**: 395 - 402
- Cueto VR y Lopez de Casenave J. 2002.** Foraging behavior and microhabitat use of birds inhabiting coastal woodlands in eastcentral Argentina. *The Wilson Bulletin*, **114**: 342 - 348

- Cueto VR. 1996.** Relación entre los ensambles de aves y la estructura de la vegetación. Un análisis a tres escalas espaciales. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- Danielson WR, DeGraaf RM y Fuller TK. 1997.** Rural and suburban forest edges: effect on predators and nest predation rates. *Landscape and Urban Planning*, **38**: 25 - 36.
- Dardanelli S, Nores ML y Nores M. 2006.** Minimum area requirements of breeding birds in fragmented woodland of Central Argentina. *Diversity and Distribution*, **12**: 687 - 693
- Dardanelli S. 2006.** Dinámica de comunidades de aves en fragmentos de bosque de la Provincia de Córdoba. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba.
- David JF, Ponge JF, Arpin P y Vannier G. 1991.** Reactions of the macrofauna of a forest mull to experimental perturbations of litter supply. *Oikos*, **61**: 316-326.
- Dawson DG. 1981.** Counting birds for a relative measure (index) of density. *Studies in Avian Biology*, **6**:12 – 16.
- de la Peña MR. 1987.** Nidos y huevos de aves argentinas. Ediciones del autor.
- DeLong AK, Crawford JA y DeLong DC. 1995.** Relationships between vegetational structure and predation of artificial sage grouse nest. *Journal of Wildlife Management*, **59**: 88 - 92.
- Didham RK y Lawton JH. 1999.** Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica*, **31**: 17 - 30
- Didham RK. 1998.** Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia*, **116**: 397 - 406
- Donoso DS, Grez AA y Simonetti JA. 2003.** Effects of forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds. *Biological Conservation* **115**: 63 - 70.
- Edenius L y Sjöberg K. 1997.** Distribution of birds in natural landscape mosaics of old-growth forest in northern Sweden: relations to habitat area and landscape context. *Ecography*, **24**: 425 - 431
- Eriksson LM, Edenius L, Areskoug V y Meritt Jr. DA. 2001.** Nest - predation at the edge: an experimental study contrasting two types of edge in the dry Chaco, Paraguay. *Ecography*, **24**: 742 - 750.



- Esler D. 2000.** Applying metapopulation theory to conservation of migratory birds. *Conservation Biology* **14**: 366 - 372.
- Esterlich HD, Chirino CC, Moricci EF y Fernández B. 2004.** Dinámica de áreas naturales cubiertas por bosque y pastizal en la Región semiárida central de la Argentina. Modelo conceptual. En *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas* (Ed. Oestereicheld, Aguiar, Ghersa y Paruelo). Pp. 351 -364
- Estrada A, Rivera A y Coates-Estrada R. 2002.** Predation of artificial nest in a fragmented landscape in the tropical region of Los Tuxtlas, México. *Biological Conservation*, **106**: 199 - 209.
- Euskirchen ES, Chen J y Bi R. 2001.** Effects of edge on plant communities in a managed landscape in northern Wisconsin. *Forest Ecology and Management*, **148**: 93 - 108
- Ewers RM y Didham RK. 2006.** Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. *Journal of Applied Ecology*, **43**: 527 - 536.
- Ewers RM y Didham RK. 2007.** The effects of fragment shape and species' sensitivity to habitat edges on animal population size. *Conservation Biology*, **21**: 926 - 936.
- Faaborg J. 2004.** Truly artificial nest studies. *Conservation Biology*, **18**: 369 - 370
- Fahrig L y Merriam G. 1994.** Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* **8**: 50-59.
- Fahrig L. 2003.** Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review Ecology and Evolution System* **34**: 487 - 515
- Fenske-Crawford TJ y Niemi GJ. 1997.** Predation of artificial ground nests at two types of edges in a forest-dominated landscape. *The Condor*, **99**: 14 - 24.
- Fleming KK y Giuliano WM. 2001.** Reduce predation of artificial nest in border-edge cuts on woodlots. *Journal of Wildlife Management*, **65**: 351 - 355.
- Fletcher RJ, Ries L, Battin J y Chalfoun AD. 2007.** The role of habitat area and edge in fragmented landscapes: definitively distinct or inevitably intertwined? *Canadian Journal of Zoology*, **85**: 1017 - 1030.
- Forman R y Gordon M. 1986.** *Landscape Ecology*. Wiley. New York.
- Foufopoulos J y Ives AR. 1999** Reptile extinctions on landbridge islands: life-history attributes and vulnerability to extinction. *Am. Nat.* **153**, 1 - 25.
- Fraser GS y Stutchbury BJM. 2004.** Area-sensitive forest birds move extensively

among forest patches. *Biological Conservation*, **118**: 377 - 387

**Freemark KE y Collins B. 1992.** Landscape ecology of birds breeding in temperate forest fragments. En: *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds* (Ed. Hagan y Jhonston). Pp. 443 - 454,

**Freemark KE y Merriam HG. 1986.** Importance of area habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forest fragments. *Biological Conservation*, **36**: 115 - 141

**Galli AE, Leck ChF y Forman RTT. 1976.** Avian Distribution Patterns In Forest Islands Of Different Sizes In Central New Jersey. *The Auk* **93**: 356-364.

**Gascon C, Lovejoy TE, Bierregaard RO, Malcom JR, Stouffer PC, Vasconcelos L, Laurance WF, Zimmerman B, Tocher M y Borges S. 1999.** Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* **91**: 223 - 229.

**Gates JE y Gysel LW. 1978.** Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology*, **59**: 871 - 883

**Gehlhausen SM, Schwartz MW y Augspurger CK. 2000.** Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology*, **147**: 21 - 35

**Githiru M, Lens L y Cresswell W. 2005.** Nest predation in a fragmented Afrotropical forest: evidence from natural and artificial nests. *Biological Conservation*, **123**: 189 - 196.

**González-Gómez PL, Estades CF y Simonetti JA. 2006.** Strengthened insectivory in a temperate fragmented forest. *Oecologia*, **148**: 137 - 143

**Graham CH y Blake JG. 2001.** Influence of patch - and landscape - level factors on bird assemblages in a fragmented tropical landscape. *Ecological Applications*, **11**: 1709 - 1721

**Gustafson EJ y Gardner RH. 1996.** The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* **77**: 94 - 107.

**Haila Y y Hanski IK. 1984.** Methodology for studying the effect of habitat fragmentation on land birds. *Ann. Zool. Fennici.*, **21**: 393 - 397

- Hames RS, Rosenberg KV, Lowe JD y Dhondt AA. 2001.** Site reoccupation in fragmented landscapes: testing predictions of metapopulation theory. *Journal of Animal Ecology* **70**: 182 - 190.
- Hannon SJ y Cotterill SE. 1998.** Nest predation in Aspen woodlots in an agricultural area in Alberta: the enemy from within. *The Auk*, **115**: 16 - 25.
- Harper KA, MacDonald E, Burton PJ, Chen J, Brosfke KD, Saunders SC, Euskirchen ES, Roberts D, Jaiteh MS y Essee P-A. 2005.** Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscape. *Conservation Biology*, **19**: 768 - 782
- Harris L. D. 1984.** *The Fragmented Forest*. University of Chicago Press.
- Harris LD. 1988.** Edge effects and conservation of biotic diversity. *Conservation Biology*, **2**: 330 - 332.
- Hawrot RY y Niemi GJ. 1996.** Effects of edge type and patch shape on avian communities in a mixed conifer-hardwood forest. *The Auk*, **113**: 586 - 598
- Heithecker TD y Halpern CB. 2007.** Edge-related gradients in microclimate in forest aggregates following structural retention harvest in western Washington. *Forest Ecology and Management*, **248**: 163 - 173
- Helle E y Helle P. 1982.** Edge effect on forest bird densities on offshore islands in the northern Gulf of Bothnia. *Ann. Zool. Fennici*. **19**: 165 - 169.
- Hill MF y Caswell H. 2001.** The effects of habitat destruction in finite landscape: a chain-binomial metapopulation model. *Oikos* **93**: 321 - 331.
- Horlent N, Juarez MC y Arturi M. 2003.** Incidencia de la estructura del paisaje sobre la composición de especies de aves de los talares del noreste de la provincia de Buenos Aires. *Ecología Austral*, **13**: 173 – 182.
- Howe RW. 1984.** Local Dynamics of Birds Assemblages in Small Forest Habitat Islands in Australia and North America. *Ecology* **65**: 1585 - 1601.
- Johnson RA y Wichern DW. 1992.** *Applied multivariate statistical analysis*. Simon & Schuster Company. New Jersey.
- Kapos V. 1989.** Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* **5**: 173 - 185.
- Keyser AJ, Hill GH y Soehren EC. 1998.** Effects of forest fragment size, nest density, and proximity to edge on the risk of predation to ground-nesting passerine birds.

- Conservation Biology, **12**: 986 - 994.
- Keyser AJ. 2002.** Nest predation in fragmented forest: landscape matrix by distance from the edge interactions. *The Wilson Bulletin*, **114**: 186 - 191
- King DI, DeGraaf RM, Griffin CR y Maier TJ. 1999.** Do predation rates on artificial nest accurately reflect predation rates on natural bird nest? *Journal of Field Ornithology*, **70**: 257 - 262.
- Kotliar NB y Wiens JA. 1990.** Multiple scale of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for study of heterogeneity. *Oikos* **59**: 253 - 260.
- Koutche V y Carmelich JNF. 1936.** Estudio forestal del caldén (*Prosopis algarrobilla*, GRIBS.). Contribución al Conocimiento de los Bosques de la República Argentina. Ministerio de Agricultura de la Nación.
- Kroodsmma RL. 1984.** Effect of edge on breeding forest bird species. *The Wilson Bulletin*, **96**: 426 - 436
- Lahti DC. 2001.** The "edge effect on predation" hypothesis after twenty years. *Biological Conservation*, **99**: 365 - 374
- Laurance WF y Yensen E. 1991.** Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* **55**: 77 - 92.
- Laurance WF. 2000.** Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology & Evolution* **15**: 134 - 135.
- Lehmkuhl JF y Ruggiero LF. 1991.** Forest fragmentation in the Pacific Northwest and its potential effects on wildlife. En: *Wildlife and Vegetation of Unmanaged Douglas-Fir Forest* (Ed. Ruggiero, Dubry, Carey and Huff). Pp. 35 - 46
- Leimgruber P, McShea WJ y Rappole JH. 1994.** Predation on artificial nests in large forest blocks. *Journal of Wildlife Management*, **58**: 254 - 260.
- Lepczyk CA, Merting AG y Liu J. 2003.** Landowners and cat predation across rural-to-urban landscape. *Biological Conservation*, **115**: 191 - 201
- Lewis KP. 2004.** How important is the statistical approach for analyzing categorical data? A critique using artificial nests. *Oikos*, **104**: 305 - 315.
- Li L, He X, X Li, Wen Q y He HS. 2007.** Depth of edge influence of the agricultural-forest landscape boundary, Southwestern China. *Ecological Research*, **22**: 744 - 783
- Linder ET y Bollinger EK. 1995.** Depredation of artificial Ovenbird nests in a forest

patch. *The Wilson Bulletin*, **107**: 169 - 174.

**Lopez de Casenave J, Pelotto JP y Protomastro J. 1995.** Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. *Forest Ecology and Management*, **72**: 61 - 69

**Lopez de Casenave J, Pelotto JP, Caziani SM, Mermoz M and Protomastro J. 1998.** Responses of avian assemblages to a natural edge in a Chaco semiarid forest in Argentina. *The Auk* **115**: 425 - 435.

**Lopez de Casenave J. 2000.** Fragmentación en el bosque chaqueño semiárido: cerca del borde. En *Situación Ambiental Argentina 2000* (Fundación Vida Silvestre Argentina). Pp. 396 - 397.

**Lovejoy TE, Bierregaard RO, Rylands AB, Malcom JR, Quintela CE, Harper LH, Brown KS, Powell AH, Powell GVN, Schubart HOR y Hays MB. 1986.** Edge and other effects of insolation on Amazon forest fragments. En: *Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity* (Ed. M. Soulé). Pp. 237 - 256.

**Lynch JF and Saunders DA. 1991.** Responses of bird species to habitat fragmentation in the wheatbelt of Western Australia: Interior, edges and corridors. En *Nature Conservation II: The Role of Corridors* (Ed. Saunders, Arnold, Burbidge and Hopkins). Pp. 143 - 158

**Maceda JJ, Mero MI, Riesco H y Dolsan M. 2001.** Lista de las aves de la reserva Parque Luro, La Pampa. *Rev. Fac. Agronomía*, **12**: 47 - 59.

**Maina GG y Jackson WM. 2003.** Effects of fragmentation on artificial nest predation in a tropical forest in Kenya. *Biological Conservation*, **111**: 161 - 169.

**Major RE y Kendal CE. 1996.** The contribution of artificial nest experiment to understanding avian reproductive success: a review of methods and conclusions. *Ibis*, **138**: 298 - 307.

**Major RE, Christie FJ, Gowing G y Ivison TJ. 1999.** Elevated rates of predation on artificial nest in linear strips of habitat. *Journal of Field Ornithology*, **70**: 351 - 364.

**Mancke RG y Gavin TA. 2000.** Breeding birds density in woodlots: effects of depth and buildings at the edges. *Ecological Applications*, **10**: 598 - 611

**Manu S, Peach W y Cresswell W. 2007.** The effects of edge , fragment size and degree of isolation on avian species richness in highly fragmented forest in West Africa. *Ibis*, **149**: 287 - 297

- Marini MA, Robinson SK y Heske EJ. 1995.** Edge effects on nest predation in the Shawnee National Forest, Southern Illinois. *Biological Conservation*, **74**: 203 - 213
- Martin TE. 1987.** Artificial nest experiments: Effects of nest appearance and type of predator. *The Condor*, **89**: 925 - 928.
- Martin TE. 1988.** Habitat and area effects on forest bird assemblages: is nest predation an influence? *Ecology*, **69**: 74 - 84
- Martin TE. 1992.** Breeding productivity considerations: What are the appropriate habitat features for management? En: *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds* (Ed. Hagan and Jhonston). Pp. 455 - 473.
- Martin TE. 1993.** Nest predation and nest sites. New perspectives on old patterns. *BioScience*, **43**: 523 - 532.
- Matlack GR. 1993.** Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation*, **66**: 185 - 194.
- Matlack, GR. 1994.** Vegetation dynamics of the forest edge - trends in space and successional time. *Journal of Ecology*, **82**: 113-123.
- Medina A, Dussart EG, Estelrich HD y Morici EA. 2000.** Reconstrucción de la historia de fuego en un bosque de *Prosopis caldenia* (Burk.) de Arizona, sur de la provincia de San Luis. *Multequina*, **9**:91-98.
- Mezquida ET y Marone L. 2002.** Microhabitat structure and avian nest predation risk in an open Argentinean woodland: an experimental study. *Acta Oecologica*, **23**: 313 - 320.
- Milesi FA, Marone L, Lopez de Casenave J, Cueto VR y Mezquida ET. 2002.** Gremios de manejo como indicadores de las condiciones del ambiente: un estudio de caso en aves y perturbaciones del hábitat en el Monte central, Argentina. *Ecología Austral*, **12**: 149 - 161
- Moore RP y Robinson WD. 2004.** Artificial bird nests, external validity, and bias in ecological field studies. *Ecology*, **85**: 1562 - 1567.
- Moreno-Rueda G y Pizarro M. 2007.** The relative influence of climate, environmental heterogeneity, and human population on the distribution of vertebrate species richness in south-eastern Spain. *Acta Oecologica*, **32**: 50 - 58.
- Murcia C. 1995.** Edge effects in fragmented forest: implications for conservation.

Trends in Ecology & Evolution, **10**: 58 - 62

**Narosky S, Fraga R y de la Peña M. 1983.** Nidificación de las aves argentinas. (Dendrocolaptidae y Furnariidae). Asociación Ornitológica del Plata.

**Narosky T e Izurieta D. 2003.** Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay. Vazquez Manzini Editores.

**Newmark W. 2005.** Evariation in the difference in air temperature between the forest edge and interior in the Usambara Mountains, Tanzania. African Journal of Ecology **43**: 177 - 180.

**Nour N, Matthysen E y Dhondt AA. 1993.** Artificial nest predation and habitat fragmentation: different trends in bird and mammal predators. Ecography, **16**: 111 - 116.

**Pangau-Adam MZ, Waltert M y Mühlenberg M. 2006.** Nest predations risk on ground and shrub nests in forest margin areas of Sulawesi, Indonesia. Biodiversity and Conservation, **15**: 4143 - 4158.

**Parker TH, Stansberry BM, Becker CD y Gipson PS. 2005.** Edge and area effects on the occurrence of migrant forest birds. Conservation Biology, **19**: 1157 - 1167

**Paton PW. 1994.** The effect of edge on avian nest success: How strong is the evidence. Conservation Biology, **8**: 17 - 26

**Peak RG, Thompson III FR y Shaffer TL. 2004.** Factors affecting songbirds nest survival in riparian forest in a Midwestern agricultural landscape. The Auk, **121**: 726 - 737

**Pereyra JA. 1938.** Contribución al estudio y observaciones ornitológicas de la zona norte de la Gobernación de La Pampa. Memorias del Jardín Zoológica de La Plata Tomo VII 1936-1937.

**Perkins TE and Matlack GR. 2002.** Human-generated pattern in commercial forest of southern Mississippi and consequences fore the spread of pest and pathogens. Forest Ecology and Management **157**: 143 - 154.

**Piper SD y Catterall CP. 2004.** Effects of edge type and nest height on predation of artificial nest within subtropical Australian eucalypt forest. Forest Ecology and Management, **203**: 361 - 372.

**Quinn GP y Keough MJ. 2002.** Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press.

- Radford JQ, Bennett AF y Cheers GJ. 2005.** Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation*, **124**: 317 - 337
- Ralph CJ, Geupel GR, Pyle P, Martin T, DeSante DF y Milá B. 1996.** Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen. Tech. Rep. PSW – 159, USDA Forest Service. Albany.
- Reese KP y Ratti JT. 1988.** Edge effect: a concept under scrutiny. *Transactions of the North American Wildlife Conference*, 127 - 136
- Reitsma L. 1992.** Is nest predation density dependent? A test using artificial nest. *Canadian Journal of Zoology*, **70**: 2498 - 2450.
- Rice WR. 1989.** Analyzing tables of statistical test. *Evolution*, **43**: 223-225.
- Ries L y Fagan WF. 2003.** Habitat edges as a potential ecological trap for a insect predator. *Ecological Entomology*, **28**: 567 - 572
- Ries L, Fletcher RJ, Battin J y Sisk TD. 2004.** Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Reviews in Ecology and Evolution System* **35**: 491 - 522
- Robbins CS, Dawson DK y Dowell BA. 1989.** Habitat area requirements of breeding forest birds of the Middle Atlantic States. *Wildlife Monographs*, **103**: 1 - 34
- Robinson GR, Holt RD, Gaines MS, Hamburg SP, Jhonson ML, Fitch HS y Martinko EA. 1992.** Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation. *Science*, **257**: 524 - 526.
- Robinson SK y Wilcove DS. 1994.** Forest fragmentation in the temperate zone and its effects on migratory songbirds. *Bird Conservation International*, **4**: 233 - 249.
- Robinson SK, Thompson III FR, Donovan TM, Whitehead DR y Faaborg J. 1995.** Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science*, **267**: 1987 - 1990
- Robinson SK. 1992.** Population dynamics of breeding Neotropical migrants in a fragmented Illinois landscape. Págs.: 408 - 418, en: JM Hagan y DH Johnson, (Eds.): *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds*. Washignton D. C., Smithsonian Institutions Press.
- Sallabanks R, Haufler JB y Mehl CA. 2006.** Influence of forest vegetation structure on avian community composition in West-Central Idaho. *Wildlife Society Bulletin*, **34**: 1079 - 1093



- Sankoh AJ, Huque MF y Dubey SD. 1997.** Some comments on frequently used multiple endpoint adjustment methods in clinical trials. *Statistics in Medicine*, **16**: 2529 – 2542.
- Santos T y Tellería JL. 1992.** Edge effects on nest predation in Mediterranean fragmented forest. *Biological Conservation*, **60**: 1 - 5.
- Santos T y Tellería JL. 1997.** Efectos de la fragmentación sobre las aves insectívoras forestales de dos localidades europeas. *Ardeola*, **44**: 113 - 117
- Saracco JF y Collazo JA. 1999.** Predation on artificial nest along three edge type in a North Carolina bottomland hardwood forest. *The Wilson Bulletin*, **111**: 541 - 549
- Sarasola JH, Bragagnolo LA y Sosa RA. 2005.** Changes in woody plant structure in fire-disturbed cladén forest of the Parque Luro Reserve, Argentina. *Natural Areas Journal*, **25**: 374 – 380.
- Saunders DA, Hobbs RJ y Margules CR. 1991.** Biological consequences of ecosystem fragmentations: A review. *Conservation Biology*, **5**: 18 - 32
- Saunders SC, Chen J, Drummer TD y Crow TR. 1999.** Modeling temperature gradients across edges over time in a managed landscape. *Forest Ecology and Management*, **117**: 17 - 31
- Saunders SC, Chen J, Crow TR y Brosfke KD. 1998.** Hierarchical relationships between landscape structure and temperature in a managed forest landscape. *Landscape Ecology*, **13**: 381 - 395
- Schmidt KA. 2003.** Nest predation and population declines in Illinois songbirds: a case for mesopredator effects. *Conservation Biology*, **17**: 1141 - 1150.
- Schmiegelow FK, Machtans CS y Hannon SJ. 1997.** Are boreal birds resilient to forest fragmentation? An Experimental Study of Short-Term Community Responses. *Ecology*, **78**: 1914 - 1932.
- Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de La Nación (SAyDS). 2007.** Primer inventario nacional de bosques nativos: informe regional espinal, segunda parte. Primera edición: Buenos Aires, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de La Nación.
- Sekercioglu CH, Ehlich PR, Daily GC, Aygen D, Goehring D y Sandí R. 2002.** Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **99**: 263 - 267

- Sekercioglu CH. 2002.** Forest fragmentation hits insectivorous birds hard. *The Scientific World*, **1**: 62 - 64
- Senft RL, Coughenour MB, Bailey DW, Rittenhouse LR, Sala OE y Swift DM. 1987.** Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *Bioscience* **37**: 789 - 799.
- Short LL. 1975.** A zoogeographic of the South American Chaco avifauna. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **154**: 163 – 352.
- Sih A, Jonsson BG and Luikart G. 2000.** Habitat loss: ecological, evolutionary and genetic consequences. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**: 132 - 134.
- Singentaler GB, Tiranti SI y Fiorucci EA. 2004.** Relevamiento de los Vertebrados de la Provincia de La Pampa. En *Inventario integrado de los recursos naturales de la provincia de La Pampa INTA - U.N.L.Pam - Gobierno de La Pampa*. Versión Digital.
- Sisk TD, Haddad NM y Ehrlich PE. 1997.** Bird assemblages in patchy woodlands: Modeling the effects of edge and matrix habitats. *Ecological Applications*, **7**: 1170 - 1180
- Söderström B, Pärt T y Rydén J. 1998.** Different nest predator faunas and nest predation risk on ground and shrub nests at forest ecotones: an experiment and review. *Oecologia*, **117**: 108 - 118.
- Söderström B. 1999.** Artificial nest predation rates in tropical and temperate forest: a review of the edge and nest site. *Ecography*, **22**: 455 -463.
- Stewart KJ y AU Mallik. 2006.** Bryophyte responses to microclimatic edge effects across riparian buffers. *Ecological Applications*, **16**: 1474 - 1486
- Stieben E. 1946.** *La Pampa. Su historia, su geografía, su realidad y su porvenir.* Ediciones Peuser.
- Stratford JA y WD Robinson. 2005.** Gulliver travels to the fragmented tropics: geographic variation in mechanisms of avian extinction. *Frontiers in ecology and Environmental*, **3**: 85 - 92
- Strayer DL, ME Power, WF Fagan, TA Pickett y J Belnap. 2003.** A classification of ecological boundaries. *BioScience*, **53**: 723 - 729
- Stuart-Smith AK y Hayes JP. 2003.** Influence of residual tree density on predation of artificial and natural songbird nests. *Forest Ecology and Management*, **183**: 159 -

176.

- Suarez AV, Pfenning KS y Robinson SK. 1997.** Nesting success of a disturbance - dependent songbird on different kinds of edges. *Conservation Biology*, **11**: 928 - 935
- Tellería JL y Díaz M. 1995.** Avian nest predation in a large natural gap of the Amazonian rainforest. *Journal of Field Ornithology*, **66**: 343 - 351.
- Temple SA and Cary JR. 1988.** Modeling dynamics of habitat-interior bird populations in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, **2**: 340 - 347.
- Tewksbury JJ., Garner L, Lloyd JD, Saab V y Martin TE. 2006.** Test of landscape influence: nest predation and brood parasitism in fragmented ecosystems. *Ecology*, **87**: 759 - 768
- Turner MG, Gardner RH y O'Neill RV. 2001.** *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process*. Springer. New York.
- Vâlcu M. 2006.** Seasonal changes in birds species diversity at the interface between forest and reed-bed. *Biodiversity and Conservation*, **15**: 3459 - 3467
- Verner J. 1985.** Assessment of counting techniques. *Current Ornithology*, **2**: 247 – 302.
- Villard MA y Pärt T. 2004.** Don't put all your eggs in real nest: a sequel to Faaborg. *Conservation Biology*, **18**: 371 - 372.
- Villard MA, Freemark K y Merriam G. 1992.** Metapopulation theory and Neotropical migrant birds in temperate forest: An empirical investigation. En: *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds* (Ed. Hagan and Jhonston). Pp. 474 - 482.
- Villard MA, Martin PR y Drummond CG. 1993.** Habitat fragmentation and pairing success in the ovenbird (*Seiurus aurocapillus*). *The Auk* **110**: 759 - 768.
- Villard MA, Merriam G y Maurer BA. 1995.** Dynamics in subdivided populations of neotropical migratory birds in a fragmented temperate forest. *Ecology*, **76**: 27 - 40
- Villard MA, Trzcinski MK y Merriam G. 1999.** Fragmentation Effects on Forest Birds: Relative Influence of Woodland Cover and Configuration on Landscape Occupancy. *Conservation Biology*, **13**: 774 - 783
- Villard MA. 1998.** On forest-interior species, edge avoidance, area sensitivity, and dogmas in avian conservation. *The Auk*, **115**: 801 - 805
- Weltzin JF, Keller JK, Bridgham SD, Pastor J, Allen PB y Chen J. 2005.** Litter

- controls plants community composition in a northern fen. *Oikos*, **110**: 537 - 546
- Wethered R y Lawes MJ. 2003.** Matrix effects on bird assemblages in fragmented Afromontane forests in South Africa. *Biological Conservation*, **114**: 327 - 340.
- Wethered R y Lawes MJ. 2005.** Nestedness of bird assemblages in fragmented Afromontane forest: the effect of plantation forestry in the matrix. *Biological Conservation*, **123**: 125 - 137.
- Wetmore A. 1926.** Observations on the birds of Argentina, Paraguay, and Chile. Bulletin 133. Smithsonian Institution.
- Wetzel RM. 1985.** Taxonomy and distribution of armadillos, Dasypodidae. En: *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilingas*. (Ed. G. Montgomery). Pp. 23 - 46.
- Whitcomb RF, Robins OS, Lynch JF, Bystrak BL, Klimkiewitz MK y Bystrak D. 1981.** Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest. En: *Forest islands dynamics in man-dominated landscape*. (Ed. R. L. Burges and D. M. Sharpe). Pp 123 – 205.
- Wiens JA, Stenseth NC, Van Horne B y Ims RA. 1993.** Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, **66**: 369 - 380
- Wilcove DS, Mclellan ChH y Dobson AP. 1986.** Habitat fragmentation in temperature zone. En: *Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity* (Ed. M. Soulé). Pp. 237 - 256.
- Wilcove DS. 1985.** Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology*, **66**: 1211 - 1214.
- Willebrand T y Mareström V. 1988.** On the danger of using dummy nests to study predation. *The Auk*, **105**: 378 - 379.
- Williams-Linera G. 1990.** Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology*, **78**: 356 -373
- Xu M, Qi Y, Chen J y Song B. 2004.** Scale-dependent relationships between landscape structure and microclimate. *Plant Ecology*, **173**: 39 - 57
- Yahner RH y Cypher BL. 1987.** Effects of nest location on depredation of artificial arboreal nests. *Journal of Wildlife Management*, **51**: 178 - 181.
- Yahner RH y Piergallini NH. 1998.** Effects of microsite selection on predation of artificial ground nests. *The Wilson Bulletin*, **110**: 439 - 442.

- Yahner RH y Scott DP. 1988.** Effects of forest fragmentation on depredation of artificial nest. *Journal of Wildlife Management*, **52**: 158 - 161.
- Zanette L y Jenkins B. 2000.** Nesting success and nest predators in forest fragments: a study using real and artificial nest. *The Auk*, **117**: 445 - 454.
- Zanette L, Doyle P y Trémont SM. 2000.** Food shortage in small fragments: evidence from an area-sensitive passerine. *Ecology*, **81**: 1654 – 1666.
- Zanette L. 2002.** What do artificial nests tells us about nest predation? *Biological Conservation*, **103**: 323 – 329.
- Zar JH. 1996.** *Bioestatistical analysis*, 3<sup>rd</sup> ed. Prentice Hall, Princeton, N. J.
- Zinda R, Adema E y Rucci T. 2005.** Relevamiento fisonómico de la vegetación del área del caldenal. INTA Anguil. *Publicación Técnica N° 60*.
- Zuria I, Gates JE y Castellanos I. 2007.** Artificial nest predation in hedgerows and scrub forest in a human-dominated landscape of central Mexico. *Acta Oecologica*, **31**: 158 - 167.