



Universidad de Buenos Aires  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

FACTORES DETERMINANTES DE PATRONES ESPACIALES  
DE ABUNDANCIA EN AVES A ESCALA REGIONAL

JULIETA FILLOY

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

Director de Tesis: María Isabel Bellocq

Laboratorio de Ecología de Comunidades y Macroecología – Depto. de Ecología, Genética y Evolución.

Buenos Aires, 2007



FACTORES DETERMINANTES DE PATRONES ESPACIALES  
DE ABUNDANCIA EN AVES A ESCALA REGIONAL

---

Jurado

Firma \_\_\_\_\_ Aclaración: Marta Collantes

Firma \_\_\_\_\_ Aclaración: Gustavo J. Fernández

Firma \_\_\_\_\_ Aclaración: Rubén D. Quintana

Calificación: Sobresaliente



# FACTORES DETERMINANTES DE PATRONES ESPACIALES DE ABUNDANCIA EN AVES A ESCALA REGIONAL

---

## RESUMEN

Se examinaron las posibles causas de las variaciones espaciales en la abundancia de las especies de aves mediante el relevamiento de aves y variables ambientales a lo largo de tres gradientes latitudinales. Primero, se pusieron a prueba simultáneamente los roles del clima, la composición del paisaje y el uso de la tierra en la determinación de los patrones espaciales de abundancia de aves abarcando cinco regiones de Argentina. Segundo, se investigó detalladamente la respuesta de las aves al uso de la tierra dentro de una región. Finalmente, se estudió la variación espacial en la abundancia de tres especies del mismo género cerca del límite austral de su rango geográfico en función de factores naturales y antrópicos. La variación latitudinal en la abundancia de las aves resultó principalmente asociada al clima, específicamente a la amplitud térmica anual, y secundariamente a la composición del paisaje. Dentro de una región, donde el clima es relativamente estable, la abundancia de la mayoría de las aves respondió a cambios en el uso de la tierra. El uso de la tierra parece alterar los patrones naturales de variación latitudinal en la abundancia de tres especies el género *Sporophila*, e incluso puede provocar un corrimiento en los límites naturales del rango geográfico. Los resultados sugieren que el mecanismo determinante de la variación espacial en la abundancia de las aves se relaciona con la disponibilidad de recursos a escala regional. Esta tesis proporciona un paso inicial y fundamental en el conocimiento de los factores ambientales relevantes en la determinación de la distribución de la abundancia de las especies de aves.

**Palabras clave** abundancia, aves, clima, composición del paisaje, gradiente ambiental, autocorrelación espacial, usos de la tierra, escala regional, Argentina, región Neotropical.



# DETERMINANT FACTORS OF SPACIAL PATTERNS IN BIRD ABUNDANCE AT THE REGIONAL SCALE

---

## ABSTRACT

Possible causes explaining the spatial variations in the abundance of bird species were examined conducting bird and environment surveys along three latitudinal gradients. First, the roles of climate, landscape composition and land use in determining the abundances of bird species were tested across five regions in Argentina. Second, bird responses to land uses were investigated in detail within a single region. Finally, the spatial variation in the abundance of three species from the same genus was studied as a function of natural and anthropogenic factors, near the southern limit of their geographical range. The latitudinal variation of bird abundance was primarily related with climate, specially thermal seasonality, and secondly with landscape composition. Within a region, where climate is relatively stable, the abundance of most species responded to spatial changes in land use. Land use seemed to alter the natural patterns of variation across latitude in the abundance of three *Sporophila* species, and to promote a displacement in the limits of the geographical range. Results suggest that the mechanism underlying latitudinal variations in bird abundances is related with resource availability at the regional scale. This thesis provides an initial and fundamental step to understand which environmental factors are driving the actual distribution of bird species abundance.

**Key words** abundance, birds, climate, landscape composition, environmental gradient, spatial autocorrelation, land use, regional scale, Argentina, Neotropical region.



## AGRADECIMIENTOS

A mi directora por acompañarme muy de cerca en el desarrollo de mi carrera; gracias Malé por la oportunidad, el tiempo, los consejos, la confianza, el legado, y por tu amistad. Por ayudarme a crecer científica y espiritualmente... A mi co-equiper del laboratorio Gustavo Zurita, gran compañero, por la energía, los intercambios de ideas y la incansable búsqueda de proyectos comunes. Por anteponer siempre el concepto de compartir. A Ale Rubio, compañera los primeros años, por la alegría y las charlas prolongadas; por estar siempre dispuesta a escuchar. Quiero agradecer los consejos oportunos de Adriana Ruggiero, Brad Hawkins y Alexandre Diniz-Filho, su predisposición y tiempo. A las personas que leyeron parte o toda la tesis, por sus comentarios constructivos que ciertamente la enriquecieron: Thorsten Wiegand, Víctor Cueto, Ricardo Gómez-Insausti y Marcela Castelo. El trabajo de campo hubiese sido imposible sin la colaboración de Nico Rey, Pablo Garaffa, Trinidad Sáez y Patricio Ramírez. La presencia de Kika, Abúa y Mariano también fue fundamental para la realización de las campañas. A la troupe barilochense (Estela, Juanita, los chicos) por ayudarme a abrir puertas. La tesis es parte de uno y uno es gracias a la contención de muchos... gracias a todos. A la familia, la propia y la política, que en realidad conforman una sola: mi familia. A los amigos, testigos parciales (enhorabuena) de este proceso, especialmente a Popi por estar siempre ahí y por todas las cosas que compartimos... ¡tantas! Por último, a mis tres compañeros de la vida, a quienes dedico la tesis, por su amor, por ser incondicionales y por recordarme cada día de qué se trata todo esto. Gracias.

El trabajo fue financiado por el CONICET a través de una beca doctoral y subsidios (PIP 0706/01, PEI 6339/04, PIP 5236/05), por la Universidad de Buenos Aires (UBACyT X092) y por el Lincoln Park Zoo. El trabajo contó con el equipamiento y la infraestructura de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UBA



A Mariano, Tomás y Guido



*Trying to discover the laws that govern the abundance, distribution, and diversity of species[...], I cannot think of any human endeavor that is more challenging and more fun*  
(J H Brown 1995, *Macroecology*)



## INDICE

1. Introducción general.....	17
Ecología a gran escala en el espacio.....	17
Autocorrelación: Evidencia de procesos espaciales.....	20
Patrones espaciales de abundancia a gran escala: Antecedentes.....	22
Objetivo general, fundamento y esquema de la tesis.....	24
2. Método de trabajo.....	27
El sistema de estudio.....	27
<i>Variabilidad ambiental en Argentina</i> .....	27
<i>Regiones abarcadas en el estudio</i> .....	28
<i>Las aves como modelo de estudio</i> .....	30
Relevamiento de aves y ambiente.....	32
3. Patrones regionales de abundancia: prueba de múltiples hipótesis .....	35
Introducción.....	35
Métodos .....	38
<i>Área de estudio</i> .....	38
<i>VARIABLES explicatorias</i> .....	39
<i>Análisis de datos</i> .....	40
Resultados.....	42
Discusión.....	48
4. Patrones de abundancia dentro de una región: respuesta a cambios en el uso de la tierra.....	53
Introducción.....	53
Métodos.....	56
<i>Área de estudio</i> .....	56
<i>Relevamiento de aves</i> .....	57
<i>VARIABLES explicatorias</i> .....	57
<i>Análisis de datos</i> .....	58
Resultados.....	60
Discusión.....	69
5. Cambios en la abundancia hacia la periferia del área de distribución geográfica: existe una regla general? .....	75
Introducción.....	75
Métodos.....	80
<i>Área de estudio</i> .....	80
<i>Relevamiento de aves</i> .....	81
<i>VARIABLES explicatorias</i> .....	81
<i>Análisis de datos</i> .....	83
Resultados.....	84
Discusión.....	86
6. Reflexiones finales.....	91
Anexo.....	97
Referencias.....	103



# Capítulo 1

## INTRODUCCIÓN GENERAL

*One's ideas must be as broad as Nature if they are to interpret Nature*

(AC Doyle 1887, *A study in Scarlet*)

### Ecología a gran escala en el espacio

La investigación de las causas que determinan la abundancia y distribución de las especies ha ocupado a los científicos desde los comienzos de la ecología como ciencia formal. *¿Por qué una especie presenta bajas densidades en algunos lugares y altas en otros? ¿Qué factores causan estas fluctuaciones poblacionales en el espacio?* Hacia mediados del siglo XX surgieron teorías contrastantes que consideraban a los factores extrínsecos o intrínsecos a las poblaciones, respectivamente, como la causa principal de la distribución y abundancia de las especies. Sin embargo, estudios posteriores mostraron que la abundancia de una especie está determinada por la interacción entre las características intrínsecas que afectan a la supervivencia y reproducción individual y el ambiente biótico y abiótico en que se encuentra (Gaston 1994). De acuerdo con Wiens (1989), la controversia entre las teorías surge

comúnmente porque los investigadores intentan encontrar explicaciones a las mismas preguntas pero llevando a cabo estudios a escalas<sup>1</sup> diferentes.

Los atributos que caracterizan a los sistemas ecológicos a escalas relativamente pequeñas difieren de aquellos que los caracterizan a grandes escalas (Wiens 1989). En consecuencia, la escala más adecuada para llevar a cabo un estudio en la distribución de las especies dependerá de la naturaleza de la pregunta. Sin embargo, para entender el funcionamiento de los sistemas y desarrollar teorías apropiadas, una vez que la escala está definida y un patrón<sup>2</sup> es detectado, el desafío consiste en develar cuáles son los mecanismos que generan y mantienen ese patrón. En el caso de los sistemas ecológicos, en general existe un conjunto de posibles mecanismos responsables de un patrón observado (Levin 1992, Sagarin *et al.* 2006). Entender un patrón, es decir, sus causas y consecuencias, es esencial para comprender tanto procesos ecológicos (*e.g.*, estructuración de comunidades) como evolutivos (*e.g.*, especiación) (Levin 1992).

La distribución de la diversidad biológica en el espacio responde, en última instancia, a una conjunción de factores intrínsecos y extrínsecos a las poblaciones, actuando a múltiples escalas (Gaston 1994, Sagarin *et al.* 2006); la importancia relativa de estos factores dependerá, por consiguiente, de la escala de interés. Todo patrón se encuentra en parte determinado extrínsecamente y la relación de una especie con el ambiente que la rodea se ve reflejada en la distribución de su abundancia (Brown *et al.* 1995). De acuerdo a Brown *et al.* (1995 y referencias citadas), tradicionalmente y hasta mediados de la década del 90, los estudios sobre abundancia se concentraban en dinámicas poblacionales, es decir, en las fluctuaciones temporales de la cantidad de individuos de una determinada población. Asimismo, los estudios sobre distribución se

---

<sup>1</sup> Escala ecológica: determinada por extensión y grano, entonces cuanto mayor sea el área abarcada en el estudio o el tamaño de la unidad de observación, mayor será la escala (nótese que se opone al concepto de escala en geografía dado que una mayor escala ecológica determina una menor escala geográfica) (Wiens 1989)

<sup>2</sup> De acuerdo con Levin (1992), describir un patrón significa describir variación, espacial y temporal.

focalizaban principalmente en movimientos locales, selección de hábitat y otros procesos que influyen sobre la dispersión de los organismos en el espacio entre poblaciones o entre hábitats. Desde una perspectiva biogeográfica, los estudios enfatizaban la influencia de procesos contemporáneos o eventos históricos sobre el tamaño, ubicación y límites de los rangos geográficos de las especies (*e.g.*, Rapoport 1982). Mucha menos atención han recibido los patrones geográficos de variación en la abundancia dentro de las especies y sus procesos determinantes, aunque ocurrieron notables contribuciones desde Whittaker y MacArthur a fines de los 60 y principios de los 70 hasta la actualidad (Whittaker 1967, MacArthur 1972, Brown 1984, pero ver referencias en Brown *et al.* 1995 y Sagarin *et al.* 2006).

Al estudiar procesos y patrones ecológicos espaciales, es muy frecuente encontrar términos como *biogeografía*, *biogeografía ecológica*, *ecología geográfica*, *macroecología*<sup>3</sup>, cuyas definiciones pueden presentar límites difusos (Ruggiero 2001). Lo que tienen en común estos términos, es la relevancia a los procesos y patrones que ocurren a gran escala espacial. Este enfoque “ecológico a gran escala” se encuentra en creciente aceptación y desarrollo desde fines de los 80 (Blackburn y Gaston 2003).

La búsqueda de patrones ecológicos a escalas grandes, espaciales o temporales, es un paso esencial para entender la estructura de las comunidades (MacArthur 1972).

---

<sup>3</sup> Biogeografía ecológica: “intenta explicar los patrones de distribución en términos de interacciones entre organismos y su ambiente físico y biótico actual o en el pasado reciente. A escala local [...] y a escala continental ...” (Myers y Giller 1988, en Ruggiero 2001)

Ecología geográfica: “busca patrones en la vida de plantas y animales que puedan volcarse sobre un mapa...”; “involucra el estudio de distribuciones geográficas de los distintos tipos de comunidades ecológicas, y la variación geográfica de procesos ecológicos dentro de las comunidades.” (MacArthur 1972)

Macroecología: “estudia relaciones entre organismos y el ambiente, que involucra la caracterización e interpretación de patrones estadísticos en abundancia, distribución y diversidad, a grandes escalas espaciales (geográficas) y temporales” (Brown y Maurer 1989); “es el estudio de las formas, determinantes y consecuencias de los patrones geográficos en la estructura de grandes ensambles de especies” (Gaston y Blackburn 2000); “es una mezcla entre la ecología, la biogeografía y la evolución, y trata de situarse por encima de detalles [...] para encontrar una imagen más grande...”; “es la búsqueda de patrones estadísticos en los tipos, distribuciones, abundancias y riqueza de especies, desde las escalas local a global, y el desarrollo y prueba de explicaciones teóricas subyacentes para esos patrones” (Lawton 1999)

Es así que el rol del ambiente y los procesos que determinan la abundancia y distribución de las especies son un problema central en macroecología, biogeografía y ecología geográfica (MacArthur 1972, Brown 1984, Brown y Maurer 1989, Gaston y Blackburn 2000). Sin embargo, en la necesidad de poner a prueba hipótesis subyace un problema central en ecología a gran escala: la experimentación. La limitación es una cuestión práctica (Brown 1995, Gaston y Blackburn 2000). Muy frecuentemente los experimentos manipulativos a gran escala son imposibles de llevar a cabo. Sin embargo, la investigación a gran escala involucra no sólo el proceso inductivo de generar hipótesis para explicar observaciones, sino el proceso deductivo de realizar observaciones adicionales para poner a prueba esas hipótesis (Brown 1995) La experimentación es necesaria para identificar cuáles son las fuerzas realmente gobernantes. Aún así, las correlaciones, aunque no prueban causalidad, pueden proveer fuertes evidencias en favor o en contra de las distintas explicaciones alternativas (Levin 1992, Gaston y Blackburn 2000). Finalmente, es la consistencia en los resultados de los diversos análisis lo que otorga evidencias a favor o en contra de la o las hipótesis propuestas para explicar el patrón de interés (Gaston y Blackburn 2000).

### **Autocorrelación: Evidencia de procesos en el espacio**

Los procesos que crean las distribuciones de los organismos muchas veces generan autocorrelación espacial en los atributos (Brown 1995, Legendre y Legendre 1998). De una manera muy simplista, la autocorrelación espacial puede ser definida como la propiedad de las variables aleatorias de tomar valores, en pares de lugares a cierta distancia, que son más similares (autocorrelación positiva) o menos similares

(autocorrelación negativa) que lo esperado por azar (Legendre 1993). Se espera que esto sea particularmente cierto en el caso de los gradientes ambientales. Si el patrón de interés es efectivamente la respuesta al cambio gradual en el espacio de las variables determinantes, entonces es esperable que a distancias relativamente pequeñas la respuesta de los organismos sea más parecida que lo esperado por azar y, análogamente, a distancias relativamente grandes la respuesta sea más diferente que lo esperado por azar.

La autocorrelación en la distribución tanto de los organismos como de las variables bióticas y abióticas que interactúan con estos, evidencia una estructura espacial de los procesos. Asimismo, la autocorrelación espacial puede llevar a correlaciones espurias entre variables o a modelos con un sobreajuste debido a la no independencia de los datos (Lennon 1999). Muchas veces, los valores de una variable de interés en una determinada localidad se encuentran influenciados por el valor que toma esa variable en las localidades circundantes y, entonces, el valor en una localidad puede no ser estadísticamente independiente de los otros dado que en parte puede ser predicho por los valores en puntos vecinos (Legendre 1993). Así, la autocorrelación espacial puede representar un problema cuando está relacionada a cuestiones metodológicas (*e.g.*, pseudorreplicación) (Hulbert 1984), como también puede estar reflejando el patrón que se intenta explicar (Diniz-Filho *et al.* 2003). Si las poblaciones o los ensambles de especies no se encuentran uniformemente distribuidos en el espacio (al menos a escalas geográficas esto es cierto), entonces la autocorrelación espacial no es un problema sino la “señal” que queremos explicar (Hawkins y Diniz-Filho 2004). Según Legendre (1993), la autocorrelación espacial debe constituir un nuevo paradigma en ecología geográfica, ya que genera un nuevo ámbito para el análisis y comprensión de patrones espaciales y ayuda a evitar sesgos asociados a cuestiones metodológicas.

## Patrones espaciales de abundancia a gran escala: Antecedentes

La ecología a gran escala ha tenido amplia aceptación en la comunidad científica contemporánea y varios patrones han sido explorados con distinta intensidad. Quizás el más discutido sea el patrón geográfico en la riqueza de especies, para el cual se han propuesto más de 30 mecanismos (Rohde 1992, Hawkins 2001b, Willig *et al.* 2003). Sin embargo, un aspecto relevante de la diversidad biológica, la abundancia de las especies, ha captado menos la atención de los ecólogos. Si bien se han contestado preguntas como *¿Son la mayoría de las especies muy abundantes o poco abundantes?, ¿Se encuentran las especies más abundantes ampliamente distribuidas o su distribución es restringida?* (e.g., Gaston y Blackburn 2000 y referencias); otras preguntas tales como *¿Cómo afectan las condiciones ambientales a los procesos poblacionales que determinan la abundancia de las especies?* han sido menos exploradas desde una perspectiva espacial-geográfica (Brown 1984, Tellería y Santos 1993, Brown *et al.* 1995, Flather y Sauer 1996, Blackburn *et al.* 1999, ver revisión en Sagarin *et al.* 2006).

En distintos sistemas y en base a muy diversos taxa, Brown (1984) propuso de manera empírica que existe una disminución aproximadamente simétrica en la abundancia de una determinada especie desde el centro hacia los bordes de su área de distribución. Esto supone que 1) la densidad poblacional varía en el espacio como respuesta a la distribución de las combinaciones adecuadas de las variables ambientales, y 2) si la variación ambiental está autocorrelacionada, entonces la probabilidad de que varios sitios presenten una combinación similar de variables ambientales es una relación inversa a la distancia entre ellos. Entonces, al incrementar la distancia desde el centro del área de distribución hacia los bordes, resultará en una disminución en la cantidad de sitios donde los individuos de una determinada especie pueden ocurrir y, en

consecuencia, una disminución en su abundancia. Sin embargo, evidencias más recientes contradicen la hipótesis de Brown (Sagarin y Gaines 2002, Sagarin *et al.* 2006). Más allá de la forma que tome la distribución de la abundancia de una especie en el espacio, es crítico distinguir entre variables que simplemente evidencian la estructura espacial de la característica de interés (*e.g.*, distancia, latitud, altitud, etc.) y variables que, al menos potencialmente, podrían explicar la estructura con sentido biológico (*i.e.*, variables que manifiestan los mecanismos subyacentes a los patrones) (Hawkins y Diniz-Filho 2004). Brown (1984) y Brown *et al.* (1995) sugirieron que la tendencia de variación en el espacio en la abundancia de una especie puede ser atribuida principalmente a las variables ambientales que son dimensiones importantes del nicho de esa especie. Así, un modelo basado en el nicho puede ser aplicado y evaluado empíricamente investigando las variables ambientales que correlacionan con la variación observada en la abundancia.

Idealmente, para poner a prueba hipótesis acerca de la distribución espacial de la abundancia se debería contar con información cubriendo por completo el rango de distribución de las especies (Sagarin *et al.* 2006). Sin embargo, los rangos geográficos están generalmente organizados en “bandas” y los mecanismos que operan interactúan de diferentes maneras a lo largo de ellas (Gaston 1990, Sagarin *et al.* 2006). De hecho, los mecanismos que gobiernan en un extremo de la periferia pueden diferir de aquellos que operan en el extremo opuesto (Redpath *et al.* 2002). La exploración de los procesos que regulan la abundancia de las especies en las bandas periféricas tiene fuertes implicancias para la biología de la conservación (Chanell y Lomolino 2000), aunque existe controversia en cuanto a la vulnerabilidad de las poblaciones de la periferia del rango de distribución de las especies (*e.g.*, Chanell y Lomolino 2000, Sagarin y Gaines 2002, Sagarin *et al.* 2006).

Muchos factores ambientales influyen sobre las poblaciones determinando su abundancia. Sin embargo, las evidencias indican que la variación espacial en la abundancia de muchas especies puede ser generalmente explicada por una o pocas variables. En particular para las aves, diversos factores suelen determinar las variaciones espaciales en la abundancia a mesoescala (*e.g.*, escala regional). Así, las condiciones climáticas parecen determinar la abundancia de varias especies de aves del Neártico (*e.g.* Willson y Comet 1996) y Paleártico (Telleria y Santos 1993, 1994, Seoane *et al.* 2003), aunque también las características del paisaje (*e.g.* Saab 1999, Drapeau *et al.* 2000, Atkinson *et al.* 2002) y la actividad humana (*e.g.* Siriwardena *et al.* 2000, Seoane *et al.* 2003, Vickery *et al.* 2003) podrían jugar un papel determinante. Sin embargo, esta respuesta ha sido poco explorada en regiones Neotropicales.

## **Objetivo general, fundamento y estructura de la tesis**

Esta tesis se focalizó en explorar la relación entre la variación espacial en la abundancia de aves terrestres por especie y los posibles factores ambientales determinantes, abarcando escalas desde una a varias ecorregiones de Argentina. En el desarrollo de esta tesis se contrastan hipótesis alternativas para intentar explicar patrones espaciales de abundancia en aves terrestres a escala regional. Se consideran variables ambientales representando los factores más plausibles como determinantes de los patrones encontrados, tales como el clima, el paisaje y el uso de la tierra.

La estructura de este trabajo se fundamenta en la búsqueda de un consenso acerca de las causas que determinan patrones de abundancia a escala regional a nivel global, y en la escasez de trabajos realizados al sur del Neotrópico intentando encontrar

explicaciones (Capítulo 3). Dentro de este contexto, la hipótesis del uso de la tierra ha adquirido gran relevancia últimamente debido a la acelerada conversión de ambientes naturales en tierras productivas, y muchos de sus efectos han sido aún poco explorados (Capítulos 4 y 5). Finalmente, el modelo de Brown de variación de la abundancia de las especies en el espacio, aunque globalmente aceptado, presenta muchas excepciones y su generalidad ha sido cuestionada recientemente (Sagarin y Gaines 2002, Sagarin et al 2006) (Capítulo 5). Estos cuestionamientos tienen relevancia fundamental tanto para la teoría ecológica como para la biología de la conservación.

Se examinan las principales causas de las variaciones espaciales en la abundancia de las especies de aves, desde tres aproximaciones distintas. En el Capítulo 3 se ponen a prueba las hipótesis planteadas de manera simultánea, dando cuenta de la estructura espacial de los distintos factores y de la abundancia de las aves. Se abarcan las ecorregiones con mayor superficie en Argentina, representando uno de los gradientes ambientales principales del país. En el Capítulo 4 se exploran los patrones de abundancia dentro de una ecorregión (Pampeana) para investigar en forma detallada la respuesta de las aves al uso de la tierra independientemente de los efectos de otros factores (*e.g.*, clima). Aquí se examinan los tipos de respuestas principales (*i.e.*, forma de la curva) que presentan las especies a un gradiente agrícola-ganadero. El Capítulo 5 presenta un estudio para tres especies del mismo género (*Sporophila*) en la zona austral de su rango de distribución. Este capítulo concentra dos aspectos: 1- explora respuestas de especies muy cercanas filogenéticamente a los mismos factores ambientales, poniendo a prueba el modelo de Brown, y 2- da cuenta de las implicancias del estudio de patrones espaciales de abundancia en términos de conservación. Cada uno de estos capítulos es cerrado con una discusión y conclusiones acerca de los tópicos desarrollados. El capítulo final rescata el mensaje común de los capítulos previos,

intentando dar respuestas generales a las preguntas formuladas a lo largo de esta introducción y planteando algunas reflexiones que se desprenden de la experiencia luego de realizar este trabajo.

---

# Capítulo 2

## MÉTODO DE TRABAJO

### El sistema de estudio

#### *Variabilidad ambiental en Argentina*

Las zonas climáticas en un territorio están determinadas por los regímenes de temperatura y precipitaciones (Walter 1977). Estos factores sumados a las características edáficas son los que, a grandes rasgos, determinan los tipos de vegetación (Cabrera 1971, Walter 1977). Desde una perspectiva ecológico-geográfica, la Argentina se caracteriza por abarcar una gran cantidad de regiones y por lo tanto una gran variabilidad climática y de ambientes (Fig 2.1).



Fig. 2.1. Principales regiones ecológicas de Argentina.  
Adaptado de Burkart *et al.* (2000)

### *Regiones abarcadas en el estudio*

El trabajo implicó el relevamiento de aves y ambientes en cinco regiones ecológicas en total (Chaco seco, Arbustales, Pastizales pampeanos, Arbustales de planicies y mesetas, Estepa patagónica) (Burkart *et al.* 2000). Las ecorregiones que se abarcaron se correspondieron con cinco Provincias Fitogeográficas (Chaqueña, Espinal, Pampeana, Monte y Patagónica, respectivamente) (Cabrera 1971).

La Provincia fitogeográfica Chaqueña cubre llanuras y serranías de poca altura. El clima es cálido, con precipitaciones estivales que varían de aproximadamente 500 mm en el oeste a 1200 mm en el este y una temperatura media de aproximadamente 20-

23°C. La vegetación predominante es el bosque xerófilo caducifolio, aunque también se incluyen palmares y sabanas. Los bosques son dominados por especies del género *Schinopsis* (quebracho, horcoquebracho) y las sabanas predomina el género *Elionurus*.

La Provincia fitogeográfica del Espinal abarca llanuras, serranías bajas y medanales. El clima es cálido y húmedo al norte, templado y seco al oeste. Las precipitaciones oscilan entre 340-1170 mm y la temperatura media anual entre 15-20 °C. El tipo de vegetación que domina esta región es el bosque xerófilo, parecido al de la provincia Chaqueña pero más bajo caracterizado por la dominancia de especies arbóreas del género *Prosopis*. Además se encuentran palmares, sabanas gramíneas y estepas.

La Provincia fitogeográfica Pampeana se extiende sobre llanuras cubriendo algunas serranías de poca elevación. El clima es templado-cálido, con precipitaciones a lo largo de año que varían entre 1100 y 600 mm de norte a sur y de este a oeste y una temperatura media anual de 13-17 °C. La vegetación dominante es la estepa gramínea, donde dominan los géneros *Stipa*, *Piptochaetium*, *Aristida*, *Melica*, *Briza*, *Bromus*, *Eragrostis* y *Poa*. Abarca también praderas, otros tipos de estepa, bosques marginales, etc.

La Provincia fitogeográfica del Monte cubre llanuras arenosas, bolsones mesetas y laderas bajas de montañas con un clima seco y fresco. La precipitaciones varían entre 20 y 250 mm anuales y la temperatura entre 13-17°C. El tipo de vegetación dominante es el matorral o la estepa arbustiva aunque también se encuentran bosques marginales. Los arbustos que caracterizan esta región pertenecen al género *Larrea*, *Montea* y *Bougainvillea*.

La Provincia Patagónica cubre mesetas y montañas bajas con suelos arenoso-pedregosos. El clima es seco y frío con vientos intensos, fuertes nevadas durante el invierno y heladas casi todo el año. La precipitaciones oscilan entre 100 y 270 mm

anuales y la temperatura media anual varía entre 13,4°C al norte hasta 5°C al sur. La vegetación característica es la estepa arbustiva, con matas áfilas o bien predominan especies en cojín. Entre los arbustos crecen gramíneas y herbáceas y en las zonas más húmedas pueden encontrarse estepas gramíneas. La parte central de la región, donde se llevaron a cabo los relevamientos, se caracteriza por la presencia de estepas de *Chuquirasa avellanadae*, *Nassauvia glomerulosa* y varias especies del género *Stipa*.

El estudio se llevó a cabo en tres gradientes latitudinales. Uno de ellos (Capítulo 3) se extendió sobre aproximadamente 1700 km desde los 27°57'S 62°17'O (Santiago del Estero) hasta los 41°26'S 67°58'O (Río Negro), abarcando las regiones Chaqueña, Espinal, Pampeana, Monte y Patagónica. El segundo gradiente (Capítulo 4), de aproximadamente 400 km dentro de una única región (la Pampeana) se extendió desde los 33°54'S-60°1'O hasta los 36°43'S-58°59'O. Este gradiente fue establecido de manera de minimizar tanto la variabilidad climática como la florística (en términos de la vegetación original), maximizando variaciones en el uso de la tierra. El último gradiente (Capítulo 5) se extendió sobre ambientes con matriz de pastizal incluyendo estepas gramíneas y sabanas. En este gradiente ambiental, ubicado en la provincia de Santa Fe, se abarcó la porción norte de la región Pampeana (33°30'S-61°45'O), atravesando el Espinal hasta el límite con la región Chaqueña (31°33'S-61°18'O).

## Las aves como modelo de estudio

Desde los inicios y durante el desarrollo del pensamiento ecológico-geográfico, las aves proporcionaron un buen modelo para estudiar cómo diversos factores influyen

o determinan patrones espaciales en diversas características de las especies. Por ejemplo, las aves han sido utilizadas para explorar un patrón clásico en ecología: el gradiente latitudinal en la riqueza de especies. Este patrón constituye, desde el punto de vista de su conocimiento y descripción, el más antiguo en ecología llamando la atención de naturalistas como Darwin y Von Humboldt en el siglo XIX. A su vez, es uno de los patrones más discutidos por ecólogos y biogeógrafos para el cual se han propuesto un gran número de mecanismos a lo largo de la historia (ver revisión en Rohde 1992, Willig *et al.* 2003), aunque en las contribuciones científicas de los últimos tiempos han reducido ese número a unas pocas hipótesis (Rahbek y Graves 2001). Las aves han sido modelo en muchas de las contribuciones que formaron parte del avance en el conocimiento de las causas del patrón espacial de diversidad (ver Rabinovich y Rapoport 1975, Hawkins 2001a, Hawkins *et al.* 2003, Diniz-Filho *et al.* 2004, Bellocq y Gómez-Insausti 2005, entre otros).

Las aves también han servido como modelo para desarrollar las primeras teorías integradoras de aspectos evolutivos y ecológicos de poblaciones y especies en la década del 40. Por ejemplo, se describieron grandes patrones de variación en el tamaño de la puesta de huevos alrededor del mundo, y fueron propuestas una gran cantidad de hipótesis para explicar esa variación (ver revisión en Ricklefs 1980, 2000). Aunque muchas veces cuestionada, la visión de Lack fue la que dominó en el desarrollo del pensamiento sobre historias de vida de las especies (Martin 1987, 2004). David Lack estableció que el tamaño de puesta debería ser interpretado en el contexto de la selección natural y el fitness individual, visión que integraba evolución y ecología de poblaciones en una teoría que asumía los parámetros de historia de vida de los organismos como adaptaciones evolutivas (Ricklefs 2000).

Finalmente, las aves son muchas veces modelos apropiados para poner a prueba hipótesis de naturalezas muy variadas. Este grupo demostró ser sensible a las condiciones ambientales, contestando preguntas acerca de factores determinantes de diversidad biológica a escala local (Melles *et al.* 2003, Herzog *et al.* 2005), regional (Tellería y Santos 1993, 1994, Cueto y López de Casenave 1999, Bellocq y Gómez-Insausti 2005) y continental (Hawkins *et al.* 2003, Diniz-Filho *et al.* 2004, Donald *et al.* 2006). En la práctica, dado que la taxonomía de este grupo es conocida, relativamente estable y de fácil acceso a través de la bibliografía, su identificación y estudio son relativamente fáciles en comparación con otros grupos. Además, las técnicas para su relevamiento se encuentran muy desarrolladas y estandarizadas (*e.g.*, Bibby *et al.* 1992, 1998, Fuller y Mosher 1995).

## Relevamiento de aves y ambiente

Las aves fueron relevadas en primavera. A lo largo de cada gradiente ambiental, se seleccionaron transectas de 25 km dispuestas sobre caminos no pavimentados (Ralph *et al.* 1996). Las transectas estuvieron ubicadas a distancias mínimas de 100 km entre sí para el gradiente más extenso y de 50 km para los gradientes restantes, relevando un total de 56 transectas. Las mismas fueron recorridas una única vez con vehículo, realizando una parada de observación de 5 minutos cada 1 km (estableciendo 26 puntos de observación por transecta). Se utilizó el método de conteo con radio infinito (Bibby *et al.* 1998). En cada punto se registró la cantidad de individuos de todas las especies de aves terrestres identificadas por vista o canto. Los relevamientos dentro de cada gradiente fueron realizados por los mismos observadores, entre las 6:00-11:00. La

unidad experimental considerada fue la transecta entonces se utilizó el dato de abundancia de cada especie relativa a la transecta (cantidad total de individuos registrados en 26 puntos de muestreo por transecta).

A lo largo del recorrido de las transectas se relevaron los hábitats componiendo los paisajes circundantes a cada camino tomado. Se registró la distancia cubierta por los distintos ambientes (*e.g.*, pastura, bosque, arbustal, cultivos, etc.) teniendo en cuenta ambos lados del camino. Se estimó la cobertura de cada tipo de hábitat calculando el porcentaje de área ocupada por cada uno en las transectas<sup>4</sup>.

Con respecto al uso de la tierra, los hábitats identificados fueron clasificados según respondieran a un ambiente natural, agricultura, ganadería o forestación, evitando los centros urbanos. No se incluyeron áreas protegidas en los relevamientos, por lo que todos los ambientes relevados se encontraron en la matriz de uso antrópico. Sin embargo, el grado de uso fue variable y por lo tanto la clase “ambiente natural” se refiere a ambientes utilizados moderadamente (*e.g.*, ganadería extensiva, pasturas seminaturales). Para obtener una medida de la intensidad con que se desarrolló cada actividad, se procedió de manera similar a lo descrito en el párrafo anterior cuantificando distancias a lo largo de las transectas y calculando el porcentaje de tierra dentro de los 25 km destinado a cada uso.

Finalmente, se incluyeron siete variables climáticas reflejando tanto magnitudes absolutas como variabilidad en temperatura y precipitación, de acuerdo a su efecto potencial sobre las aves (Rotenberry 1978). Las variables consideradas fueron temperatura media del mes más cálido, temperatura media del mes más frío, amplitud

---

<sup>4</sup> Se utilizó la siguiente fórmula:

$$P_{\%} = 100 * (D_D + D_I) / 25 * 2$$

Donde  $D_D$  y  $D_I$  son las distancias cubiertas por un determinado tipo de hábitat a la derecha e izquierda del camino, y 25 (km) es la longitud de las transectas. Esta longitud se multiplicó por 2 por considerar ambos lados del camino

térmica media anual, precipitación media anual, la precipitación del trimestre estival y del trimestre frío, y la diferencia entre ambos como medida de estacionalidad pluvial. Los datos fueron obtenidos de una base creada para todo el país, organizada por localidad, en base a 30 años de registros (De Fina 1992). A cada transecta relevada se le asignaron valores correspondientes a la localidad más cercana con información disponible en la base de datos.

---

# Capítulo 3

## PATRONES REGIONALES DE ABUNDANCIA: PRUEBA DE MÚLTIPLES HIPÓTESIS

### Introducción

El rol del ambiente es fundamental en la determinación de los patrones espaciales de la abundancia de las especies (Brown 1984, Root 1988 a y b). Pero, ¿cuáles son los factores ambientales que determinan la variación espacial en los tamaños poblacionales? ¿Son todos los factores ambientales igualmente importantes o algunos tienen mayor influencia que otros sobre las especies? Este capítulo y los siguientes intentarán contestar estas preguntas.

Los patrones espaciales de abundancia de las especies son generados por varios factores, en algunos casos, autocorrelacionados espacialmente determinando gradientes ambientales (Brown 1984, Legendre 1993, Sagarin *et al.* 2006). Entonces, a lo largo de estos gradientes se generarán cambios en la abundancia de las especies. Sin embargo,

los factores determinantes de esos patrones pueden variar de un lugar a otro (Brown 1984); de alguna manera esto explicaría por qué a pesar de ser clara la existencia de “bandas de abundancia” dentro del rango de distribución de las especies (Gaston 1990) no hay consenso sobre las causas de esos patrones (Gaston 1990, McGill y Collins 2003). Este es el primer estudio explorando los posibles factores determinantes de los patrones regionales de abundancia en aves en la zona austral del Neotrópico, y considera los factores climáticos, la composición del paisaje y el uso de la tierra.

Los factores abióticos (*e.g.*, clima) afectan la distribución y abundancia de las especies aunque generalmente no actúan de manera aislada de los factores bióticos (*e.g.*, competencia, predación) (Brown *et al.* 1995). Sin embargo, la importancia relativa de los factores bióticos y abióticos varía de acuerdo a la región. MacArthur (1972) sugirió que el stress abiótico es el principal factor que afecta a la distribución y abundancia de las especies a altas latitudes, mientras que las interacciones bióticas se tornan más importantes en las zonas tropicales; así, la principal condición climática que parece determinar la abundancia de una especie y su distribución espacial es la temperatura (Lennon *et al.* 2000, Guisan y Hofer 2003, Seoane *et al.* 2003). Sin embargo, se ha documentado que las aves también varían sus abundancias en respuesta a otras condiciones climáticas, por ejemplo a gradientes de humedad y sequía (Willson y Comet 1996). Este capítulo incorpora distintas variables climáticas para explicar la variación espacial en la abundancia de las especies de aves a altas latitudes del Neotrópico.

La naturaleza es heterogénea. La heterogeneidad referida al espacio puede ser vista como una expresión de la complejidad o variedad de ambientes dentro de un área (Wiens 1995), determinando patrones en el paisaje (Forman 1995). Una idea con bastante aceptación es que la diversidad de especies se encuentra influenciada por el

arreglo espacial de los ambientes o hábitats en un área (*e.g.*, Kerr y Packer 1997, Diniz Filho *et al.* 2004). Se ha demostrado que la estructura del paisaje tiene fuerte influencia sobre la abundancia de muchas especies (Atauri y de Lucio 2001, Cleary *et al.* 2005, Michel *et al.* 2006). Por ejemplo, en el bosque boreal la comunidad de aves parece responder a aspectos relacionados a la composición del paisaje (Drapeau *et al.* 2000). En el Neártico se han observado diferentes respuestas a la estructura del paisaje entre grupos de aves migratorias y residentes (Flather y Sauer 1996). Este capítulo considera los aspectos más relevantes de la composición del paisaje para explicar los patrones regionales de abundancia de aves.

La naturaleza de los elementos que componen un paisaje puede variar entre ambientes originales y ambientes modificados por la acción antrópica (Antrop 2000). El uso de la tierra tiene fuerte influencia sobre la estructura y dinámica de los paisajes alterando sus patrones naturales (Miller *et al.* 1997), dado que ambos se definen a una misma escala espacial (Forman 1995, Farina 1998). Entonces, los paisajes naturales están cambiando y esto se debe principalmente a que el uso productivo de la tierra se encuentra en crecimiento tanto en intensidad como en extensión. Por otra parte, se sabe que las aves en muchas partes del mundo son afectadas significativamente (positiva o negativamente) por las actividades humanas (*e.g.*, Flather y Sauer 1996, Collar *et al.* 1997, Barnett *et al.* 2004). En el Viejo Mundo, con una historia de varios siglos de intensa actividad humana, los efectos del reemplazo de los ambientes naturales debido a la actividad del hombre sobre las aves son bien conocidos (*e.g.*, ver revisión de Vickery *et al.* 2001), incluso desde un enfoque continental (Donald *et al.* 2006). En el Neotrópico, el uso de la tierra, es decir la pérdida de hábitats como consecuencia de la actividad humana, es la principal causa de amenaza y extinción de aves (*e.g.*, Collar *et al.* 1997, Vickery *et al.* 1999, Fernández *et al.* 2003). Desde una perspectiva regional,

existe escasa evidencia acerca de los patrones espaciales de abundancia en aves y su relación con el uso de la tierra. La identificación de los factores que afectan la diversidad de especies es esencial para el desarrollo de estrategias de manejo y conservación de la biodiversidad.

El objetivo de este capítulo es analizar la influencia relativa de los factores ambientales más plausibles para explicar la variación espacial en la abundancia de aves a través de un gradiente ambiental que involucra a las principales ecorregiones de Argentina. Para ello, de acuerdo a lo expuesto en esta sección, se exploran tres hipótesis que establecen que a escala regional: 1- las condiciones climáticas, 2- la estructura del paisaje y 3- el uso de la tierra determinan principalmente los patrones espaciales de abundancia en aves. Específicamente, se ponen a prueba predicciones que derivan de dichas hipótesis: los cambios en la abundancia de las especies de aves a lo largo de una región están fuertemente asociados a cambios espaciales en 1- variables climáticas, 2- composición ambiental o de paisaje y 3- uso de la tierra, respectivamente.

## Métodos

### *Area de estudio*

El estudio se llevó a cabo cubriendo una extensión de aproximadamente 1700 km en dirección N-S principalmente, entre las localidades de Quimilí (27°39'S, 62°25'O) y Maquinchao (41°16'S, 68°43'O) (Fig 3.1). En total fueron abarcadas cinco ecorregiones de Argentina: 1) Chaco seco; 2) Arbustales; 3) Pastizales pampeanos; 4)

Arbustales de planicies y mesetas y 5) Estepa patagónica (Burkart *et al.* 2000, pero ver descripción en el Capítulo 2).

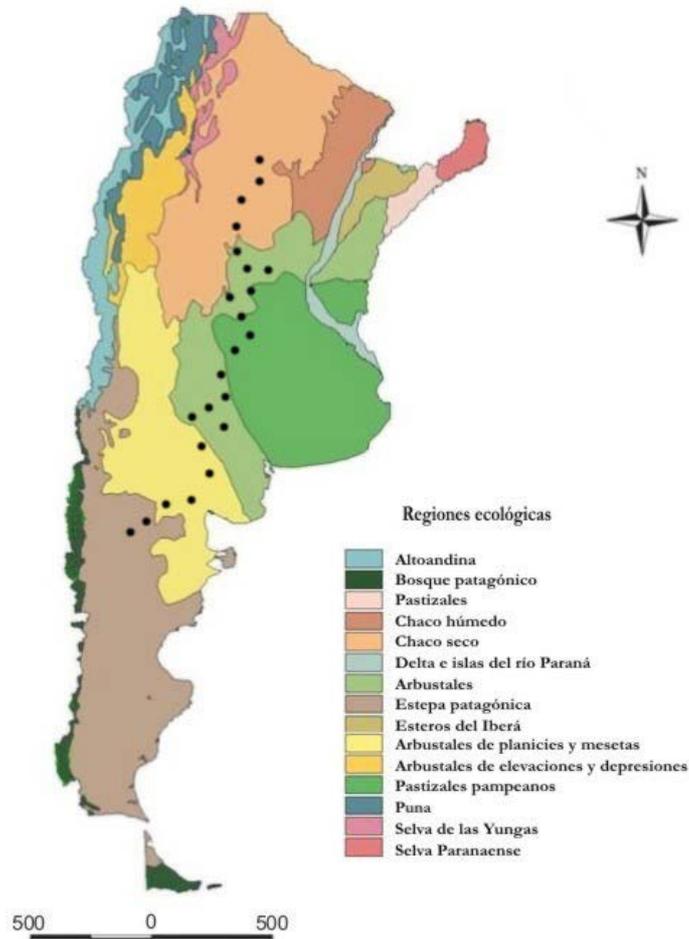


Figura 3.1. Ubicación de las transectas relevadas a lo largo del gradiente.

### *Variables explicatorias*

Los datos fueron colectados según la metodología descrita en el Capítulo 2. Se incluyeron variables climáticas, de composición del paisaje y de uso de la tierra (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Lista de las variables incluidas en los análisis en relación con el factor que representa cada una.

Factor	Variable
Clima	Temperatura media del mes más cálido (TC)
	Temperatura media del mes más frío (TF)
	Amplitud térmica media anual (AT)
	Precipitación total anual (PA)
	Precipitación media del trimestre invernal (PI)
	Precipitación media del trimestre estival (PE)
	Diferencia entre PE y PI (DP)
Paisaje	Proporción de bosque (B)
	Proporción de arbustal (Ab)
	Proporción de pasturas seminaturales (PS)
	Proporción de tierra con cultivos anuales (CA)
	Proporción de estepa (E)
Uso de la tierra	Proporción de campos pastoreados (P)
	Proporción de campos cultivados con maíz (M)
	Proporción de campos cultivados con trigo (T)
	Proporción de campos cultivados con girasol (G)
	Proporción de campos cultivados con soja (S)
	Proporción de campos arados (Ar)
	Proporción de campos con rastrojos ( R)

### *Análisis de datos*

Para analizar la estructura espacial de la abundancia de aves y de los factores explicatorios incluidos, se realizaron pruebas simples de Mantel, que determinan relaciones lineales entre dos grupos de datos basados en índices de distancias (Mantel 1967, Legendre y Legendre 1998). Teniendo en cuenta que la unidad experimental fue la transecta de 25 km, la distancia constituiría la disimilitud entre transectas. Se crearon matrices de “disimilitud” o distancia entre transectas en base a las abundancias de las especies de aves y en base a cada grupo de variables explicatorias (clima, ambientes, uso de la tierra) utilizando el índice de distancia euclidiana (van Torgeren 1995). También se creó una matriz de disimilitud entre transectas en base a su ubicación en el espacio, a partir de las coordenadas geográficas del punto central de las transectas. Si en la prueba de Mantel se rechaza la hipótesis nula, entonces las matrices están asociadas.

Una correlación positiva entre matrices significa que dos transectas cercanas tienden a ser parecidas y dos transectas alejadas tienden a ser diferentes con respecto a la abundancia de aves o factores explicatorios. Es decir, una correlación significativa entre matrices permitiría detectar la existencia de autocorrelación espacial en los datos. La autocorrelación espacial permite evidenciar la estructura espacial de los factores, reflejando un gradiente de condiciones (*e.g.*, climáticas, de paisaje, de uso de la tierra) o que la abundancia de las especies cambia gradualmente a lo largo del área de estudio.

Para identificar las variables con mayor influencia en los patrones de abundancia de las aves y examinar la respuesta de las especies a las distintas variables, se realizaron análisis de redundancia (RDA) (ter Braak 1995). Se realizó un análisis para cada factor explicatorio incluyendo las abundancias de las especies y las variables correspondientes. El RDA ordena a las especies en función de las variables explicatorias, maximizando las diferencias en las respuestas. El modelo final consta de ejes ortogonales que, del primero al último, explican porcentajes decrecientes de la varianza total en la abundancia de las especies. Estos ejes son combinaciones lineales de las variables explicatorias consideradas; se seleccionaron las variables que principalmente explican las diferencias en las respuestas de las especies, identificando aquellas con mayor grado de asociación a los ejes producto del RDA. Las variables seleccionadas de cada factor fueron incluidas en un nuevo análisis de redundancia. Se identificó en este caso la variable con mayor grado de asociación al primer eje del RDA, a partir de la cual fue posible inferir el factor que principalmente determina los patrones de abundancia de las especies de aves.

Finalmente, se verificó si las variables ambientales seleccionadas dieron cuenta de la estructura espacial de los datos. Para esto, del modelo final obtenido a partir del RDA se extrajeron los scores (coordenadas canónicas) para los ejes 1 y 2, de cada

transecta en base a la abundancia de las especies. Los scores del primer eje fueron relacionados con la o las variables principalmente asociadas al eje mediante regresiones simples o múltiples según correspondiera. Se realizó el mismo procedimiento con el segundo eje. Luego, se extrajeron los residuos para verificar si la porción de variabilidad no explicada por el modelo del RDA aún conservaba la estructura eventualmente detectada con la prueba de Mantel. La verificación se realizó generando correlogramas en base al índice de Moran (Legendre y Legendre 1998). Este índice, que varía entre  $-1$  y  $1$ , permite detectar autocorrelación espacial estimando correlación entre transectas teniendo en cuenta la distancia entre ellas.

## Resultados

Las pruebas de Mantel revelaron que tanto el clima como el uso de la tierra cambian gradualmente a lo largo de la región estudiada, encontrándose estos factores autocorrelacionados en el espacio ( $r_{Spearman} = 0.20$ ,  $p < 0.02$  y  $r_{Spearman} = 0.19$ ,  $p < 0.02$ , respectivamente). Los cambios en la composición de ambientes que caracterizan al paisaje, contrariamente, no resultaron graduales en el espacio dado que se detectó ausencia de autocorrelación espacial ( $r_{Spearman} = 0.14$ ,  $p = 0.09$ ). Esta ausencia de autocorrelación indica que los componentes del paisaje no se encuentran estructurados en el espacio en forma de gradiente.

A lo largo del gradiente luego de relevar las 22 transectas, se identificó un total de 11082 individuos pertenecientes a 157 especies de aves terrestres (Anexo 1). De acuerdo a la prueba de Mantel, las transectas caracterizadas a partir de las abundancias de cada una de las especies resultaron significativamente autocorrelacionadas

espacialmente ( $r_{Spearman} = 0.26$ ,  $p = 0.03$ ). Este resultado muestra que la abundancia de las aves cambia de manera gradual en el espacio y que cuanto más cerca se encontraron las transectas, más parecidas son en cuanto a la composición y abundancia de especies, mientras que transectas más alejadas resultaron diferentes en cuanto a la estructura y composición del ensamble de especies.

Los RDA permitieron analizar las principales variables asociadas a la estructura espacial de la abundancia de las especies de aves. El análisis de redundancia entre abundancia y variables climáticas generó un modelo significativo ( $p = 0.04$ ). El primer eje, altamente asociado a la amplitud térmica anual ( $r = -0.78$ ) explicó un 42.2% de la variabilidad total en la abundancia de las especies. Las principales variables asociadas al segundo eje del RDA fueron la precipitación media del trimestre invernal y la precipitación media anual ( $r = 0.79$  y  $r = 0.69$  respectivamente). Por lo tanto, los cambios espaciales en la amplitud térmica anual y las precipitaciones a lo largo del gradiente climático estudiado, resultaron las principales variables climáticas asociadas a los patrones espaciales de abundancia de las aves (Fig. 3.2).

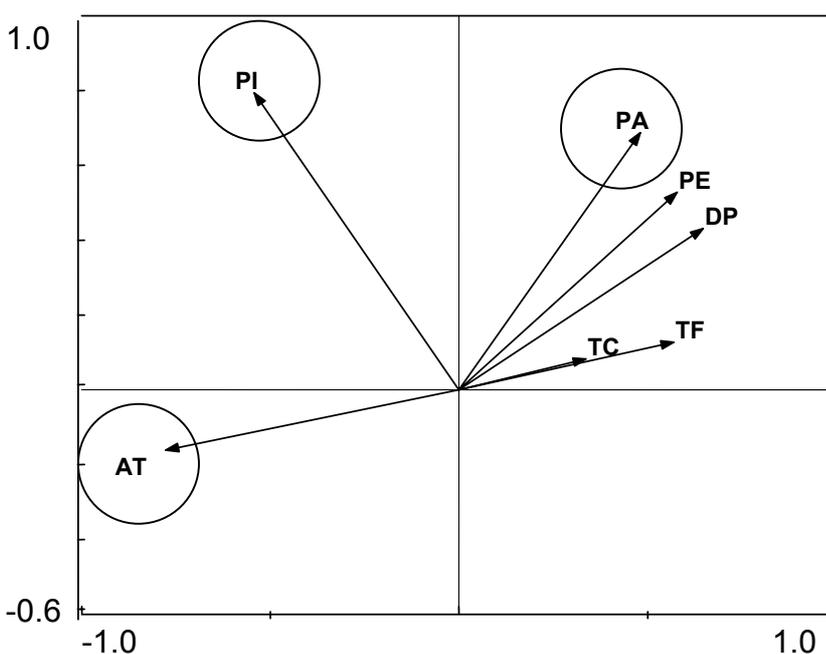


Figura 3.2. Modelo para explicar la variabilidad en la abundancia de las especies de aves generado por el RDA en base a variables climáticas. Se indican las variables principalmente asociadas al primer y segundo eje.

El RDA entre abundancia y componentes del paisaje arrojó un modelo significativo ( $p = 0.008$ ). El primer eje resultó asociado principalmente a la proporción del paisaje ocupado por pasturas seminaturales ( $r = 0.41$ ), explicando un 50.6% de la variabilidad total en la abundancia de las especies. Las principales variables asociadas al segundo eje del RDA fueron las proporciones del paisaje ocupadas por cultivos anuales ( $r = 0.89$ ), pasturas seminaturales ( $r = 0.84$ ), bosques ( $r = 0.59$ ) y en menor medida por los arbustales ( $r = 0.42$ ). Este eje incrementa la variabilidad de abundancia explicada a un 57%. Por lo tanto, con la excepción de la estepa, las demás variables del paisaje consideradas resultaron los principales determinantes de patrones espaciales de abundancia de aves terrestres (Fig. 3.3).

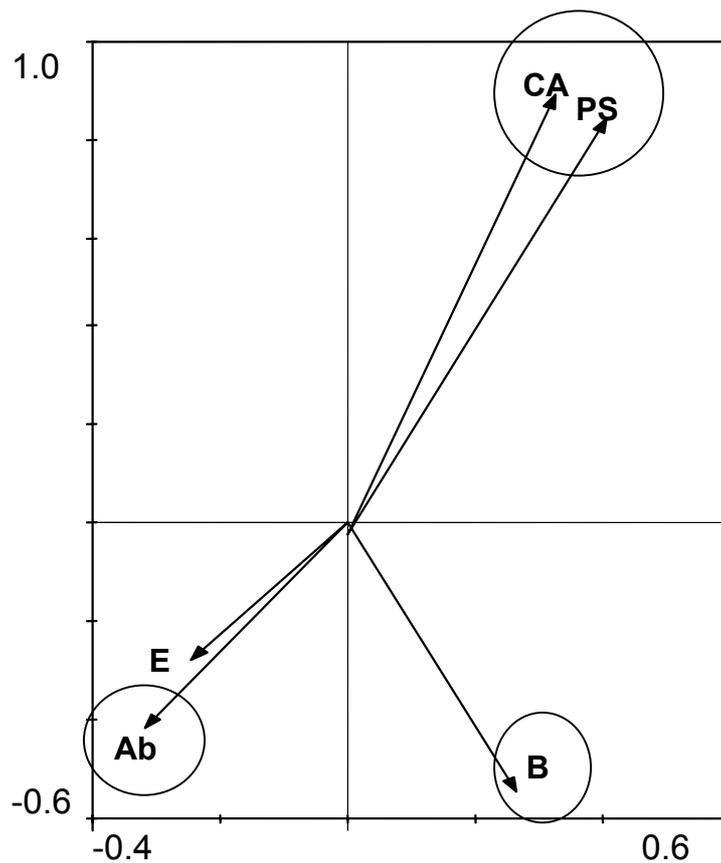


Figura 3.3. Modelo para explicar la variabilidad en la abundancia de las especies de aves generado por el RDA en base a los principales hábitats componentes del paisaje. Se indican las variables principalmente asociadas al primer y segundo eje

Si bien la agricultura como matriz fue relevante en la determinación de los patrones de abundancia observados, el modelo obtenido a partir del RDA para explicar estos patrones basado en el uso específico de la tierra no resultó significativo ( $p = 0.09$ ). De acuerdo a estos resultados, el uso particular al cual son destinados los campos (*e.g.*, pastoreo, cultivo de maíz, soja, trigo, etc.) no fue relevante para explicar los cambios observados en la abundancia de las poblaciones de aves.

De los modelos basados en el clima, la composición del paisaje y el uso de la tierra, se seleccionaron en total siete variables identificadas como las principales que influyen sobre la abundancia de las especies a lo largo del gradiente estudiado (Fig. 3.2 y 3.3). El modelo obtenido a partir del RDA basado en estas siete variables explicó satisfactoriamente los cambios espaciales en la abundancia de las especies de aves ( $p = 0.004$ ). El mayor porcentaje de la variabilidad en la abundancia de las especies (61.0%) fue explicado principalmente por la amplitud térmica media anual, dado que esta variable resultó con el mayor grado de asociación al primer eje arrojado por el RDA ( $r = -0.59$ ). Este porcentaje explicado se ve incrementado (68.1%) cuando se incorporan al modelo los componentes del paisaje en el segundo eje del RDA, principalmente las áreas abiertas representadas por las pasturas seminaturales y los cultivos anuales ( $r = 0.76$  y  $r = 0.77$  respectivamente) (Fig. 3.4 y 3.5). La amplitud térmica media anual explica la estructura espacial en la abundancia de las aves, principalmente a gran escala (transectas alejadas) quedando en los residuos autocorrelación a distancias más pequeñas (Fig. 3.6). La proporción de tierra con cultivos anuales y pasturas seminaturales dieron cuenta de la estructura espacial en la abundancia de las aves, ya que no se detectó autocorrelación en los residuos luego de relacionar las dos variables de paisaje con el segundo eje del modelo del RDA (Fig. 3.7).

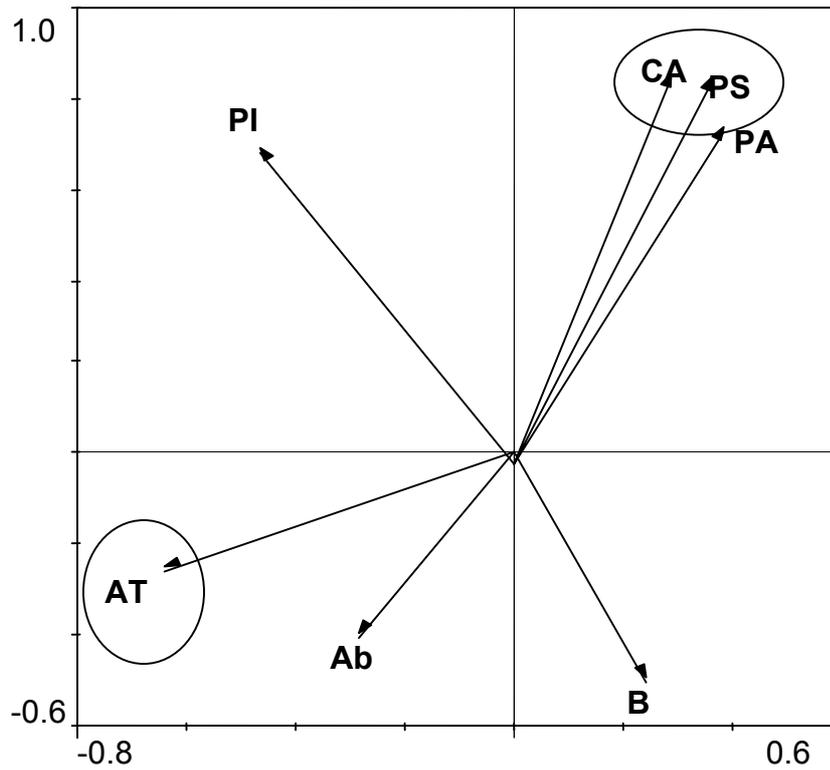


Figura 3.4. Modelo producto del RDA para explicar la variación espacial en la abundancia de las especies de aves. El primer eje, principalmente asociado a la amplitud térmica media anual (AT) explica un 61% de la variabilidad en las respuestas de las especies. El segundo eje, asociado a los cultivos anuales (CA) y pasturas seminaturales (PS) incrementa la explicación a un 68.1%.

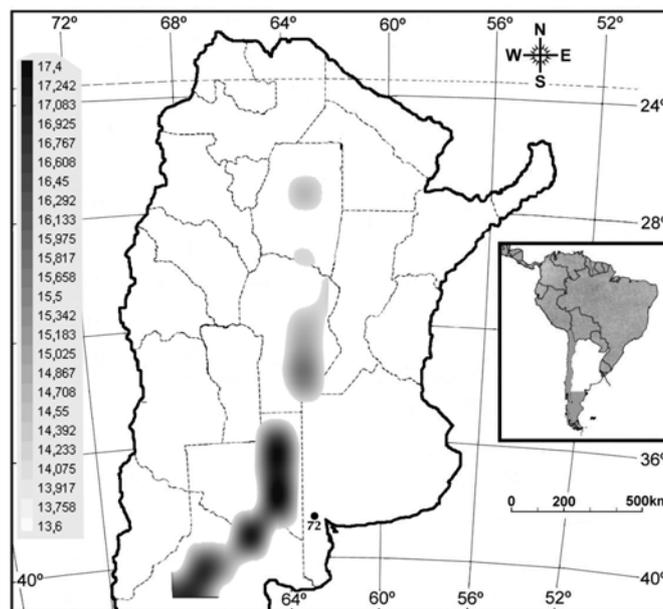


Figura 3.5. Variación geográfica de la amplitud térmica media anual (AT, °C), principal variable ambiental asociada a los cambios en la abundancia de las especies.

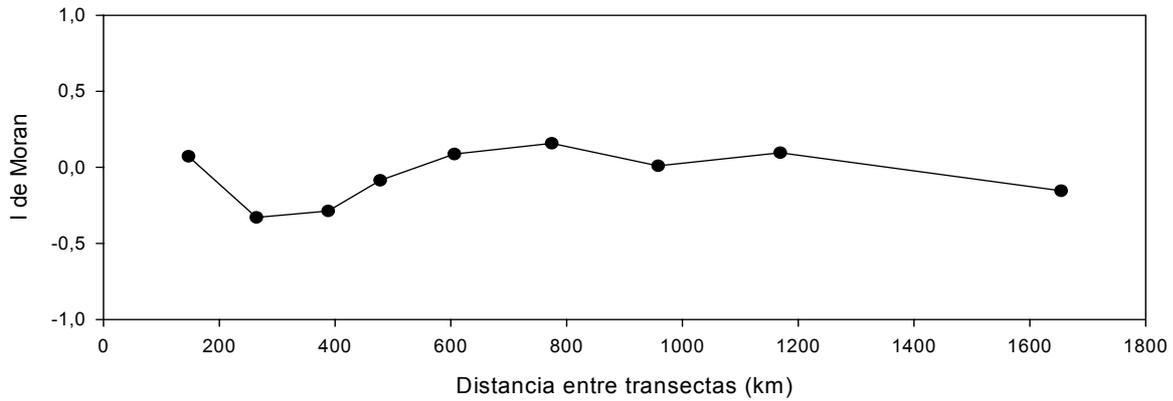


Figura 3.6 Correlograma mostrando autocorrelación espacial en los residuos de los scores para el primer eje del RDA, correspondientes a las 22 transectas y en base a las abundancias de las especies de aves registradas, luego de ser relacionados funcionalmente con la amplitud térmica media anual (AT). La variable explica la estructura espacial de los datos a gran escala (más de 400 km de distancia entre transectas).

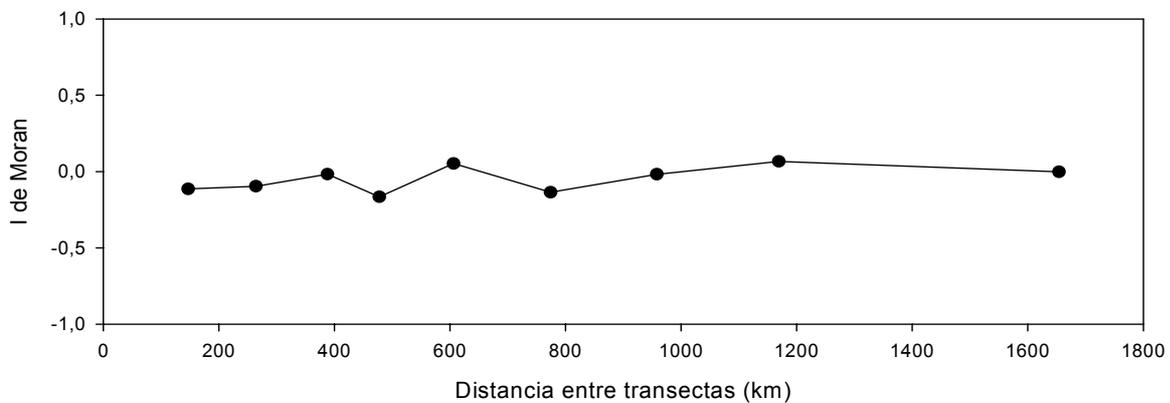


Figura 3.7 Correlograma mostrando autocorrelación espacial en los residuos de los scores para el segundo eje del RDA, correspondientes a las 22 transectas y en base a las abundancias de las especies de aves registradas, luego de ser relacionados funcionalmente con la proporción de tierra con cultivos anuales (CA) y pasturas seminaturales (PS). Las variables complementan lo explicado por la amplitud térmica media anual (AT), dado que explican la estructura espacial de los datos a una escala menor que la AT (menos de 400 km de distancia entre transectas).

## Discusión

El análisis simultáneo de factores determinantes de la abundancia de las especies, basado en diferentes potenciales explicaciones acerca de las causas de la variación espacial en la abundancia a través de una región, permitió comparar el poder explicatorio relativo de cada uno de ellos. El resultado principal es que la variación espacial en la abundancia de las especies de aves a lo largo de las ecorregiones que ocupan el cono sur de la región Neotropical se encuentra determinada primariamente por el clima. Esto soporta a la hipótesis climática. De manera secundaria, los patrones espaciales de abundancia de las aves se encuentran explicados por cambios en la superficie ocupada por los ambientes que componen el paisaje, principalmente por las áreas abiertas determinadas por las pasturas seminaturales y la agricultura. En sistemas templados del hemisferio norte el clima resultó un factor clave en la determinación de la abundancia de aves a escala regional (Emlen *et al.* 1986, Tellería y Santos 1993, Storch *et al.* 2003) y continental (Root 1988b, Forsman y Monkkonen 2003). A escala regional, Flather y Sauer (1996) encontraron que a lo largo de un gradiente latitudinal el paisaje explica los cambios en la abundancia de las especies de aves, sin tener en cuenta explicaciones alternativas.

Los resultados dieron evidencia de la existencia de autocorrelación espacial en las transectas basadas en abundancia de las especies de aves, mostrando que los cambios en el espacio son graduales. Este tipo de análisis, sin embargo, no provee evidencias acerca de los factores causales ni de los mecanismos determinantes de esos patrones (Hawkins *et al.* 2003), sino que provee una herramienta para la identificación y descripción del patrón que se intenta explicar. Las pruebas de Mantel para clima y uso de la tierra revelaron la existencia de gradientes espaciales de estos factores.

Contrariamente, la composición del paisaje no cambió de manera gradual en el espacio. Este hecho podría deberse a cuestiones metodológicas. Es posible que la disposición de las transectas (*i.e.*, la separación de 100 km entre ellas) no haya permitido detectar las transiciones entre biomas y que el paisaje haya sido registrado de a “saltos”. Es decir, es posible que el gradiente haya existido pero no fue detectado.

El clima fue el factor con mayor influencia sobre los patrones de abundancia de las aves en la región de estudio. La amplitud térmica media anual resultó la principal variable climática asociada a los cambios espaciales en la abundancia de las especies, indicando que las especies en la porción austral de la región Neotropical son especialmente sensibles a la estacionalidad térmica anual. Las precipitaciones también resultaron relevantes para explicar las diferentes respuestas de la abundancia. Sin embargo, los efectos climáticos son variados y también lo son las respuestas de las especies. Mientras que algunas se encuentran positivamente asociadas a un aumento en la estacionalidad otras muestran una respuesta opuesta respondiendo positivamente a una mayor estabilidad térmica anual. Las explicaciones a estas respuestas son variadas y varios mecanismos pueden asociarse a cada una de ellas. De hecho, para una misma especie, el clima puede explicar el patrón espacial de abundancia que presenta en una región, pero haber más de un mecanismo operando dependiendo de la ubicación dentro del rango geográfico de la especie. Redpath *et al.* (2002), por ejemplo, encontraron que el patrón espacial de abundancia de una única especie era explicado por la temperatura, pero que en un extremo del rango geográfico de la especie la temperatura se relacionaba a limitaciones ecológicas (*e.g.*, disponibilidad de recursos, tasa reproductiva), y en el extremo opuesto la temperatura reflejaba limitaciones fisiológicas (*e.g.*, termorregulación). Este trabajo no pone a prueba ningún mecanismo en particular. Sin embargo, se encontró que la estacionalidad resultó la principal explicación de la

variación latitudinal en la abundancia de las aves. Las diferencias en la temperatura a lo largo del año influyen sobre la disponibilidad de recursos para las aves (Emlen *et al.* 1986) especialmente en la época no reproductiva (Ricklefs 1980). Existen evidencias directas (Ricklefs 1980) e indirectas a través del clima (Emlen *et al.* 1986) que indican que la estacionalidad de los recursos, más que el nivel absoluto de los mismos, tiene fuertes efectos sobre parámetros reproductivos (*i.e.*, tamaño de la puesta de huevos) o sobre la abundancia de las especies de aves. Así, estos resultados soportan la idea de que el mecanismo subyacente a estos patrones espaciales se encuentra en la ecología más que en la fisiología de las especies.

La composición del paisaje mostró tener influencia sobre los patrones de abundancia de las especies, explicando un porcentaje alto de la variabilidad de las respuestas. En un principio, más que una única variable, casi todas las variables consideradas contribuyeron a explicar los patrones de abundancia. Este resultado era de esperarse teniendo en cuenta que la composición del paisaje no resultó estructurada en el espacio en forma de un gradiente a la escala de estudio. Así, resultó necesaria la contribución de todos los componentes para explicar la variación espacial en la abundancia de las especies en función de este factor. Los componentes del paisaje, tal como fueron clasificados, representaron matrices típicas de las ecorregiones abarcadas. Por lo tanto, es posible que los resultados reflejen respuestas de las especies a los distintos biomas. Zurita *et al.* (2006) encontraron que en selvas subtropicales las aves suelen responder a la cantidad de bioma original.

El rol del uso de la tierra en la determinación de los patrones de abundancia de las especies resultó, aparentemente, controversial. Por un lado, el uso de la tierra incorporado como un componente del paisaje debido al tipo de ambiente que genera (*i.e.*, ambientes agrícolas dominados por cultivos anuales y pasturas seminaturales para

pastoreo) resultó con alto grado de asociación a los patrones de abundancia de las aves. Por el otro lado, un modelo basado en los usos específicos no explicó los cambios en el espacio en la abundancia de las aves. Es decir, las aves no respondieron al tipo particular de actividad que se desarrolla en los distintos campos. Estos resultados indican que el uso de la tierra determina matrices que afectan de manera significativa a las aves, independientemente de los usos específicos a los cuales son sometidos los distintos campos. A una escala menor, las evidencias previas indican que las especies de aves son sensibles a la composición de la matriz agrícola, mostrando cambios en sus abundancias como respuesta a la actividad específica desarrollada (*e.g.*, Leveau y Leveau 2004, Barnett *et al.* 2004). De todas maneras, esta hipótesis se explora más en detalle y en distintos marcos conceptuales en los capítulos siguientes.

---



# Capítulo 4

## PATRONES DE ABUNDANCIA DENTRO DE UNA REGION: RESPUESTA A CAMBIOS EN EL USO DE LA TIERRA

### Introducción

Alrededor del mundo los sistemas de pastizal han sido profundamente transformados por agricultura. La creciente intensidad del uso de la tierra puede tener un rol relevante en la reciente (Peterjohn y Sauer 1999, Vickery *et al.* 1999) y quizá futura (Sala *et al.* 2000) disminución de las poblaciones de aves de pastizal. De todas maneras, se pueden esperar diferentes patrones en la abundancia de aves asociados a la actividad agrícola; mientras que algunas especies pueden verse afectadas negativamente por la intensificación en el uso de la tierra, otras pueden adaptarse exitosamente al reemplazo de hábitats (Bucher y Nores 1988, O'Connor *et al.* 1999).

La región Pampeana es una de las zonas más productivas del mundo, actualmente casi completamente transformada a la agricultura (León *et al.*, 1984). En el

siglo XVII, la pradera original fue modificada por la introducción de animales para ganadería desde Europa. Durante los dos siglos siguientes, “las pampas” fueron utilizadas para la actividad ganadera con muy pocos establecimientos humanos. El siglo XIX fue testigo de una secuencial y completa ocupación humana de la región. Primero, el incremento en el mercado de los valores del ganado y de la tierra trajo como consecuencia la subdivisión de la tierra mediante alambrados y la siembra de pasturas, intensificando la actividad ganadera. Segundo, la introducción de semillas de cereal y de las vías de ferrocarril comenzó con la agricultura con arado, y con el asentamiento de poblaciones humanas junto al ferrocarril. Pero en el siglo XX la región sufrió una rápida e intensa transformación a la agricultura, durante la llamada “revolución agrícola” (Giberti 1981, Molinari 1987). Durante ese periodo las praderas originales sufrieron cambios profundos, como consecuencia de los efectos combinados de la siembra con arado que reemplazó parcialmente a la ganadería con pasturas, y del desarrollo de la agricultura intensiva (Soriano 1991). Esas alteraciones tuvieron una influencia muy fuerte en las poblaciones de aves. Actualmente en la región Pampeana, hay 45 especies de aves con un status de conservación preocupante (Narosky y Di Giacomo 1993).

Las pocas series de datos existentes tomadas durante largos periodos de tiempo, básicamente muestran las respuestas de las aves al incremento de las actividades en la agricultura ocurridas en el siglo XX en Europa (*e.g.*, Vickery *et al.* 2001) o en Estados Unidos (*e.g.*, Peterjohn y Sauer 1999). Contrariamente a otras regiones con mayor desarrollo económico (como Canadá, Estados Unidos y Gran Bretaña) donde grandes series de datos sobre abundancia de aves fueron compiladas desde mediados del último siglo, la región Pampeana no posee series de datos organizadas. Por lo tanto, las posibles contracciones en los rangos geográficos de las especies durante la transformación agrícola sólo pueden ser inferidas (Bucher y Nores 1988, Tubaro y

Gabelli 1999). Afortunadamente, en la región Pampeana existe un gradiente espacial Norte-Sur que va desde un escenario preponderantemente agrícola hasta uno preponderantemente ganadero. Este gradiente se debe a una productividad decreciente de las tierras debido principalmente a las características geomorfológicas de la región y no a la variabilidad climática (INTA 1990). Esta condición geográfica permite estudiar las asociaciones entre la abundancia de aves y el uso de la tierra a lo largo de un gradiente espacial de intensidad agrícola.

Es esperable que el tipo de uso de la tierra tenga influencia sobre la abundancia de las aves. Dado que el pastoreo es menos intenso y menos invasivo que la agricultura (no se utilizan químicos, ni tratamientos mecánicos), es esperable que produzca un impacto negativo menor en las poblaciones de aves. De todas maneras, escenarios mixtos en cuanto al tipo de trabajo de la tierra pueden tener un rol importante en la dinámica estacional de las poblaciones de aves (Atkinson *et al.* 2002). Dado un escenario particular, las aves podrían ser beneficiadas por componentes particulares ya sea de la agricultura o de la ganadería (*e.g.*, algún cultivo o forraje) (Vickery *et al.* 2001, Beecher *et al.* 2002, Barnett *et al.* 2004).

El objetivo de este capítulo es identificar y analizar los patrones de abundancia de aves a lo largo del gradiente agrícola-ganadero de la región Pampeana. Para esto, se exploran las asociaciones y tipos de respuestas de la abundancia de aves a la intensidad de la actividad agrícola, basados en relevamientos tanto de las aves como del uso de la tierra a lo largo del gradiente. También se analizan las asociaciones significativas para identificar las variables específicas asociadas a la abundancia de aves dentro de los escenarios tanto de agricultura como de ganadería.

## Métodos

### Área de estudio

Se estudió el patrón de abundancia de las especies a lo largo del gradiente N-S agrícola-ganadero de la región Pampeana (ver Capítulo 2 para descripción). El gradiente se localizó en la provincia de Buenos Aires, abarcando aproximadamente 400 km entre las localidades de Pergamino y Rauch (Fig. 4.1).



Figura 4.1. Ubicación de las transectas relevadas a lo largo del gradiente agrícola-ganadero.

### *Relevamiento de aves*

Para estimar la abundancia de las especies se seleccionaron 18 transectas de 25 km de largo separadas entre sí por aproximadamente 50 km, de acuerdo a la disponibilidad y accesibilidad de los caminos (Fig 4.1). Los relevamientos se realizaron en primavera; la técnica de utilizada se detalla en el Capítulo 2.

### *Variables explicatorias*

Los datos fueron colectados según la metodología descrita en el Capítulo 2. Se tuvo en cuenta el tipo específico de actividad desarrollada en cada campo (Tabla 4.1). Para cada transecta, la proporción de tierra destinada a la agricultura se obtuvo sumando las proporciones de los tipos específicos relacionados con este uso. Se procedió de manera similar para obtener la proporción total de tierra por transecta destinada al uso ganadero.

Tabla 4.1. Lista de usos específicos de la tierra observados durante los relevamientos a lo largo del gradiente agrícola ganadero de la región Pampeana.

Uso de la tierra	Tipo específico de actividad
Agrícola	cultivos de avena (Av)
	cultivos de maíz (M)
	cultivos de trigo (T)
	cultivos de girasol (G)
	cultivos de soja (S)
	campos arados (Ar)
	campos con rastrojos (R)
Ganadero	pasturas altas con ganado (>50 cm de altura) (PAG)
	pasturas bajas con ganado (<50 cm de altura) (PBG)
	pasturas para pastoreo* (>50 cm de altura) (PA)
	pasturas pastoreadas* (<50 cm de altura) (PB)

---

\* sin presencia de ganado

### *Análisis de datos*

El primer paso fue verificar la existencia de un real gradiente agrícola-ganadero. Para esto, se realizó una prueba de tendencias de Cox-Stuart (Siegel y Castellan 1988) para estudiar la disminución en la proporción de tierra destinada a los cultivos anuales con el incremento de la latitud.

Con el propósito de explorar relaciones funcionales entre la abundancia de las especies de aves y el gradiente agrícola, el análisis estadístico involucró modelos simples de regresión (lineales y polinomiales de segundo grado) (ter Braak y Looman 1995). La abundancia de cada especie fue relacionada al porcentaje de tierra destinada al uso agrícola. Para cada especie, se identificó el modelo con mejor ajuste al seleccionar el modelo que presentó un coeficiente de regresión significativo y mayor valor de coeficiente de determinación (porcentaje explicado de la variabilidad en la abundancia de las especies). Fueron incluidas en el análisis únicamente aquellas especies registradas en al menos cuatro transectas (es decir, en más del 20% de las transectas) y se descartaron las otras especies dado que no es posible inferir un patrón espacial de abundancia en especies presentes en menos de cuatro transectas. Este procedimiento involucró el análisis de un gran número de regresiones llevando a que se incremente la probabilidad de encontrar relaciones espurias. Si el nivel de significación de cada prueba es del 5%, la probabilidad global de cometer el error de tipo I se ve incrementada y se rechazaría una hipótesis nula verdadera (en este caso, esto llevaría a concluir que la abundancia de una especie es influenciada por los cambios en el uso de la tierra cuando en realidad no lo es). Si bien hay formas de controlar este problema, existe controversia en si esto es o no adecuado (Moran 2003). Los métodos para controlarlo son muy conservativos, lo cual produce un incremento en la probabilidad de

cometer el error de tipo II (Roback y Askins 2005). En este análisis, este error llevaría a concluir que no hay efecto del uso de la tierra sobre la abundancia de una especie cuando en realidad sí la hay. Teniendo en cuenta las implicancias de cada uno de los errores, se adoptó el criterio de no controlar la probabilidad de error de tipo I para evitar un incremento en la probabilidad de error de tipo II.

La identificación de las variables asociadas a la abundancia de las aves dentro de los escenarios agrícola y ganadero fue obtenida a través de Análisis de Redundancia (RDA). Esta técnica, explicada con mayor detalle en el Capítulo 3, es utilizada cuando existe una relación lineal entre las variables dependientes e independientes y ordena a las especies en función de las variables ambientales (ter Braak 1995, Legendre y Legendre 1998). En el escenario agrícola, el RDA incluyó la abundancia de aquellas especies que componen la comunidad de aves en este tipo de ambientes (es decir, las especies positivamente relacionadas al porcentaje de tierra destinada a la agricultura y las especies aparentemente no sensibles al gradiente). Como variables ambientales, se consideraron los porcentajes de tierra con un tipo de cultivo en particular o aquellos en donde es evidente la acción de maquinaria con fines agrícolas (arado, rastra, etc.). En el escenario ganadero, las variables ambientales consideradas fueron los porcentajes de tierra que presentaron evidencia de que en ellas se desarrolla ese tipo de actividad (presencia de ganado, presencia de pasturas para forraje, potreros sin ganado pero con evidencias claras de pisoteo, potreros en descanso, etc.). Se incluyeron las especies positivamente asociadas a la actividad ganadera y las especies no sensibles al gradiente. Se puso a prueba la significación del modelo realizando una prueba de Monte Carlo. Para tener en cuenta el efecto de autocorrelación espacial y evitar correlaciones espurias entre las especies y el ambiente, antes de correr los RDA se realizaron pruebas simples de Mantel (Legendre y Legendre 1998). Se correlacionaron matrices de distancia

basadas en abundancia y en posición geográfica (latitud y longitud) por transecta. También se controló el efecto de autocorrelación espacial correlacionando matrices de distancia basadas en variables ambientales y posición geográfica. Se construyeron dos conjuntos de matrices, uno para cada escenario, basadas en las propiedades del índice de distancia euclidiana (van Tongeren 1995).

## Resultados

### *Descripción del gradiente*

La existencia de un verdadero gradiente N-S en la región Pampeana fue verificada (Cox Stuart:  $K = 0$ ;  $p \leq 0.004$ ) (Fig 4.2). El gradiente agrícola fue cubierto completamente en los aproximadamente 400 km de relevamiento, comprendiendo desde un escenario predominantemente agrícola en el norte (87% de tierra destinada a agricultura) pasando por un escenario mixto hasta un escenario predominantemente ganadero en el sur (91% de tierras dedicados a la ganadería) (Fig 4.3 y 4.4). En la región, el incremento en la proporción de tierra utilizada para agricultura implicó una disminución complementaria en la proporción de tierra utilizada para ganadería, debido a que el territorio esta casi exclusivamente dedicado a estas dos actividades (Fig 4.5). Por lo tanto, una respuesta positiva a la agricultura implica necesariamente una respuesta negativa a la ganadería y viceversa.

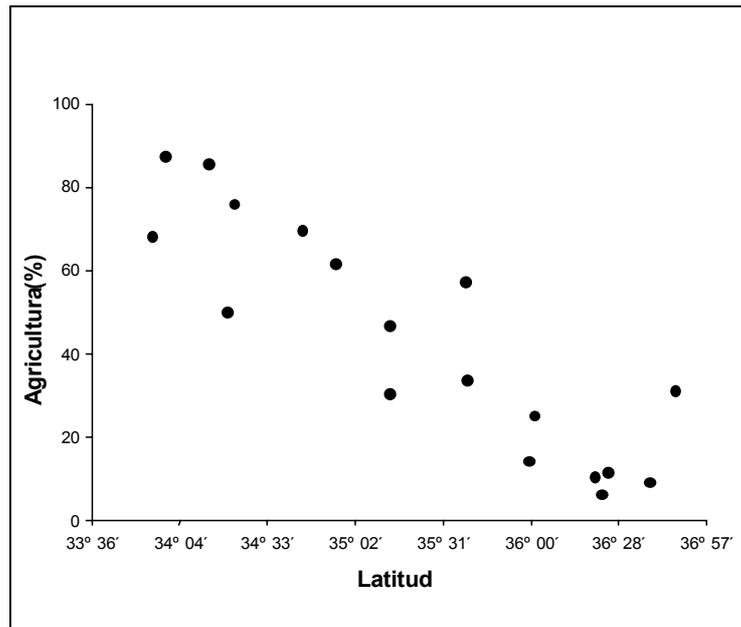


Figura 4.2. Gradiente latitudinal de intensidad agrícola.



Figura 4.3. Escenario agrícola. Aspecto, a partir de una imagen satelital, correspondiente a la zona dedicada exclusivamente a la agricultura.



Figura 4.4. Escenario ganadero. Aspecto, a partir de una imagen satelital, de la zona dedicada exclusivamente a la ganadería

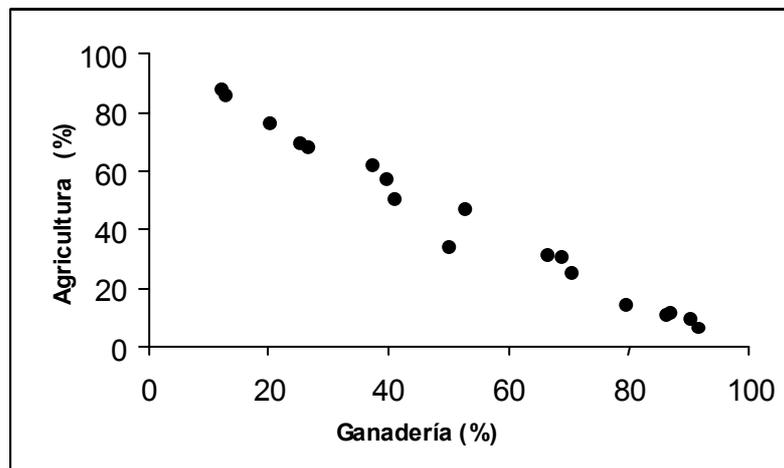


Figura 4.5. Complementariedad entre el porcentaje de tierra destinado a la agricultura y a la ganadería a lo largo del gradiente de estudio.

*Patrones regionales de abundancia de aves*

Se registraron 58 especies de aves terrestres (representando 24 familias) y se hicieron 10969 identificaciones individuales. Los estudios de abundancia fueron realizados sobre un total de 43 especies (representando 19 familias) las cuales fueron registradas en más del 20% de las transectas (Tabla 4.2).

Los análisis de regresión mostraron que la variación espacial en la abundancia 20 especies de aves (47% del total de especies estudiadas) estaba relacionada con el porcentaje de tierra destinada a la agricultura (y por consiguiente también a la ganadería) a lo largo del gradiente (Tabla 4.2). Este gradiente Norte-Sur explicó entre el 25% y el 65% de la variación espacial en la abundancia de aves.

#### 4. Respuestas a cambios en el uso de la tierra

Especie	Abreviación	F	Tipo de respuesta
<i>Nothura maculosa</i>	Not mac	NS	
<i>Chauna torquata</i>	Cha tor	9.516**	Neg
<i>Elanus leucurus</i>	Ela leu	NS	
<i>Rostrhamus sociabilis</i>	Ros soc	NS	
<i>Circus buffoni</i>	Cir buf	NS	
<i>Buteo magnirostris</i>	But mag	NS	
<i>Caracara plancus</i>	Car pla	12.028**	Neg
<i>Milvago chimango</i>	Mil chi	NS	
<i>Vanellus chilensis</i>	Van chi	7.281*	Neg
<i>Larus maculipennis</i>	Lar mac	3.772*	Unimodal
<i>Columba picazuro</i>	Col pic	NS	
<i>Zenaida auriculata</i>	Zen aur	9.304**	Neg
<i>Columbina picui</i>	Col picu	9.055**	Pos
<i>Leptotila verreauxi</i>	Lep ver	NS	
<i>Myiopsitta monacha</i>	Myi mon	NS	
<i>Guira guira</i>	Gui gui	9.480**	Pos
<i>Athene cunicularia</i>	Ath cun	NS	
<i>Colaptes melanochloros</i>	Col mel	NS	
<i>Colaptes campestris</i>	Col cam	4.049*	Neg
<i>Furnarius rufus</i>	Fur ruf	3.734*	Bimodal
<i>Anumbius annumbi</i>	Anu ann	NS	
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	Pyr rub	NS	
<i>Hymenops perspicillata</i>	Hym per	5.594*	Neg
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Tyr mel	NS	
<i>Tyrannus savana</i>	Tyr sav	10.118**	Neg
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Pit sul	NS	
<i>Tachycineta leucorrhoa</i>	Tac leu	4.897*	Neg
<i>Progne tapera</i>	Pro tap	8.085*	Neg
<i>Troglodytes aedon</i>	Tro aed	12.113**	Pos
<i>Mimus saturninus</i>	Mim sat	NS	
<i>Anthus correndera</i>	Ant cor	6.607**	Neg
<i>Sporophila caerulea</i>	Spo cae	NS	
<i>Sicalis flaveola</i>	Sic fla	NS	
<i>Sicalis luteola</i>	Sic lut	14.561**	Neg
<i>Embernagra platensis</i>	Emb pla	5.734*	Neg
<i>Ammodramus humeralis</i>	Amm hum	19.450**	Pos
<i>Zonotrichia capensis</i>	Zon cap	7.809*	Pos
<i>Pseudoleistes virescens</i>	Pse vir	18.093**	Neg
<i>Agelaius thilius</i>	Age thi	NS	
<i>Agelaioides badius</i>	Age bad	NS	
<i>Molothrus bonariensis</i>	Mol bon	NS	
<i>Molothrus rufoaxillaris</i>	Mol ruf	NS	
<i>Sturnella supercilialis</i>	Stu sup	NS	

Tabla 4.2. Lista de especies registradas en más del 20% de las transectas, indicando el tipo de respuesta (positiva, negativa, unimodal o bimodal) al incremento en el porcentaje de tierra agrícola. Sobre los resultados significativos se detallan valores de  $F$  y  $p$  (\*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ )

La respuesta de las aves al gradiente agrícola-ganadero defirió entre las especies. Se identificaron cuatro patrones de respuesta a la agricultura: 1) Respuesta negativa a la agricultura (la abundancia disminuye con el aumento en la proporción de tierra agrícola) (Fig. 4.6a-c); 2) Respuesta positiva a la agricultura (la abundancia aumenta con el aumento en la proporción de tierra agrícola) (Fig. 4.6d y e); 3) Respuesta positiva al uso mixto de la tierra (mayor abundancia en zonas de uso mixto comparado con zonas exclusivamente agrícolas o ganaderas) (Fig. 4.6f); y 4) Respuesta negativa al uso mixto de la tierra (menor abundancia en zonas de uso mixto comparado con zonas exclusivamente agrícolas o ganaderas) (Fig. 4.6g).

La mayoría de las especies mostró una respuesta negativa al incremento en el porcentaje de tierra dedicado a la agricultura. De las 20 especies que respondieron al gradiente, 13 (65%) mostraron una disminución en la abundancia a medida que incrementó el porcentaje de tierra agrícola. Sin embargo, no todas las respuestas negativas fueron iguales. Se encontraron respuestas lineales y polinómicas de 2<sup>do</sup> grado (Fig. 4.6a-c). Además, la abundancia de cinco especies (25%) resultó positivamente asociada al incremento en la superficie agrícola, mostrando respuestas lineales y polinómicas de 2<sup>do</sup> grado (Fig. 4.6d y e). Una especie fue más abundante en zonas de uso mixto de la tierra en comparación con zonas de uso exclusivo de agricultura o ganadería, mostrando una respuesta unimodal a cambios en la agricultura (Fig. 4.6f). Por el contrario, otra especie mostró una respuesta bimodal, con menor abundancia en zonas de utilización mixta en comparación con zonas exclusivamente agrícolas o ganaderas (Fig. 4.6g).

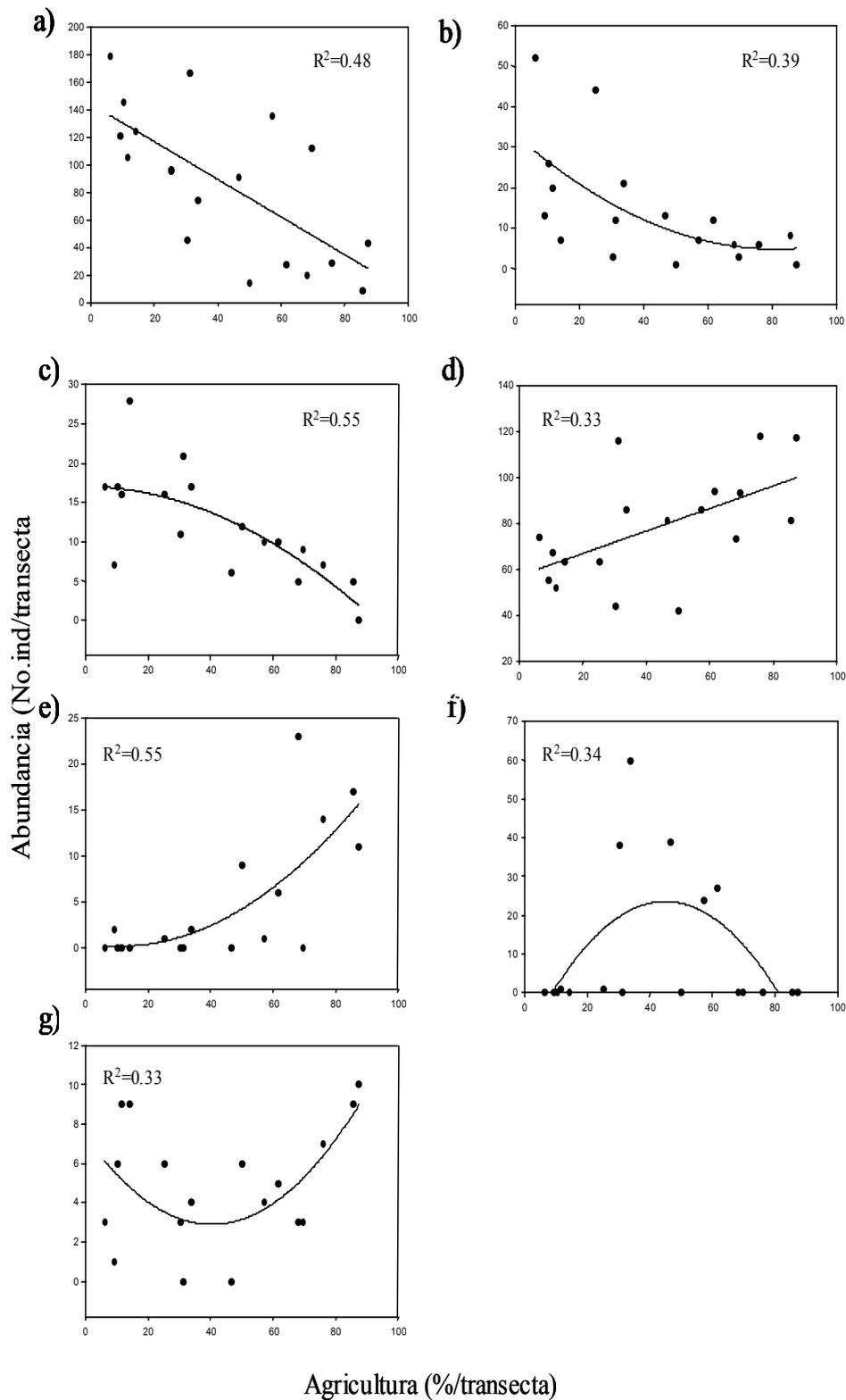


Figura 4.6. Respuestas de las aves al gradiente agrícola de la región Pampeana. Se encontraron siete respuestas distintas: a) lineal negativa (e.g., *Sicalis luteola*), b) y c) polinómica de segundo grado negativa (e.g., *Tachycineta leucorrhoa* y *Zenaida auriculata*, respectivamente), d) lineal positiva (e.g., *Zonotrichia capensis*) y e) polinómica de segundo grado positiva (e.g., *Columbina picui*), f) unimodal (e.g., *Larus maculipennis*), g) bimodal (e.g., *Furnarius rufus*).

### *Uso específico de la tierra asociado a la abundancia de aves*

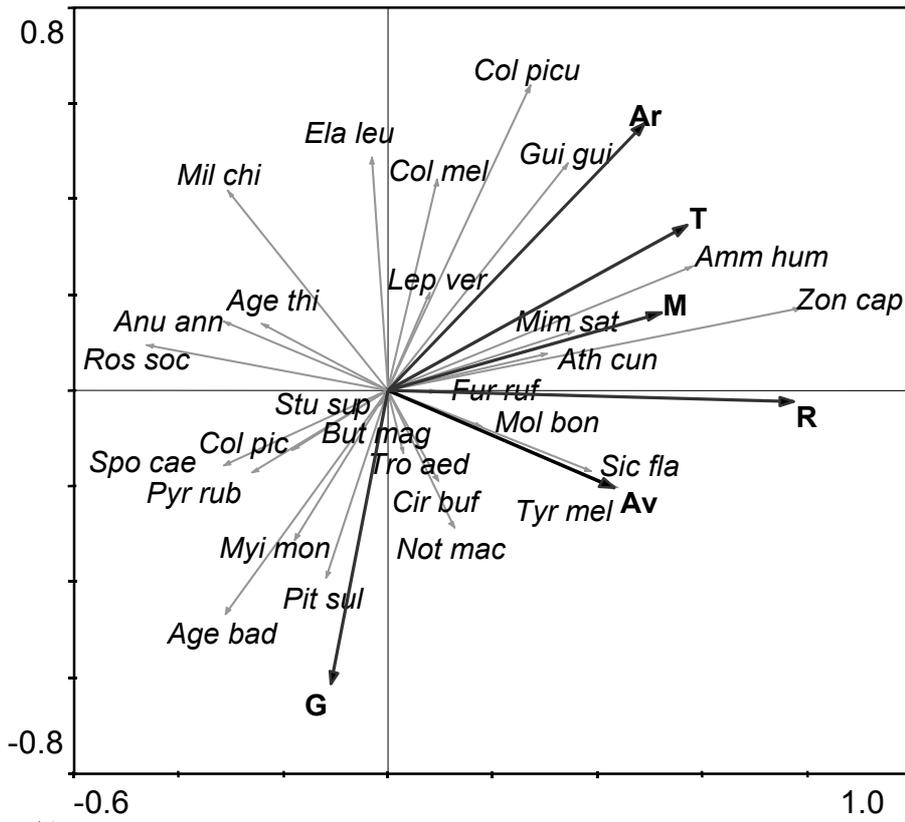
Mediante la prueba de Mantel se demostró ausencia de autocorrelación espacial entre las transectas basado en el tipos específicos de actividades desarrolladas en los campos y en la abundancia de aves dentro de cada tipo de escenario agrícola ( $p > 0.05$  en todos los casos). Por lo tanto, se estudió la influencia de cada tipo específico de actividad sobre la abundancia de las aves mediante análisis de redundancia<sup>5</sup>. Los RDAs mostraron que algunas especies estaban muy asociadas a un tipo de campo en particular. Por ejemplo, la abundancia de *Sicalis flaveola* se encontró altamente asociada con el porcentaje de campos sembrados con avena en el escenario agrícola (Fig. 4.7a), y *Tyrannus savana* estaba muy asociada con los campos pastoreados en el escenario ganadero (Fig. 4.7b).

Los resultados obtenidos de la prueba de Monte Carlo revelaron que la estructura del escenario agrícola no afectó a la comunidad de aves dado que no se obtuvo un modelo significativo ( $p = 0.292$ ). En cambio, en el escenario ganadero las distintas actividades desarrolladas en los campos mostraron un efecto significativo estructurando la comunidad de aves ( $p = 0.002$ ). El primer eje resultó fuertemente asociado a los campos con pasturas, pastoreadas y no pastoreadas ( $r = 0.78$  y  $r = -0.72$ , respectivamente); también las pasturas altas mostraron una alta correlación ( $r = 0.77$ ). Así, la presencia / ausencia de ganado en los campos para pastoreo y la altura de las pasturas explicaron el mayor porcentaje de la variabilidad en la abundancia de las especies de aves, dentro del escenario ganadero (aproximadamente un 45%) (Fig. 4.7b).

---

<sup>5</sup> Se excluyeron los campos de soja ya que este cultivo se encontró únicamente en dos transectas y en muy baja proporción.

a)



b)

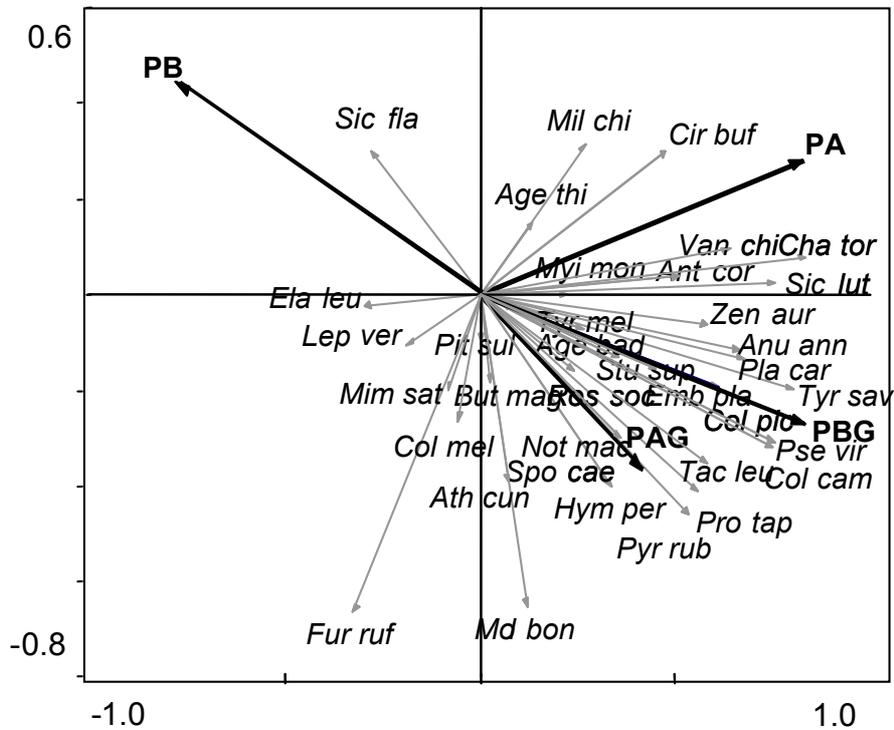


Figura 4.7. Primero versus segundo eje del Análisis de Redundancia. Se muestra la influencia relativa sobre la abundancia de aves de las variables de uso de la tierra que componen el escenario agrícola (a) y ganadero (b). Ver referencias de variables ambientales y especies en tablas 4.1 y 4.2, respectivamente.

## Discusión

### *Patrones regionales de abundancia de aves*

Las especies de aves mostraron diferentes tipos de respuestas a la transformación de la tierra en las Pampas. De acuerdo a nuestros resultados, varias especies posiblemente se adaptaron a los cambios regionales causados por el desarrollo de la agricultura. Algunas especies mostraron ser insensibles a los escenarios (*i.e.*, paisajes) determinados por el uso de la tierra. Esta falta de respuesta al gradiente agrícola-ganadero podría implicar que varias especies de la región fueron tolerantes a los cambios en el uso de la tierra a través del tiempo. En cambio, otras especies fueron sensibles al gradiente agrícola-ganadero respondiendo en forma positiva o negativa. Los mecanismos involucrados en la supervivencia y adaptación de las especies a los cambios en el uso de la tierra han sido pobremente explorados hasta la actualidad; en la región Pampeana la atención generalmente se centró en especies amenazadas (*e.g.*, Tubaro y Gabelli 1999, Fernández *et al.* 2003).

A pesar de haber tenido respuestas significativas, los modelos explicaron un porcentaje intermedio de la variación espacial de la abundancia de aves. Este ajuste moderado podría estar reflejando que la composición local de las transectas de muestreo tuvo influencia sobre la abundancia de aves. Por ejemplo, se encontró una respuesta positiva de *Columbina picui* a incrementos en la proporción de tierra agrícola. Sin embargo, se encontraron casos de valores de abundancia contradictorios en dos transectas con el mismo porcentaje de agricultura. Este puede ser explicado por la variedad de cultivos dentro de cada transecta. La transecta con bajo valor de abundancia era muy homogénea dado que estaba sembrada casi exclusivamente con maíz y trigo

(70%), mientras que la transecta con alta abundancia estaba sembrada con avena, girasol y tenía muchos campos arados. A pesar del “ruido” local, las tendencias regionales pudieron ser identificadas y exploradas.

La variación en la disponibilidad de recursos es probablemente la fuerza principal que estructura la distribución de las especies de aves a una escala regional (e.g., Söderström *et al.* 2003, Fairbanks 2004, Verhulst *et al.* 2004 y muchos otros). Así, la agricultura intensiva o la ganadería podrían tener efectos indirectos negativos en las poblaciones de aves por la reducción en la calidad y disponibilidad de alimentos y sitios de nidificación (Fuller *et al.* 1995, Verhulst *et al.* 2004). De acuerdo a los resultados, la mayoría de las especies de aves que respondieron al gradiente están asociadas negativamente al incremento en la intensidad de la agricultura. En la región Pampeana también era esperable encontrar asociaciones positivas con la intensidad de la agricultura, dado que existen especies con la capacidad de adaptarse con éxito a sistemas de agricultura intensivos (Bucher y Nores 1988, O’Connor *et al.* 1999, Allen y O’Connor 2000). Así, mientras que el 65% de las especies que respondieron al gradiente fueron afectadas negativamente por el incremento en la intensidad de la agricultura, sólo un 25% de las especies tuvieron un incremento en su abundancia. Es posible que estas especies adaptadas a la actividad humana, hayan sido capaces de capitalizar los cambios en la disponibilidad de alimentos y de sitios de nidificación derivadas de la intensificación de la agricultura, tales como la producción de algún tipo de semilla en particular.

Se obtuvieron tres tipos diferentes de respuestas negativas y dos tipos de respuestas positivas al incremento en la proporción de tierra agrícola, indicando que las especies de aves difieren en su sensibilidad a la intensificación de la agricultura. La abundancia de algunas especies disminuyó proporcionalmente con el incremento del uso

del arado (respuesta lineal directa). Otras especies, como *Tachycineta leucorrhoa* fueron menos tolerantes a la intensificación agrícola dado que su abundancia disminuyó rápidamente con el incremento de esta modalidad de uso de la tierra. Un tercer grupo de especies fue más tolerante a la agricultura mostrando un respuesta negativa menos acelerada. Unas pocas especies parecieron ser eficientes en la explotación de recursos de sistemas de agricultura intensiva.

Se encontraron dos respuestas no lineales contrastantes de la abundancia de aves con respecto al incremento de la agricultura, reflejando influencias tanto positivas como negativas de zonas mixtas sobre la abundancia de las aves (respuestas unimodal y bimodal, respectivamente). Existen evidencias previas de asociaciones positivas entre la abundancia de aves y la heterogeneidad del paisaje dado por el uso mixto de la tierra (Atkinson *et al.* 2002 y referencias citadas). Este tipo de uso de la tierra podría favorecer a especies generalistas, como lo mostrado por la respuesta de *Larus maculipennis*. Además, aquellas especies que anidan en un sistema y se alimentan en otro, y especies con múltiples requerimientos de hábitats para alimentación o cría podrían también beneficiarse de esta diversidad de hábitats asociada con el uso mixto de la tierra. De acuerdo a nuestros resultados, también es posible que el uso mixto de la tierra sea menos favorable para algunas especies que el uso exclusivo ya sea agricultura o ganadería (respuesta bimodal). Un efecto similar fue observado en aves en zonas de agricultura en Gran Bretaña (Siriwardena *et al.* 2000). Sin embargo, no es evidente cómo el uso mixto de la tierra podría influir negativamente en la abundancia de las aves con respecto al uso preponderantemente agrícola y al ganadero.

### *Variables del uso de la tierra asociadas a la abundancia de las aves*

Fueron detectadas dos escalas de respuesta al uso de la tierra por la aves. Algunas especies responden al uso de la tierra en una escala de paisaje (esto es escenarios de ganadería o de agricultura). También se encontraron respuestas a una escala inferior, siendo las especies más o menos abundantes dependiendo del tipo específico de uso establecido en cada campo. Así, las especies son sensibles al uso de la tierra (ganadería o agricultura), como a una variable particular en el uso de la tierra (sobre todo dentro del escenario ganadero). Dentro del escenario agrícola por ejemplo, los campos arados fueron relevantes para las aves en temporada invernal (Wilson *et al.* 1996, Perkins *et al.* 2000). Los campos recientemente arados pueden ser preferidos por varias especies dada la accesibilidad a los recursos alimentarios que estos pueden presentar. Por el contrario, este tipo de campos podrían ser evitados por varias especies dado que no proveen refugios y aumentan el riesgo de predación. Las especies que anidan en el suelo también podrían ser afectadas por el arado durante la temporada de cría, pero podrían anidar en campos más protegidos como por ejemplo los sembrados con trigo o maíz. Algunas especies podrían ser más abundantes en campos que provean una fuente de alimento en particular, como por ejemplo *Myiopsitta monacha* asociada positivamente con los campos sembrados con girasol. Este tipo de asociación también fue encontrada en estudios a escala local (Leveau y Leveau 2004).

En el escenario de ganadería, la presencia de ganado en las pasturas fue la principal variable responsable de estructura de la comunidad de aves durante la época de cría. Las actividades del ganado sobre el suelo (pastoreo, pisoteo, etc.) pueden generar para las aves una amplia gama de oportunidades de forrajeo sobre semillas e invertebrados (Perkins *et al.* 2000). El pastoreo también genera cambios en la estructura

y composición de las comunidades de plantas, dejando como resultado una biomasa verde concentrada en el estrato entre 0 y 5 cm del suelo, a diferencia de lo que ocurre en campos sin ganado donde la biomasa verde se concentra en el estrato comprendido entre 10 y 30 cm del suelo (Sala *et al.* 1986). Es posible que la influencia de las diferentes estructuras de las comunidades de pastos sobre la abundancia de aves esté dada por diferencias en la disponibilidad de sitios de nidificación y refugio.

### *Implicancias para la conservación a escala regional*

Los escenarios más favorables del uso de la tierra para las poblaciones de aves dependen de la región y de la comunidad de aves. En Gran Bretaña, por ejemplo, la actividad agrícola modificó el bosque deciduo templado original. En esa situación, un uso heterogéneo de la tierra, entendido en este caso como agricultura mixta, parece ser un escenario mejor para el mantenimiento de una alta abundancia de aves, comparado con un uso puramente agrícola o ganadero (Atkinson *et al.* 2002). En la región Pampeana de la Argentina, las actividades agrícolas modificaron las condiciones originales de los pastizales. En esa situación la ganadería parece ser el mejor escenario para el mantenimiento de una alta abundancia de la mayoría de las especies que conformaban la comunidad original de aves. Los campos dedicados a la ganadería son más parecidos a las praderas que los campos ya sea de uso mixto o de agricultura pura. Por la tanto, la homogeneización del uso de la tierra hacia la ganadería beneficiaría a las comunidades de aves, mientras que la heterogeneización u homogeneización hacia un uso agrícola, iría en detrimento de las mismas.

Desde mediados de los 90 la situación del mercado internacional ha llevado a la Argentina a experimentar el “boom de la soja”. La tierra dedicada a la producción de soja incrementó aproximadamente el 36%, expandiéndose sobre tierras dedicadas a la ganadería (FAUBA 2003). Este estudio sugiere que la transformación reciente de la agricultura, pasando de ganadería a agricultura e intensificando la agricultura podría tener implicancias en cuanto a la conservación de las poblaciones de aves existentes en la región. De acuerdo a nuestros resultados, los efectos potenciales de la homogeneización en el uso de la tierra hacia la agricultura van a depender de la sensibilidad y de la plasticidad de cada especie en particular a lo que pueda ofrecer el nuevo ambiente. Dado que la mayoría de las especies fueron afectadas negativamente por la intensificación de la agricultura, un cambio a nivel regional en el manejo de la tierra tendiente a la intensificación de este tipo de agricultura muy probablemente generaría declinaciones en varias poblaciones o hasta la eliminación de algunas especies de la región Pampeana. Los resultados están basados en especies comunes y los resultados reflejan situaciones potencialmente amenazantes para especies relativamente abundantes. Para especies menos abundantes es esperable una situación aún más crítica.

---

# Capítulo 5

## CAMBIOS EN LA ABUNDANCIA HACIA LA PERIFERIA DEL ÁREA DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: ¿EXISTE UNA REGLA GENERAL?

### Introducción

Los patrones geográficos de abundancia de las especies fundamentan algunos de los principales interrogantes en ecología, incluyendo las causas de los límites en las áreas de distribución geográfica de las especies (Sagarin *et al.* 2006). Típicamente, a medida que incrementa la distancia desde el centro del área de distribución geográfica de una especie, las poblaciones ocupan hábitats menos favorables y sus densidades disminuyen y se hacen más variables (Brown 1984, Gaston 1990). El modelo de Brown de distribución espacial de la abundancia de las especies establece que hay una disminución relativamente simétrica en la abundancia desde el centro hacia los bordes del área de distribución geográfica (Brown 1984). Este modelo está basado en que: 1)

la densidad poblacional varía en el espacio en respuesta a la distribución espacial de la combinación de valores de las variables ambientales requeridas por la especie, y 2) la variación ambiental está autocorrelacionada, de forma tal que la probabilidad de que los sitios tengan una combinación similar de valores de variables ambientales es una función inversa de la distancia entre ellos (Brown *et al.* 1995). De esta forma, la abundancia dependerá de la posición geográfica, donde un incremento en la distancia desde el centro del área de distribución de la especie resultará en una disminución del número de sitios en donde los individuos de esa especie se puedan encontrar. Si bien es un modelo construido a partir de datos empíricos basados en múltiples sistemas y taxa, este modelo ha sido cuestionado recientemente a partir de nuevas evidencias (Sagarin y Gaines 2002, Sagarin *et al.* 2006). En este capítulo se pone a prueba la hipótesis de la posición geográfica, basada en el modelo de Brown, para explicar los cambios espaciales en la abundancia de aves.

Los patrones espaciales de abundancia, tanto naturales como inducidos por el hombre, contribuyen al riesgo de extinción de las especies (Pimm *et al.* 1988, Tracy y George 1992, Channell y Lomolino 2000). Las alteraciones humanas del hábitat pueden interferir con los procesos naturales que determinan la abundancia de las especies. La transformación agrícola puede ser la causa principal en la determinación de la abundancia de muchas especies. Las actividades humanas modifican los hábitat naturales, lo cual parece ser la causa principal de amenaza y extinción de especies de aves en el Neotrópico (Caughley y Gunn 1996, Collar *et al.* 1997). Sin embargo, la alteración del hábitat puede tener dos consecuencias contrastantes en la abundancia de aves; mientras que algunas especies son capaces de sobrevivir e incluso incrementar sus abundancia en el nuevo ambiente (Vickery *et al.* 1999), otras pueden verse seriamente amenazadas (Gaston 1994). Existe evidencia que relaciona la disminución en las

poblaciones de aves con las prácticas agrícolas en muchas regiones del globo (Vickery *et al.* 1999, 2003, Siriwardena *et al.* 2000, Fernández *et al.* 2003 y referencia citadas). Más aún, se espera que los pastizales experimenten una gran pérdida de biodiversidad principalmente debido al uso de la tierra con fines productivos (Sala *et al.* 2000). Las praderas han sido ampliamente transformadas por el desarrollo agrícola en todo el mundo, incluyendo la región Pampeana de Argentina. En este capítulo se compara la hipótesis de la posición geográfica con la hipótesis de la transformación agrícola, para encontrar una explicación a los patrones espaciales de abundancia de aves.

El género *Sporophila* (Aves, Emberizidae) comprende más de 30 especies confinadas a la región Neotropical (Ridgely y Tudor 1989). Sin embargo, sólo cuatro especies están ampliamente distribuidas en el centro de Argentina: *S. caerulescens* (Corbatita Común), *S. collaris* (Corbatita Dominó), *S. hypoxantha* (Capuchino Canela) y *S. ruficollis* (Capuchino Garganta Café) (De la Peña 1999) (Fig. 5.1). Con la excepción de *S. collaris*, estas especies se mueven largas distancias durante las migraciones estacionales; pasan el invierno en el Cerrado de Brasil y migran hacia el Sur hasta Argentina en la época reproductiva (ver referencias y detalles en Silva 1999). En Argentina, se reproducen principalmente en sabanas y praderas (De la Peña 1999, Mazar Barnett y Pearman 2001) donde se los puede encontrar solos o en parejas; durante la época no reproductiva pueden formar grupos, a veces mixtos (Ridgely y Tudor 1989). La distribución de *Sporophila* ha sido relacionada con la disponibilidad de alimento y la estructura del hábitat en un área protegida en Bolivia (Pearce-Higgins 1996). Sin embargo, la captura indiscriminada y la pérdida de hábitat fueron sugeridos como los principales problemas que afectan a las poblaciones de *Sporophila* en América del Sur (Narosky y Di Giacomo 1993, Silva 1999). La conservación de estas poblaciones es un problema serio, y muchos pastizales y sabanas de América del Sur

## 5. Cambios hacia la periferia del área de distribución

juegan un rol esencial en la conservación de este género (Silva 1999). Narosky y Di Giacomo (1993) sugieren que estas cuatro especies del género *Sporophila* deberían ser clasificadas con el estatus de vulnerable. La IUCN (2004), sin embargo, consideró solamente a *S. ruficollis* con un estatus cercano a la amenaza; la disminución poblacional de esta especie se relacionó principalmente con la pérdida de hábitat (Birdlife 2004).

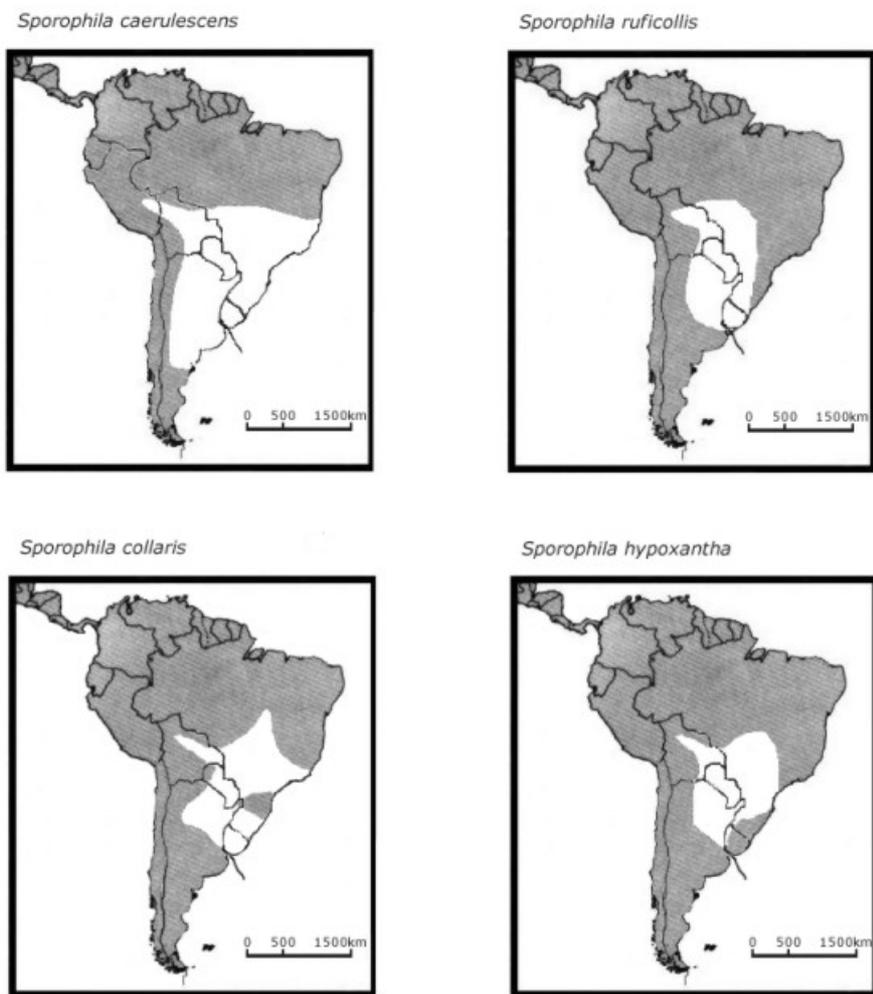


Figura 5.1. Área de distribución geográfica (en blanco) de las cuatro especies de *Sporophila* ampliamente distribuidas en Argentina. Basado en de la Peña (1999) y Ridgely y Tudor (1989).

## 5. Cambios hacia la periferia del área de distribución

---

En este capítulo se examinan los cambios en la abundancia de cuatro especies de *Sporophila* a lo largo de un gradiente N-S en el cual se intensifica el uso agrícola de la tierra, cerca del límite Sur del área de distribución geográfica de las especies. La hipótesis de la transformación agrícola predice cambios en la abundancia en la dirección N-S como respuesta al aumento en la intensidad agrícola. La hipótesis de la posición geográfica predice una disminución en la abundancia de Norte a Sur en respuesta al incremento en la distancia desde el centro del área de distribución (que ocurre al Norte del gradiente estudiado). De esa forma se investiga el rol de la transformación agrícola (como un factor de alteración humano) y la posición geográfica (como un factor natural) en la determinación de la abundancia de cuatro especies del género *Sporophila* (Fig. 5.2).



Figura 5.2. Especies del género *Sporophila* ampliamente distribuidas en Argentina. De izquierda a derecha: *S. ruficollis* (Capuchino Garganta Café), *S. hypoxantha* (Capuchino Canela), *S. caerulescens* (Corbatita Común) y *S. collaris* (Corbatita Dominó).

## Métodos

### *Area de estudio*

Se estudió el patrón de abundancia de las especies a lo largo del gradiente N-S de intensidad en el uso agrícola de la tierra en el centro de Argentina (Fig. 5.3). El gradiente se localizó en la provincia de Santa Fe y cubrió sabanas y pastizales de las regiones biogeográficas Chaqueña, Espinal y Pampeana (ver Capítulo 2 para descripción).



Figura 5.3. Extensión del área de estudio y ubicación de las transectas relevadas en el centro de Argentina.

### *Relevamiento de aves*

Para este estudio se relevaron 16 transectas (de 25 km de largo) separadas aproximadamente 50 km cubriendo un total de 500 km en dirección N-S (ver Capítulo 2 para una descripción detallada del sistema de muestreo). Los relevamientos se realizaron en primavera, cuando los territorios ya estaban establecidos y las aves se encontraban solas o en parejas. Debido a que la mayoría de los individuos estaban en pareja, las hembras eran fáciles de identificar. En las pocas ocasiones en que no se pudo identificar a las hembras, esos individuos se excluyeron del análisis.

### *Variables explicatorias:*

#### *Intensidad agrícola*

El área de estudio cubrió un gradiente de intensidad en el uso agrícola de la tierra que aumentaba de Norte a Sur. La intensidad de uso agrícola en cada transecta se estimó según la metodología descrita en el Capítulo 2. Se evitaron las áreas urbanas; consecuentemente, en las tierras que no eran usadas para agricultura dominaba una comunidad de plantas nativas. El gradiente abarcó desde 0% dedicada a agricultura en el Norte hasta casi 95% en el Sur (Fig. 5.4).

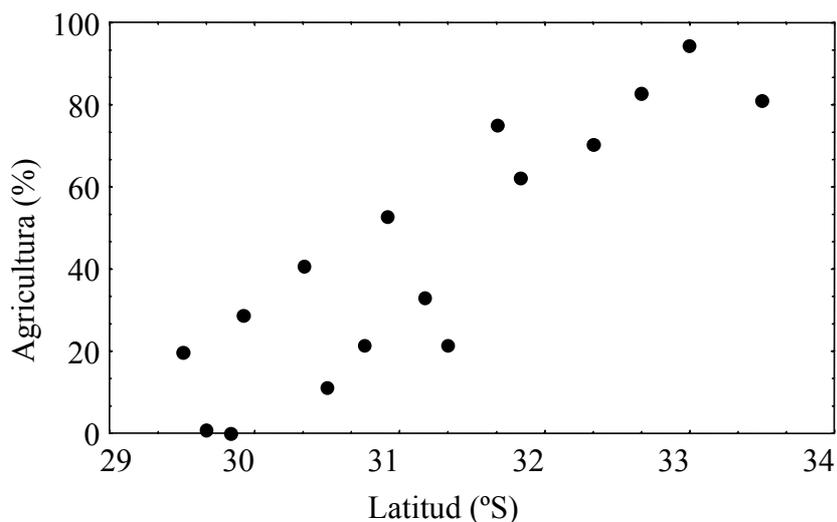


Figura 5.4. La relación entre la agricultura y la latitud muestra un gradiente N-S de incremento en la intensidad agrícola en el área de estudio.

### *Posición geográfica*

Cuando el sitio de estudio está localizado al Norte o al Sur del centro del área de distribución de una especie, la latitud es un buen indicador de la distancia entre el centro del área de distribución y el sitio de estudio. En el hemisferio Sur, cuando el sitio de estudio está localizado al Sur del centro del área de distribución, como en este caso, la existencia de una asociación negativa entre la latitud y la abundancia de aves apoyaría la hipótesis de la posición geográfica. Sin embargo, aún cuando la latitud explique una alta proporción de la variación en la densidad de aves (*e.g.* Forsman y Mönkkönen 2003, Storch *et al.* 2003), el mecanismo subyacente que causa el patrón espacial debe ser explorado a través de variables ambientales que covaríen con la latitud. Como las aves se relevaron en la dirección N-S y el centro del área de distribución de las especies se encuentra al Norte del gradiente relevado, se utilizó el aumento de la latitud como un

indicador de aumento en la distancia desde el centro del área de distribución (Emlen *et al.* 1986).

### *Análisis de datos*

El primer paso para examinar la influencia de la transformación agrícola y de la posición geográfica en la abundancia de aves fue correr modelos de regresión múltiples. Para cada especie de *Sporophila*, se consideró la abundancia como la variable dependiente y la latitud y la proporción de tierra dedicada a agricultura como variables independientes. Se estimaron modelos de regresión lineales y no lineales. Cuando se encontraron dos o más modelos significativos para una especie dada, se seleccionó el modelo con el coeficiente de determinación más alto para seguir examinando las variaciones espaciales de la abundancia de aves. El segundo paso fue realizar análisis de regresiones parciales para contrastar las hipótesis de la posición geográfica y de la transformación agrícola. Esto permitió corregir por correlación entre variables independientes; es decir, evaluar el efecto de la agricultura controlando la distancia al centro del área de distribución geográfica y viceversa. Determinando si ambos, uno o ninguno de los coeficientes de regresión parcial son significativos, se presenta evidencia a favor de ambas, una o ninguna de las hipótesis. Si alguna hipótesis fue favorecida, el paso final fue descartar las variables no significativas del modelo y correr un análisis de regresión simple entre la variable significativa y la abundancia de aves.

## Resultados

Se pudo poner a prueba el efecto de la intensidad agrícola y de la posición geográfica en tres de las cuatro especies de *Sporophila* que ocurren en el área de estudio. Se identificó un total de 330 individuos: 217 *S. caerulescens* (66%), 66 *S. ruficollis* (20%) y 47 *S. hypoxantha* (14%). Sólo se registró un individuo correspondiente a *S. collaris* durante los relevamientos.

El análisis de regresión múltiple mostró que el modelo lineal fue el mejor para explicar las variaciones espaciales en la abundancia de *S. caerulescens* en función de la latitud y la intensidad agrícola ( $F_{2,13} = 5.79$ ,  $p < 0.016$ ,  $R^2 = 0.47$ ). Sin embargo, al examinar los efectos parciales de cada variable, la abundancia no estaba relacionada ni con la latitud ( $t_{13} = 1.69$ ,  $p = 0.11$ ) ni con la intensidad agrícola ( $t_{13} = -0.12$ ,  $p = 0.90$ ). Consecuentemente, ni la transformación agrícola ni la posición geográfica parecen explicar los cambios espaciales en la abundancia de *S. caerulescens* que ocurren a lo largo del gradiente de intensidad agrícola y de la distancia al centro del área de distribución de la especie (Fig. 5.5 a, b).

El modelo lineal múltiple también mostró el coeficiente de determinación más alto para explicar las variaciones espaciales en la abundancia del *S. ruficollis* ( $F_{2,13} = 13.06$ ,  $p < 0.001$ ,  $R^2 = 0.67$ ). Los análisis de regresión parcial mostraron que la abundancia estaba relacionada a la proporción de tierra usada para agricultura ( $t_{13} = -3.41$ ,  $p < 0.01$ ), pero era independiente de la latitud ( $t_{13} = 1.25$ ,  $p = 0.23$ ). Consecuentemente, se descartó el efecto de la posición geográfica. El modelo de regresión simple mostró que la abundancia del *S. ruficollis* disminuye al aumentar la proporción de tierra dedicada al uso agrícola ( $t_{13} = -4.86$ ,  $p < 0.01$ ) (Fig. 5.5c). El modelo explicó el 63% de la variación espacial en la abundancia de esta especie, y no se

observaron individuos en transectas donde más del 60% de la tierra se encontraba bajo uso agrícola.

El modelo exponencial fue el mejor para explicar las variaciones espaciales en la abundancia del *S. hypoxantha* a lo largo del gradiente ( $R^2 = 0.84$ ). La variación en la abundancia fue independiente de la latitud ( $t_{12} = 1.12, p = 0.28$ ), pero estaba relacionada a la intensidad agrícola ( $t_{12} = -2.43, p = 0.03$ ). Se descartó el término no significativo. El análisis de regresión simple mostró que la abundancia del *S. hypoxantha* disminuye al aumentar la intensidad agrícola ( $t_{13} = -10.97, p < 0.001$ ) (Fig. 5.5d). El modelo exponencial explicó el 99% de la variación en la abundancia de esta especie, y no se registraron individuos en transectas con más del 20% de uso agrícola.

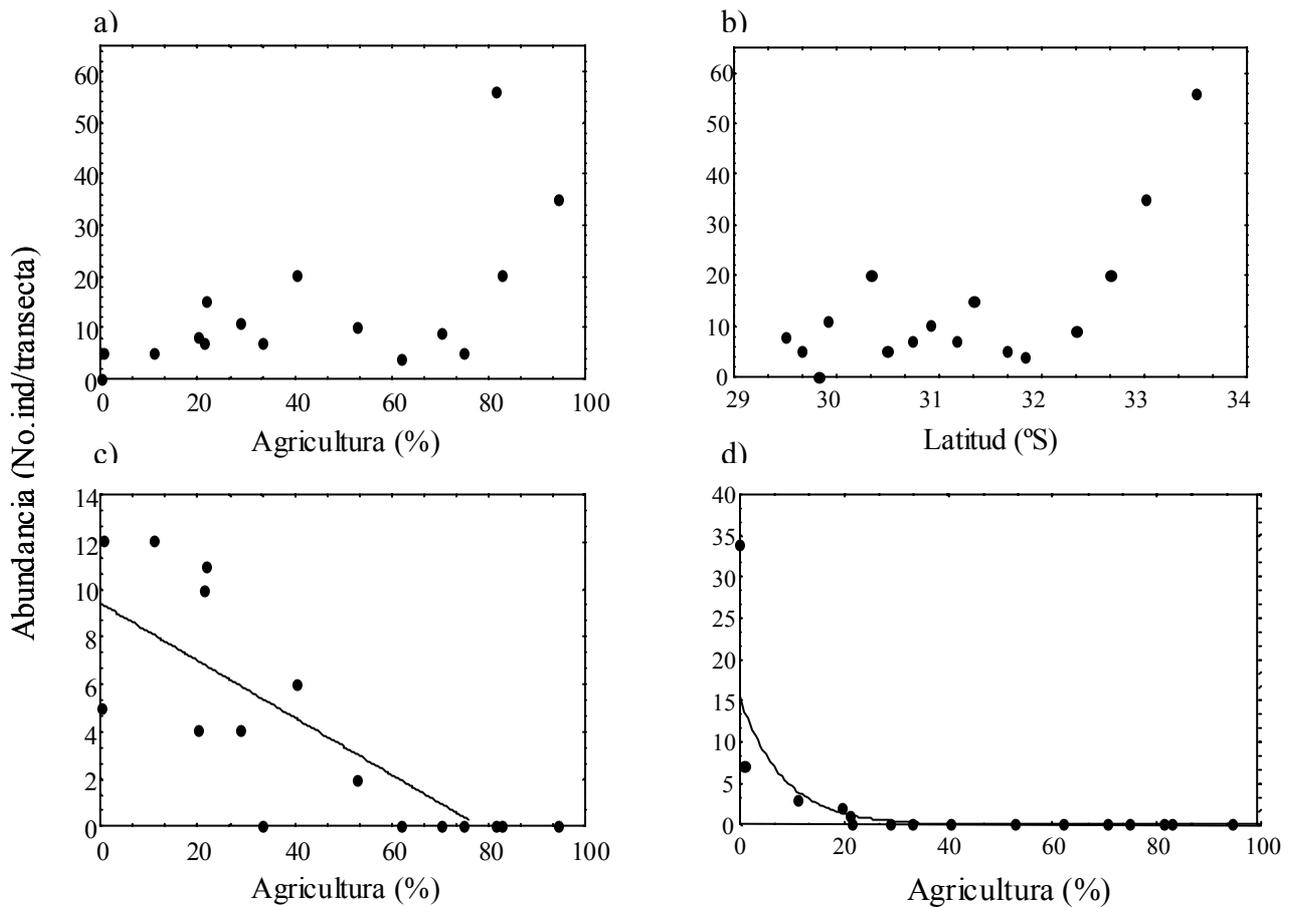


Figura 5.5. Patrones de abundancia mostrando ausencia de relación entre la abundancia de *Sporophila caerulea* y la intensidad agrícola (a) o la latitud (b). La abundancia de *S. ruficollis* (c) y *S. hypoxantha* (d) disminuye con el incremento de la intensidad agrícola.

## Discusión

### *¿Existe una regla general?*

No se encontraron evidencias de que la abundancia de estas especies de *Sporophila* disminuya al aumentar la distancia desde el centro del área de distribución. El efecto de la distancia no fue significativo para ninguna de las tres especies. Consecuentemente, la abundancia parece independiente de la distancia al centro del área de distribución geográfica. La hipótesis de la posición geográfica predice una disminución en la abundancia desde el centro hacia la periferia del área de distribución de una especie, la cual está causada por un empobrecimiento del ambiente que se espera a medida que aumenta la distancia al centro del área de distribución (Brown 1984, Brown *et al.* 1995). De esta forma, parece no haber una “regla general” para los cambios en la abundancia desde el centro hacia los límites de las áreas de distribución geográfica. Las evidencias no sostienen la hipótesis de la posición geográfica dentro del límite sur del área de distribución de tres especies de *Sporophila*. Similarmente, los patrones espaciales de densidad de aves paseriformes en Gran Bretaña tampoco mostraron evidencias de una disminución desde el centro hacia de periferia del área de distribución (Blackburn *et al.* 1999). Contrariamente, los cambios espaciales en la abundancia de algunas especies de aves paseriformes en bosques de la península Ibérica fueron consistentes con la hipótesis de Brown (Tellería y Santos 1993).

Es posible, sin embargo, que el patrón de disminución de la densidad hacia la periferia del área de distribución exista, pero que ese patrón difiera en distintos lugares del área de distribución o que no sea detectado en áreas pequeñas (Blackburn *et al.* 1999). Por lo tanto, es posible que la localización del área de estudio o la escala espacial

utilizada fueran inadecuadas para detectar el patrón existente. Dado que se trabajó en una única dirección (N-S) desde el centro del área de distribución, es posible (aunque poco probable) que el patrón no ocurra en esa dirección y que si ocurra en otras direcciones. Debido a que los relevamientos se realizaron más cerca del borde que del centro del área de distribución, la detección del patrón puede estar influenciada por las características de las colas de la curva de distribución abundancia-distancia. Sin embargo, es poco probable que una disminución en la abundancia desde el centro hacia la periferia del área de distribución no sea detectada en nuestra área de estudio. La extensión de la escala espacial utilizada (c.c. 500 km) cubrió aproximadamente el 30% de la distancia desde el centro hasta el borde sur del área de distribución de *S. caerulescens*, y el 50% de *S. ruficollis* y *S. hypoxantha*. Además, el área de estudio se encontraba dentro de áreas de distribución geográficas que presentan geometría simple, confinadas completamente a parte de un continente sin barreras geográficas contundentes como océanos o montañas, contrariamente a lo que ocurre en Europa. Consecuentemente, posibles interrupciones en los patrones de abundancia causados por formas complejas de las áreas de distribución, barreras geográficas o insularidad fueron descartadas.

Las alteraciones humanas del ambiente pueden oscurecer los patrones naturales. Los resultados sostienen la hipótesis de la transformación agrícola para dos de las tres especies de *Sporophila* estudiadas. Originalmente podría haber existido una disminución en la abundancia hacia la periferia del área de distribución como predice el modelo de Brown. En ese caso, el patrón fue posteriormente alterado por las actividades humanas resultando en el patrón de abundancia detectado en este estudio. Brown (1984) anticipó posibles excepciones al patrón esperado por la hipótesis de la posición

geográfica, debido a cambios abruptos en la disponibilidad de un hábitat o recurso particular.

### *Respuestas a la intensidad agrícola*

La respuesta de la abundancia a los cambios en la intensidad agrícola difiere entre especies de *Sporophila*. La abundancia de *S. caerulescens* no estuvo relacionada con la intensidad agrícola mientras que la abundancia de *S. ruficollis* y de *S. hypoxantha* disminuyó al aumentar la intensidad agrícola. Ambas especies de capuchinos mostraron ser sensibles a la transformación agrícola en la zona sur de sus áreas de distribución, cambiando sus abundancias como respuesta a la pérdida de hábitat mediada por la explotación agrícola. El patrón de abundancia observado para estas especies podría explicarse por la disminución en la disponibilidad de hábitat apropiado causado por la transformación en el uso de la tierra. Cambios en la comunidad de plantas pueden influir en el éxito de anidamiento y en el alimento disponible, tal como se observó en la especie de pastizal *Sturnella defilippii* (Fernández *et al.* 2003). Es posible que estos capuchinos no puedan alimentarse de semillas exóticas, lo que puede contribuir a explicar la relación negativa entre la abundancia y la intensidad agrícola. Aparentemente, las tierras transformadas por agricultura (con el manejo actual) siguen siendo apropiadas para *S. caerulescens*. De hecho, hay evidencia que esta especie puede incorporar semillas nuevas en su dieta (Silva 1999). La adaptación a alteraciones humanas del hábitat ha sido descripta también para otras especies de aves de pastizales (Vickery *et al.* 1999).

Aún cuando dos o más especies exhiban respuestas similares a la intensidad agrícola, los niveles de tolerancia pueden diferir. Si bien la abundancia de ambas

especies de capuchinos disminuyó al incrementar la intensidad agrícola, la forma de la relación y el nivel de tolerancia al grado de transformación agrícola fueron diferentes. Consecuentemente, la respuesta de las aves a la agricultura parece ser especie específica dentro del género *Sporophila*. *Sporophila ruficollis* parece más tolerante a la transformación agrícola que *S. hypoxantha*, ya que estas especies no fueron registradas en áreas con más del 60% y del 20% de tierra agrícola, respectivamente. De cualquier manera, son necesarios estudios poblacionales más detallados que examinen el efecto de la agricultura en la supervivencia y reproducción de estas especies.

### *Implicancias para conservación*

*Sporophila collaris* prácticamente no fue registrado en los relevamientos. Es posible que los hábitats más utilizados por esta especie no hayan sido interceptados por nuestras transectas de relevamiento, ya que prefiere las zonas bajas y bordes de cuerpos de agua (Ridgely y Tudor 1989). Sin embargo, es posible también que sus poblaciones se encuentren en números bajos. Actualmente, *S. collaris* no es reconocido con problemas de conservación a nivel global por la IUCN o por BirdLife International. Una investigación particular para esta especie podría aclarar su situación en la región estudiada.

Los pastizales están siendo degradados drásticamente en el Neotrópico (Krapovickas and Di Giacomo 1998, Vickery *et al.* 1999, Di Giacomo and Krapovickas 2001), y la falta de áreas protegidas es un serio problema de conservación (*e.g.* Vickery *et al.* 1999; Silva 1999). Muchas especies amenazadas a nivel global ya han sufrido reducciones en sus áreas de distribución debido a la extirpación en los pastizales pampeanos (*e.g.* Fernández *et al.* 2003, Vickery *et al.* 2003 y referencias citadas). Ya se

ha manifestado la necesidad de invertir esfuerzos para la conservación de pastizales y sabanas en el sur del Neotrópico (e.g. Pearce-Higgins 1996, Vickery *et al.* 1999, Silva 1999, Bellocq *et al.* 2002, Fernández *et al.* 2003). Nuestros resultados indican que *S. ruficollis* y *S. hypoxantha* van a enfrentar (o quizás ya están enfrentando) una reducción en su área de distribución en la zona sur, debido a la pérdida de hábitat mediada por explotación agrícola. El proceso de extirpación probablemente va a continuar a menos que se interponga una medida urgente para preservar pastizales y sabanas.

---

# Capítulo 6

## REFLEXIONES FINALES

El entendimiento de los procesos que llevan a los patrones observados en la distribución y abundancia de las especies alrededor del planeta es un objetivo central en ecología y biogeografía. En un sistema naturalmente grande y complejo, sobre todo dadas las actuales habilidades para estudiarlo, las distintas aproximaciones (*e.g.*, a pequeña o gran escala) de alguna manera lo simplifican para poder abordar aspectos específicos de interés. En realidad, los sistemas ecológicos forman un continuo a través de las escalas desde el organismo hasta el planeta entero. Entonces, este conocimiento requerirá un amplio espectro de aproximaciones a escalas muy variadas (Sagarin *et al.* 2006). La filosofía detrás de la simplificación es que la integración de entendimientos parciales refleja una aproximación concreta al conocimiento global que se busca (Gaston y Blackburn 2000).

En el afán de buscar respuestas, en esta tesis se exploran posibles causas que determinan variaciones espaciales en la abundancia de las especies de aves, haciendo

énfasis en la relación entre la abundancia y variables ambientales desde una perspectiva regional. La búsqueda de estas causas fue abordada en distintos contextos, explorando varias hipótesis simultáneamente para muchas especies a través de varias ecorregiones (Capítulo 3), una hipótesis en detalle para muchas especies dentro de una región (Capítulo 4) y dos hipótesis para unas pocas especies cerca del límite de su rango geográfico (Capítulo 5). El objetivo de este capítulo final es integrar la información desarrollada en los capítulos previos de manera de captar generalidades. En el capítulo inicial se formularon dos preguntas simples que inspiraron este trabajo.

*¿Por qué una especie presenta bajas densidades en algunos lugares y altas en otros?*

*¿Qué factores causan estas fluctuaciones poblacionales en el espacio?*

Hay algo que sí sabemos: la mayoría de las especies tienden a ser muy abundantes en algunos sitios dentro de su rango geográfico y escasas en otros (Gaston 1994, Murray y Lepschi 2004). Las respuestas a las preguntas acerca de las causas de estas variaciones, tal como se detalló a lo largo de la tesis, dependen de la escala. Los factores que influyen sobre la diversidad biológica varían de acuerdo a la envergadura del análisis (extensión) y a la resolución de las unidades experimentales (grano). En este estudio se mantuvo constante el grano (transectas de 25 km) y se varió la extensión de los gradientes ambientales, que se extendieron sobre un mínimo de 400 km hasta aproximadamente 1700 km. La extensión del estudio, establecida para evidenciar los cambios de abundancia en el espacio, determinó la escala regional del análisis. Dependiendo del gradiente, la región o área estudiada incluyó cinco, tres o una ecorregión (Burkart *et al.* 2000). En esta situación, se identificaron patrones de abundancia en las especies de aves y se detectaron fuertes asociaciones con cambios en

algunas características de los ambientes, proporcionando información valiosa para encontrar las respuestas.

Los resultados de este trabajo indican que la abundancia de las especies de aves a lo largo de una porción importante de su rango geográfico está influenciada por varios factores. De acuerdo a lo obtenido, el clima (*i.e.*, la estacionalidad térmica) y el uso de la tierra son los principales factores causales de los patrones regionales de abundancia de aves en las zonas templadas del Neotrópico. Sin embargo, es posible que estos factores actúen en forma jerárquica, donde el clima estaría determinando los grupos regionales de especies de aves a través de las ecorregiones (gradiente más extenso) mientras que el uso de la tierra estaría determinando grupos regionales de especies de aves dentro de una ecorregión donde el clima es relativamente constante.

Los resultados obtenidos en esta tesis no prueban sino que sugieren causalidad. De acuerdo a las variables asociadas primariamente a la abundancia de aves, en todos los contextos analizados, el mecanismo determinante parece ser el mismo: la disponibilidad de recursos. A nivel global, y en términos generales, la distribución de los recursos (*i.e.*, los múltiples requerimientos de nicho, en el sentido Hutchinsoniano) se debe al clima (Walter 1977, Brown 1995). Sin embargo, a una escala menor y siendo cierto el mecanismo propuesto, el uso de la tierra emerge como un factor modelador de los patrones espaciales de aves, alterando los patrones naturales en la disponibilidad de recursos disponibles para las aves. Si esta alteración se produce en detrimento de la abundancia de muchas especies de aves (al menos para la agricultura esto parece ser cierto), entonces una planificación territorial teniendo en cuenta estos elementos (y avanzando un paso más sobre ellos) se vuelve fundamental para la conservación de los ensambles de aves. Esto vale, al menos, para las diferentes ecorregiones del cono sur del Neotrópico más precisamente de la Argentina.

El límite entre paisaje y uso de la tierra es difuso. El principal motivo de esta superposición de conceptos es que ambos ocurren a una misma escala espacial (Antrop 2000). La agricultura, ganadería, forestación, urbanización son los principales usos de la tierra que determinan patrones característicos en el paisaje. Por esta razón, sus efectos muchas veces son difíciles de separar. Si las especies resultan sensibles a las características del paisaje (i.e, composición, configuración) y estas características se encuentran determinadas por el uso de la tierra, entonces ¿cuál es el factor responsable de los patrones observados? Pero esta paradoja no debería ser un problema para interpretar los resultados. En última instancia, el o los mecanismos que operan determinando la abundancia de las especies a una determinada escala son independientes de la aproximación utilizada.

La medida de abundancia de las especies es fundamental para lograr un concreto avance en tópicos relacionados con predicciones espaciales y distribución de especies (Moisen *et al.* 2006). Después de décadas de avances en ecología experimental, las aproximaciones observacionales para poner a prueba hipótesis son frecuentemente consideradas “menos rigurosas”. Aún así, cuando se quieren contestar preguntas o resolver problemas a gran escala, todavía nos encontramos limitados a la observación (Sagarin *et al.* 2006). En particular la abundancia de las especies es difícil de medir a gran escala, ya que no existen bases de datos para muchas zonas del mundo y lo que ocurre en algunas partes del planeta no es necesariamente extrapolable a lo que ocurre en otras. Así, esta tesis ofrece un paso inicial y fundamental en el conocimiento de los factores ambientales relevantes en la determinación de la distribución de la abundancia de las especies de aves al sur de la región Neotropical. Al mismo tiempo, aporta a la teoría ecológica a través de la presentación de evidencias a favor y en contra de hipótesis alternativas.

Finalmente, intentando evitar una posición reduccionista poniendo a prueba varias hipótesis de manera simultánea, los hallazgos de esta tesis representan un paso inicial en la búsqueda de respuestas sobre los “cómo” y los “por qué” de la variación espacial en la abundancia de las especies a escala regional. Este estudio tiene limitaciones propias como, por ejemplo, no haber cubierto por completo el rango geográfico de las especies (Channel y Lomolino 2000, Sagarin *et al.* 2006). También tiene limitaciones impuestas como, por ejemplo, la carencia de un desarrollo metodológico para probar causa-efecto a gran escala. Afortunadamente, estas limitaciones representan los nuevos desafíos para los trabajos ecológicos a gran escala.

---



ANEXO 1. Lista de especies identificadas a lo largo del gradiente ambiental relevado entre las regiones Chaqueña y Patagonia (Capítulo 3).

Familia	Nombre Científico	Nombre Vulgar
Rheidae	<i>Rhea americana</i>	Ñandú
	<i>Pterocnemia pennata</i>	Choique
	<i>Crypturellus tataupa</i>	Tataupá Común
Tinamidae	<i>Rhynchothus rufescens</i>	Colorada
	<i>Nothoprcta cinerascens</i>	Inambú Montaraz
	<i>Nothura maculosa</i>	Inambú Común
	<i>Nothura darwinii</i>	Inambú Pálido
	<i>Eudromia elegans</i>	Martineta Común
Threskiornithidae	<i>Theristicus melanopis</i>	Bandurria Austral
Cathartidae	<i>Cathartes aura</i>	Jote Cabeza Colorada
	<i>Coragyps atratus</i>	Jote Cabeza Negra
Accipitridae	<i>Elanus leucurus</i>	Milano Blanco
	<i>Ictinia mississippiensis</i>	Milano Boreal
	<i>Parabuteo unicinctus</i>	Gavilán Mixto
	<i>Circus cinereus</i>	Gavilán Ceniciento
	<i>Circus buffoni</i>	Gavilán Planeador
	<i>Buteo polyosoma</i>	Aguilucho Común
Falconidae	<i>Caracara plancus</i>	Carancho
	<i>Milvago chimango</i>	Chimango
	<i>Spizapteryx circumcinctus</i>	Halconcito Gris
	<i>Falco femoralis</i>	Halcón Plomizo
	<i>Falco sparverius</i>	Halconcito Colorado
Cracidae	<i>Ortalis canicollis</i>	Charata
Charadriidae	<i>Vanellus chilensis</i>	Tero
	<i>Oreopholus ruficollis</i>	Chorlo Cabezón
Thinocoridae	<i>Thinocorus orbignyianus</i>	Agachona De Collar
Laridae	<i>Larus dominicanus</i>	Gaviota Cocinera
	<i>Larus maculipennis</i>	Gaviota Capucho Café
Columbidae	<i>Columba picazuro</i>	Paloma Picazuró
	<i>Columba maculosa</i>	Paloma Manchada
	<i>Columba livia</i>	Paloma Domestica
	<i>Zenaida auriculata</i>	Torcaza

---

	<i>Columbina picui</i>	Torcacita
	<i>Leptotila verreauxi</i>	Yerutí Común
Psittacidae	<i>Aratinga acuticaudata</i>	Calancate Común
	<i>Cyanoliseus patagonus</i>	Loro Barraquero
	<i>Myiopsitta monachus</i>	Cotorra
Coccyzidae	<i>Guira guira</i>	Pirincho
	<i>Tapera naevia</i>	Crespín
Strigidae	<i>Athene cunicularia</i>	Lechucita Vizcachera
Trochilidae	<i>Chlorostilbon aureoventris</i>	Colibrí Común
Picidae	<i>Colaptes campestris</i>	Carpintero Campestre
	<i>Colaptes melanochloros</i>	Carpintero Real Común
	<i>Melanerpes cactorum</i>	Carpintero Del Cardón
	<i>Picoides mixtus</i>	Carpintero Bataraz Chico
	<i>Melanerpes candidus</i>	Carpintero Blanco
Dendrocolaptidae	<i>Xiphocolaptes major</i>	Trepador Gigante
	<i>Drymornis bridgesii</i>	Chincheró Grande
Furnariidae	<i>Geositta rufipennis</i>	Caminera Común
	<i>Upucerthia dumetaria</i>	Bandurrita Común
	<i>Upucerthia certhioides</i>	Bandurrita Chaqueña
	<i>Eremobius phoenicurus</i>	Bandurrita Patagónica
	<i>Furnarius rufus</i>	Hornero
	<i>Furnarius cristatus</i>	Hornerito Copetón
	<i>Coryphistera alaudina</i>	Crestudo
	<i>Anumbius annumbi</i>	Leñatero
	<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	Curutí Blanco
	<i>Asthenes baeri</i>	Canastero Chaqueño
	<i>Asthenes pyrrholeuca</i>	Canastero Coludo
	<i>Asthenes patagonica</i>	Canastero Patagónico
	<i>Asthenes hudsoni</i>	Espartillero Pampeano
	<i>Schoeniophylax phryganophila</i>	Chotoy
	<i>Synallaxis frontalis</i>	Pijuí Frente Gris
	<i>Synallaxis albescens</i>	Pijuí Cola Parda
	<i>Pseudoseisura lophotes</i>	Cacholote Castaño
	<i>Leptasthenura platensis</i>	Coludito Copetón
	<i>Leptasthenura aegithaloides</i>	Coludito Cola Negra
	<i>Phacellodomus sibilatrix</i>	Espinero Chico

---

---

	<i>Phacellodomus striaticollis</i>	Espinero Pecho Manchado
Formicariidae	<i>Taraba major</i>	Chororó
	<i>Myrmorchilus strigilatus</i>	Batará Estriado
Rhinocryptidae	<i>Rhinocrypta lanceolata</i>	Gallito Copetón
	<i>Melanopareia maximiliani</i>	Gallito Collar
Phytotomidae	<i>Phytotoma rutila</i>	Cortarramas
Tyrannidae	<i>Agriornis microptera</i>	Gaicho Común
	<i>Xolmis cinerea</i>	Monjita Gris
	<i>Xolmis coronata</i>	Monjita Coronada
	<i>Xolmis irupero</i>	Monjita Blanca
	<i>Muscisaxicola maculirostris</i>	Dormilona Chica
	<i>Muscisaxicola flavinucha</i>	Sobrepuesto
	<i>Hymenops perspicillatus</i>	Pico De Plata
	<i>Knipolegus aterrimus</i>	Viudita Común
	<i>Myiodynastes maculatus</i>	Benteveo Rayado
	<i>Tachuris rubrigastra</i>	Tachurí Sietecolores
	<i>Machetornis rixosus</i>	Picabuey
	<i>Stigmatura butyoides</i>	Calandrita
	<i>Pitangus sulphuratus</i>	Benteveo Común
	<i>Tyrannus melancholicus</i>	Suirirí Real
	<i>Tyrannus savana</i>	Tijereta
	<i>Empidonomus aurantioatrocristatus</i>	Tuquito Gris
	<i>Myiarchus swainsoni</i>	Burlisto Pico Canela
	<i>Sublegatus modestus</i>	Suirirí Pico Corto
	<i>Suiriri suiriri</i>	Suirirí Común
	<i>Myiophobus fasciatus</i>	Mosqueta Estriada
	<i>Todirostrum margaritaceiventer</i>	Mosqueta Ojo Dorado
	<i>Pyrocephalus rubinus</i>	Churrinche
	<i>Pseudosolopteryx flaviventris</i>	Doradito Común
	<i>Serpophaga subcristata</i>	Piojito Común
	<i>Anairetes flavirostris</i>	Cachudito Pico Amarillo
	<i>Anairetes parulus</i>	Cachudito Pico Negro
	<i>Elaenia albiceps</i>	Fío Fío Silbón
	<i>Elaenia parvirostris</i>	Fío Fío Pico Corto
	<i>Camptostoma obsoletum</i>	Piojito Silbón
Hirundinidae	<i>Progne chalybea</i>	Golondrina Domestica

---

---

	<i>Progne tapera</i>	Golondrina Parda
	<i>Tachycineta leucorrhoa</i>	Golondrina Ceja Blanca
	<i>Tachycineta leucopyga</i>	Golondrina Patagónica
	<i>Notiochelidon cyanoleuca</i>	Golondrina Barranquera
Corvidae	<i>Cyanocorax chrysops</i>	Urraca Común
Troglodytidae	<i>Cistothorus platensis</i>	Ratona Aperdizada
	<i>Troglodytes aedon</i>	Ratona
motacillidae	<i>Anthus furcatus</i>	Cachirla Uña Corta
	<i>Anthus correndera</i>	Cachirla Común
	<i>Anthus chii</i>	Cachirla Chica
Mimidae	<i>Mimus triurus</i>	Calandria Real
	<i>Mimus saturninus</i>	Calandria Grande
	<i>Mimus patagonicus</i>	Calandria Mora
Turdidae	<i>Turdus amaurochalinus</i>	Zorzal Chalchalero
	<i>Turdus falcklandii</i>	Zorzal Patagónico
Sylviidae	<i>Polioptila dumicola</i>	Tacuarita Azul
Vireonidae	<i>Vireo olivaceus</i>	Chiví Común
	<i>Cyclarhis guajanensis</i>	Juan Chiviro
Parulidae	<i>Parula pitiayumi</i>	Pitiayumí
	<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	Arañero Cara Negra
Thraupidae	<i>Thraupis sayaca</i>	Celestino Común
	<i>Thraupis bonariensis</i>	Naranjero
Emberizidae	<i>Saltator aurantiirostris</i>	Pepitero De Collar
	<i>Saltator coerulescens</i>	Pepitero Gris
	<i>Paroaria coronata</i>	Cardenal
	<i>Cyanocompsa brissonii</i>	Reinamora Grande
	<i>Sporophila caerulescens</i>	Corbatita Común
	<i>Diuca diuca</i>	Diuca Común
	<i>Sicalis luteola</i>	Misto
	<i>Sicalis flaveola</i>	Jilguero Dorado
	<i>Phrygilus carbonarius</i>	Yal Negro
	<i>Phrygilus fruticeti</i>	Yal Carbonero
	<i>Coryphospingus cucullatus</i>	Brasita De Fuego
	<i>Aimophila strigiceps</i>	Cachilo Corona Castaña
	<i>Zonotrichia capensis</i>	Chingolo
	<i>Ammodramus humeralis</i>	Cachilo Ceja Amarilla

---

---

	<i>Poospiza ornata</i>	Monterita Canela
	<i>Saltatricula multicolor</i>	Pepitero Chico
	<i>Poospiza torquata</i>	Monterita De Collar
	<i>Poospiza melanoleuca</i>	Monterita Cabeza Negra
	<i>Emberizoides ypiranganus</i>	Coludo Chico
	<i>Embernagra platensis</i>	Verdón
Fringillidae	<i>Carduelis magellanica</i>	Cabecita Negra
Icteridae	<i>Cacicus chrysopterus</i>	Boyero Ala Amarilla
	<i>Cacicus solitarius</i>	Boyero Negro
	<i>Icterus cayanensis</i>	Boyerito
	<i>Molothrus rufoaxillaris</i>	Tordo Pico Corto
	<i>Molothrus bonariensis</i>	Tordo Renegrado
	<i>Agelaioides badius</i>	Tordo Músico
	<i>Sturnella loyca</i>	Loica Común
Icteridae	<i>Sturnella superciliaris</i>	Pecho Colorado
Ploceidae	<i>Passer domesticus</i>	Gorrión

---



# Referencias

- Allen AP y RJ O'Connor (2000) Interactive effects of land use and other factors on regional bird distributions. *Journal of Biogeography* 27: 889-900
- Antrop M (2000) Background concepts for integrated landscape analysis. *Agriculture Ecosystems and Environment* 77: 17-28
- Atauri JA y JV de Lucio (2001) The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* 16: 147-159
- Atkinson PW, RJ Fuller y JA Vickery (2002) Large-scale patterns of summer and winter bird distribution in relation to farmland type in England and Wales. *Ecography* 25: 466-480
- Barnett PR, MJ Whittingham, RB Bradbury y JD Wilson (2004) Use of unimproved and improved lowland grassland by wintering birds in the UK. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 102: 49-60
- Beecher NA, RJ Johnson, JR Brandle, RM Case y LJ Young (2002) Agroecology of birds in organic and nonorganic farmlands. *Conservation Biology* 16: 1620-1631
- Belloq MI y JR Gómez-Insausti (2005) Raptorial birds and environmental gradients in the southern Neotropics: A test of species-richness hypotheses. *Austral Ecology* 30: 900-906
- Belloq MI, P Ramirez-Llorens y J Filloy (2002) Recent records of Crowned Eagles (*Harpyhaliaetus coronatus*) from Argentina, 1981-2000. *Journal of Raptor Research* 36: 206-212
- Bibby C, M Jones y S Madsen (1998) *Expedition Field Techniques. Bird Surveys*. Expedition Advisory Centre, London
- Bibby CJ, ND Burgess y DA Hill (1992) *Bird census techniques*. Academic Press, London
- BirdLife International (2004) *Birdlife's online World Bird Database: the site for bird conservation*. Version 2.0. Cambridge, UK: BirdLife International. <http://www.birdlife.org>
- Blackburn TM y KJ Gaston (2003) *Macroecology: concepts and consequences*. Cambridge University Press, Cambridge
- Blackburn TM, KJ Gaston, RM Quinn y RD Gregory (1999) Do local abundance of British birds change with proximity to range edge? *Journal of Biogeography* 26: 493-505
- Brown JH (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255-279
- Brown JH (1995) *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago
- Brown JH y BA Maurer (1989) Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243: 1145-1150
- Brown JH, DW Mehlman y GC Stevens (1995) Spatial variation in abundance. *Ecology* 76: 2028-2043
- Bucher EH y M Nores (1988) Present status of birds in steppes and savannas of northern and central Argentina. *ICBP Technical Publication* 7: 71-79
- Burkart R, NO Bárbaro, RO Sánchez y DA Gómez (2000) *Ecorregiones de la Argentina*. Administración de Parques Nacionales, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Humano de la Nación
- Cabrera A. (1971) Fitogeografía de la Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* XIV 1-2: 1-43
- Caughley G y A Gunn (1996) *Conservation Biology in Theory and Practice*. Blackwell Scientific Publications, USA
- Channell R y MV Lomolino (2000) Dynamic biogeography and conservation of endangered species. *Nature* 403: 84-86

- Cleary DFR, MJ Genner, TJB Boyle, T Setyawati, CD Angraeti y SBJ Menken (2005) Associations of bird species richness and community composition with local and landscape-scale environmental factors in Borneo. *Landscape Ecology* 20: 989-1001
- Collar NJ, DC Wege y AJ Long (1997) Patterns and causes of endangerment in the New World avifauna. *Ornithological Monographs* 48: 237-260
- Cueto V y J López de Casenave (1999) Determinants of bird species richness: role of climate and vegetation structure at a regional scale. *Journal of Biogeography* 26: 487-492
- De Fina AL (1992) *Aptitud agroclimática de la República Argentina*. Acad. Nac. de Agronomía y Veterinaria. Argentina
- De la Peña MR (1999) *Aves argentinas: Lista y distribución*. L.O.L.A. Buenos Aires
- Di Giacomo AS y S Krapovickas (2001) Afforestation threatens Argentina's grasslands. *World Birdwatch* 23: 24-25
- Diniz-Filho JAF, LM Bini y BA Hawkins (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography* 12:53-64
- Diniz-Filho JAF, TFLVB Rangel y BA Hawkins (2004) A test of multiple hypothesis of the diversity gradient of south American owls. *Oecologia* 149: 633-638
- Donald PF, FJ Sanderson, IJ Burfield y FPJ van Bommel (2006) Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990-2000. *Agriculture Ecosystems and Environment* 116: 189-196
- Doyle AC (1887) *A study in scarlet*. Penguin Classics
- Drapeau P, A Leduc, JF Giroux, JP Savard, Y Bergeron y W Vickery (2000) Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs* 70: 423-444
- Emlen JT, MJ DeJong, MJ Jaeger, TC Moermond, KA Rusterholz y RP White (1986) Density trends and range boundary constraints of forest birds along a latitudinal gradient. *Auk* 103: 791-803
- Fairbanks DHK (2004) Regional land-use impacts affecting avian richness patterns in Southern Africa-insights from historical avian atlas data. *Agriculture Ecosystems and Environment* 101: 269-288
- Farina A (1998) *Principles and methods in landscape ecology*. Chapman y Hall, London
- FAUBA (2003) *Apuntes Agroeconómicos I*. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires
- Fernández GJ, G Posse, V Ferreti y FM Gabelli (2003) Bird-habitat relationship for the declining Pampas meadowlark populations in the southern Pampas grasslands. *Biological Conservation* 115: 139-148
- Flather CH y JR Sauer (1996) Using landscape ecology to test hypothesis about large-scale abundance patterns in migratory birds. *Ecology* 77: 28-35
- Forman RTT (1995) Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology* 10: 133-142
- Forsman JT y M Monkkönen (2003) The role of climate in limiting European resident bird populations. *Journal of Biogeography* 30: 55-70
- Fuller RJ, RD Gregory, DW Gibbons, JH Marchant, JD Wilson, SR Baillie y N Carter (1995) Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. *Conservation Biology* 9: 1425-1441
- Fuller RM y JA Mosher (1987) Raptor Survey Techniques. En: BA Giron Pendleton, BA Millsap, KW Kline y DM Bird (eds.), *Raptor Management Technique Manual*. Natl. Wildl. Fed., USA
- Gaston KJ (1990) Patterns in the geographical ranges of species. *Biological Reviews* 65: 105-129
- Gaston KJ (1994) *Rarity*. Chapman and Hall. London
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227
- Gaston KJ y TM Blackburn (1996) Global scale macroecology: interactions between population size, geographic range size and body size in the Anseriformes. *Journal of Animal Ecology* 65: 701-714

- Gaston KJ y TM Blackburn (2000) *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science, Oxford
- Gaston KJ y TM Blackburn (2003) Macroecology and conservation biology. En: TM Blackburn y KJ Gaston (eds.), *Macroecology: concepts and consequences*. Blackwell Science, Oxford
- Giberti H (1981) *Historia Económica de la Ganadería Argentina*. Solar, Bs. As.
- Guisan A y U Hofer (2003) Predicting reptile distributions at the mesoscale: relation to climate and topography. *Journal of Biogeography* 30: 1233-1243
- Hawkins BA (2001a) Area and the latitudinal diversity gradient for terrestrial birds. *Ecology Letters* 4: 595-601
- Hawkins BA (2001b) Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology and Evolution* 16: 470
- Hawkins BA, R Field, HV Cornell, DJ Currie, JF Guegan, DM Kaufman, JT Kerr, GG Mittelbach, T Oberdorff, EM O'Brien, EE Porter y JRG Turner (2003) Energy, water and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84: 3105-3117
- Hawkins BA y JAF Diniz-Filho (2004) 'Latitude' and geographic patterns in species richness. *Ecography* 27: 268-272
- Hawkins BA y JAF Diniz-Filho (2006) Beyond Rapoport's rule: evaluating range size patterns of New World birds in a two-dimensional framework. *Global Ecology and Biogeography* 15: 461-469
- Herzog SK, M Kessler y K Bach (2005) The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography* 28: 209-222
- Hulbert SH (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187-211
- INTA (1990) *Atlas de Suelos de la República Argentina*. Instituto Nacional de tecnología Agropecuaria, Argentina
- IUCN 2004. 2004 IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.redlist.org>
- Johnson DH y MD Schwartz (1993) The conservation reserve program and grassland birds. *Conservation Biology* 7: 934-937
- Kerr JT y L Packer (1997) Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high energy regions. *Nature* 385: 252-254
- Krapovickas S. y Di Giacomo A.S. 1998. Conservation of pampas and campos grasslands in Argentina. *Parks* 8: 47-53
- Lawton JH (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos* 84: 177-192
- Legendre P (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659-1673
- Legendre P y L Legendre (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Lennon JJ, JJD Greenwood y JRG Turner (2000) Bird diversity and environmental gradients in Britain: a test of the species-energy Hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 69:581-598
- Lennon JL (1999) Resource selection functions: taking space seriously. *Trends in Ecology and Evolution* 14:399-400
- León RJC, GM Rusch y M Oesterheld (1984) Pastizales pampeanos – impacto agropecuario. *Phytocoenología* 12: 201-218
- Leveau LM y CM Leveau (2004) Riqueza y abundancia de aves en agroecosistemas pampeanos durante el periodo post-reproductivo. *Ornitología Neotropical* 15: 371-380
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- MacArthur RH (1972) *Geographical ecology: Patterns in the distributions of species*. Harper y Row, New York
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalised regression approach. *Cancer Research* 27: 209-220
- Martin TE (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual review of Ecology and Systematics* 18: 453-487
- Martin TE (2004) Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? *Auk* 121: 289-301

- Mateucci SD (1998) La cuantificación de la estructura del paisaje. En: SD Mateucci y GD Bunzai (eds.), *Sistemas ambientales complejos: herramientas de análisis espacial*. Eudeba, Buenos Aires
- Mazar Barnett J y M Pearman (2001) *Lista comentada de las aves argentinas – Annotated checklist of the birds of Argentina*. Lynx Edicions. Barcelona
- McGill B y C Collins (2003) A unified theory in macroecology based on spatial patterns of abundance. *Evolutionary Ecology Research* 5: 469-492
- Melles S, SM Glenn y K Martin (2003) Urban Bird Diversity and Landscape Complexity: Species–environment Associations Along a Multiscale Habitat Gradient. *Conservation Ecology* 7(1): 5. <http://www.consecol.org/vol7/iss1/art5>
- Michel N, F Burel y A Butet (2006) How does landscape use influence small mammal diversity, abundance and biomass in hedgerow networks of faring landscapes? *Acta Oecologica* 30: 11-20
- Miller JN, RP Brooks y MJ Croonquist (1997) Effects of landscape patterns on biotic communities. *Landscape Ecology* 12: 137-153
- Moisen GG, J Edwards y PE Osborne (2006) Further advances in predicting species distributions. *Ecological Modelling* 199: 129-131
- Molinari RL (1987) *Biografía de la Pampa: 4 siglos de historia del campo argentino*. Fundación Colombina V Centenario, Bs.As.
- Moran MD (2003) Arguments for rejecting the sequential Bonferroni in ecological studies. *Oikos* 100: 403-405
- Murray y Lepschi (2004) Are locally rare species abundant elsewhere in their geographical range? *Austral Ecology* 29: 287-293
- Myers AA y PS Giller (1988) Process, pattern and scale in biogeography. En: AA Myers y PS Giller (eds.), *Analytical biogeography*. Chapman and Hall, Londres
- Narosky T y AG Di Giacomo (1993) *Las aves de la Provincia de Buenos Aires: Distribución y Estatus*. - Asociación Ornitológica del Plata, Vázquez Mazzini Ed. y L.O.L.A., Buenos Aires
- O'Connor RJ, MT Jones, RB Boone y TB Lauber (1999) Linking continental climate, land use and land patterns with grassland bird distribution across the conterminous United States. *Studies in Avian Biology* 19: 45-59
- Pearce-Higgins JW (1996) Seed eaters in the Noel Kempff Mercado National Park, Bolivia. *Cotinga* 5: 69-71
- Perkins AJ, MJ Whittingham, RB Bradbury, JD Wilson, AJ Morris y PR Barnett (2000) Habitat characteristics affecting use of lowland agricultural grassland by birds in winter. *Biological Conservation* 95: 279-294
- Peterjohn BG y JR Sauer (1999) Population status of North American grassland birds from the North American Breeding Bird Survey, 1966-1996. *Studies in Avian Biology* 19: 27-44
- Pimm SL, HL Jones y J Diamond (1988) On the risk of extinction. *American Naturalist* 132: 757-785
- Rabinovich J y E Rapoport (1975) Geographical variation of diversity in Argentine passerine birds. *Journal of Biogeography* 2:141-157
- Rahbek C y GR Graves (2001) Multiscale assessment of patterns in avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 98:4534-4539
- Ralph CJ, GR Geupel, P Pyle, TE Martin, DF DeSante y B Milá (1996) *Manual de Métodos de Campo para el Monitoreo de Aves Terrestres*. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture
- Rapoport ED (1982) *Aerography - Geographical Strategies of Species*. Pergamon Press, New York
- Redpath SM, B Arroyo, B Etheridge, F Leckie, K Bouwman y SJ Thirgood (2002) Temperature and hen harrier productivity: from local mechanisms to geographical patterns. *Ecography* 25: 533-540
- Ricklefs RE (1980) Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. *Auk* 97:3 8-49

- Ricklefs RE (2000) Lack, Skutch and Moreau: the early development of life history thinking. *Condor* 102: 3-8
- Ridgely RS y G Tudor (1989) *The birds of South America*, 1<sup>st</sup> Vol. University of Texas Press, Austin
- Roback PJ y RA Askins (2005) Judicious use of multiple hypothesis tests. *Conservation Biology* 19: 261-267
- Rohde K (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514-527
- Root T (1988a) Energy constraints on avian distribution and abundances. *Ecology* 69: 330-339
- Root T (1988b) Environmental factors associates with avian distributional boundaries. *Journal of Biogeography* 15: 489-505
- Rotenberry JT (1978) Components of avian diversity along a multifactorial climatic gradient. *Ecology* 59: 693-699
- Ruggiero A (2001) Interacciones entre la biogeografía ecológica y la macroecología: aportes para comprender los patrones espaciales en la diversidad biológica. En: JL Bousquets y JJ Morrone (eds.) *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Fac. Ciencias, UNAM, México, DF
- Saab V (1999) Importance of spatial scale to habitat use by breeding birds in riparian forests: a hierarchical analysis. *Ecological Applications* 9: 135-151
- Sagarin RD y SD Gaines (2002) The “abundant centre” distribution: to what extent is it a biogeographic rule? *Ecology Letters* 5: 137-147
- Sagarin RD, SD Gaines y B Gaylord (2006) Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 524-530
- Sala OE, FS Chapin III, JJ Armesto, E Berlow, J Bloomfield, R Dirzo, E Huber-Sanwald, LF Huenneke, RB Jackson, A Kinzig, R Leemans, DM Lodge, HA Mooney, M Oesterheld, NL Poff, MT Sykes, BH Walker, M Walker y DH Wall (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774
- Sala OE, M Oesterheld, RJC León y A Soriano (1986) Grazing community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32
- Sarr DA, DE Hibbs y MA Huston (2005) A hierarchical perspective of plant diversity. *Quarterly Review of Biology* 80: 187-212
- Seoane J, J Viñuela, R Díaz-Delgado y J Bustamante (2003) The effects of land use and climate on red kite distribution in the Iberian peninsula. *Biological Conservation* 111: 401-414
- Siegel S y NJ Castellan (1988) *Nonparametric Statistics for the Behavioural Sciences*, 2<sup>nd</sup> ed. Mc Graw-Hill, London
- Silva JMC (1999) Seasonal movements and conservation of seedeaters of the genus *Sporophila* in South America. *Studies in Avian Biology* 19: 272-280
- Siriwardena GM, HQP Crick, SR Baillie y JD Wilson (2000) Agricultural land-use and the spatial distribution of granivorous lowland farmland birds. *Ecography* 23: 702-719
- Söderström B, S Kiema y RS Reid (2003) Intensified agricultural land-use and bird conservation in Burkina Faso. *Agriculture Ecosystems and Environment* 99: 113-124
- Soriano A (1991) Río de la Plata Grasslands. En: RT Coupland (ed.), *Natural Grasslands: Introduction and Western Hemisphere. Ecosystems of the World* 8<sup>th</sup> ed. Elsevier, Amsterdam
- Storch D, M Konvicka, J Benes, J Martinková y KJ Gaston (2003) Distribution patterns in butterflies and birds of the Czech Republic: separating effects of habitat and geographical position. *Journal of Biogeography* 30: 1195-1205
- Tellería JL y T Santos (1993) Distributional patterns of insectivorous passerines in the Iberian Forests: does abundance decrease near the border? *Journal of Biogeography* 20: 235-240
- Tellería JL y T Santos (1994) Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula. *Bird Study* 41: 161-169

- ter Braak CJF (1995) Ordination. En: RHG Jongman, CJF ter Braak y OFR van Tongeren (eds.), *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge
- ter Braak CJF y CWN Looman (1995) Regression. En: RHG Jongman, CJF ter Braak y OFR van Tongeren (eds.), *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge
- Tracy CR y TL George (1992) On the determinants of extinction. *American Naturalist* 139: 102-122
- Tubaro PL y FM Gabelli (1999) The decline of the Pampas Meadowlark: difficulties of applying the IUCN criteria to neotropical grassland birds. *Studies in Avian Biology* 19: 250-257
- van Tongeren OFR (1995) Cluster analysis. En: RHG Jongman, CJF ter Braak y OFR van Tongeren (eds.), *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge
- Verhulst J, A Báldi y D Kleijn (2004) Relationships between land-use intensity and species richness and abundance of birds in Hungary. *Agriculture Ecosystems and Environment* 104: 465-473
- Vickery JA, JR Tallowin, RE Ferber, EJ Asteraki, PW Atkinson, RJ Fuller y VK Brown (2001) The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. *Journal of Applied Ecology* 38: 647-664
- Vickery PD, HE Casañas y AS Di Giacomo (2003) Effects of altitude on the distribution of Neartic and resident grassland birds in Córdoba province, Argentina. *Journal of Field Ornithology* 74: 172-178
- Vickery PD, PL Tubaro, JMC da Silva, BG Peterjohn, JR Herkert y RB Cavalcanti (1999) Conservation of grassland birds in the Western Hemisphere. *Studies in Avian Biology* 19: 2-26
- Walter H (1977) *Zonas de vegetación y clima*. Ediciones Omega, Barcelona
- Whittaker RH (1967) Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42: 207-269
- Wiens JA (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-387.
- Wiens JA (1995). Landscape mosaics and ecological theory. En: L Hansson y L Fahrig (eds.), *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Chapman y Hall, London.
- Willig MR, DM Kaufman y RD Stevens (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale and synthesis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 273-309
- Willson MF y TA Comet (1996) Bird communities of northern forests: patterns of diversity and abundance. *The Condor* 98: 337-349
- Wilson JD, R Taylor y LB Muirhead (1996) Field use by farmland birds in winter: an analysis of field type preferences using resampling methods. *Bird Study* 43: 320-332
- Zurita GA, N Rey, DM Varela, M Villagra y MI Belloco (2006) Conversion of the Atlantic Forest into native and exotic tree plantations: Effects on bird communities from the local and regional perspectives. *Forest Ecology and Management* 235: 164-173