



**UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES**

**Facultad de Ciencias Exactas y Naturales**

**Departamento de Ecología, Genética y Evolución**

**EL USO DE LA TIERRA COMO DETERMINANTE DE PATRONES  
ESPACIALES DE ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD DE AVES**

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

**CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Gustavo Andrés Zurita**

**Director de Tesis: María Isabel Bellocq**

**Consejero de Estudios: Esteban Hasson**

**Laboratorio de Ecología de Comunidades y Macroecología**

**Buenos Aires, 2008**

**EL USO DE LA TIERRA COMO DETERMINANTE DE PATRONES  
ESPACIALES DE ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD EN AVES**

---

**JURADOS**

**Dra. Patricia Kandus**

**Dr. Juan Carlos Reboreda**

**Dr. Pablo Tubaro**

# EL USO DE LA TIERRA COMO DETERMINANTE DE PATRONES ESPACIALES DE ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD EN AVES

---

## RESUMEN

Se estudiaron los efectos del uso de la tierra en la abundancia de las especies y la estructura (riqueza y similitud respecto a la comunidad nativa) de las comunidades de aves a escala de hábitat y paisaje en la selva Atlántica. Para estos atributos de poblaciones y comunidades se examinaron las diferencias de aptitud de hábitat de los ambientes modificados y, a escala de paisaje, se relacionaron con la pérdida y fragmentación del ambiente natural. La similitud y riqueza de especies nativas decreció desde ambiente multi-estratificados con vegetación nativa (forestaciones de araucaria) a mono-estratificados dominados por vegetación exótica (cultivos anuales). A escala regional y de paisaje, el patrón espacial de riqueza estuvo determinado por la heterogeneidad de usos de la tierra y la cobertura de selva mientras que la similitud solo estuvo influenciada por la cobertura de selva. La fragmentación tuvo efectos solo en paisajes dominados por usos de la tierra con baja aptitud. La reducción en el número de especies nativas y la incorporación de especies de otras regiones determinaría los patrones espaciales de composición y riqueza de aves a escala de hábitat y paisaje. Especies con un área de distribución restringida y mayor tamaño corporal disminuyeron su abundancia con la pérdida de selva, mientras que el patrón contrario se observó para especies de amplia distribución y menor tamaño. Esta tesis aporta a un mayor entendimiento de los determinantes de patrones espaciales de abundancia y diversidad de aves y contribuye a la planificación territorial tendiente a preservar las comunidades nativas.

**Palabras claves:** abundancia, aptitud de hábitat, Argentina, aves, ecología de paisaje, diversidad, selva Atlántica, similitud, riqueza

## **THE INFLUENCE OF LAND USE ON THE SPATIAL PATTERNS OF BIRD ABUNDANCE AND DIVERSITY**

---

The influence of land use on species abundance and bird community structure (richness and the similarity with the native forest bird community) was studied at the local and landscape scales in the Atlantic forest. For these attributes, the suitability of human-modified habitats and the relationship with habitat loss and fragmentation were studied at the landscape scale. The similarity and native species richness decreased from multi-stratified habitats with native vegetation (Araucaria tree plantations) to mono-stratified habitats dominated by exotic vegetation (annual crops). At the landscape and regional scales, habitat loss and the diversity of human-modified habitats influenced spatial patterns of bird richness while similarity was only influenced by habitat loss. Fragmentation effects were only evident in landscapes dominated by human-modified habitats with low suitability for native species. The reduction in the number of native species and the invasion of extra-regional species probably determined the spatial patterns of bird community similarity and richness at the local and landscape scales. Species with a restricted distributional area and large body size decreased in abundance with forest loss, while species with large distributional areas and small body size showed the opposite pattern. This thesis provides a better understanding of the determinants of spatial patterns of species abundance and diversity and contributes to improve landscape planning to preserve native bird communities.

**Key words:** abundance, habitat suitability, Argentina, birds, landscape ecology, diversity, Atlantic forest, similarity, richness

## AGRADECIMIENTOS

Muchas personas dedicaron tiempo, esfuerzo e imaginación para que esta tesis pudiera ser una realidad. De todas estas personas, mi directora fue sin duda aquella que dedicó largas horas de su vida y mucho de su reserva de paciencia a guiarme. Vaya entonces mi profundo agradecimiento a Malé, por lo antes dicho, y por ser siempre y en toda circunstancia una excelente persona e investigadora. A la “pionera” Julieta Filloy por ayudarme a pensar creativamente durante nuestras discusiones que resultaron casi siempre en buenas ideas. A los “Misioneros” verdaderos y adoptivos que me acompañaron en esta aventura Diego, Aloisio, Fernando, Lia, Paula, Agustín y tantos otros. A Myriam y “Peter” sin cuya ayuda los muestreos en Paraguay no hubieran sido posibles. A mi familia que me apoyo desde siempre y que me mostró que la vocación es lo más importante a la hora de trazar un camino en la vida. Y finalmente a la Geno, por supuesto, por ser en todo momento mi compañera incondicional y discutir cada una de las ideas que aquí aparecen. Por esto y por tantas otras cosas, esta tesis esta dedicada a ella y a Anita, que más allá de una pasión por entender a la naturaleza, le dan un profundo sentido a mi vida.

El trabajo desarrollado durante esta tesis fue financiado por el CONICET a través de una beca doctoral, la Universidad de Buenos Aires con una beca doctoral y un subsidio UBACyT (X092) y el programa Russell E. Train del World Wildlife Fund (WWF). Fundación Moisés Bertoni (Paraguay), Conservación Argentina, Parques Nacionales, el MERRYT de la provincia de Misiones y numerosas empresas y propietarios privados prestaron apoyo logístico y otorgaron permisos durante los muestreos.

**Para mis amores, Genoveva y Anita**

# INDICE

<b>INTRODUCCIÓN GENERAL.....</b>	<b>9</b>
<i>Interpretando patrones biológicos en el espacio: ecología de paisaje .....</i>	<i>9</i>
<i>Efectos de los disturbios antrópicos sobre los patrones espaciales de abundancia y diversidad.....</i>	<i>11</i>
<i>Objetivos, hipótesis y esquema general de la tesis .....</i>	<i>15</i>
<b>METODOLOGÍA GENERAL .....</b>	<b>18</b>
<i>Área de estudio .....</i>	<i>18</i>
La selva Atlántica: caracterización ambiental y fitogeográfica.....	18
Diversidad biológica e importancia de conservación de la selva Atlántica.....	20
Patrones de uso de la tierra en la selva Paranaense .....	22
La selva Paranaense y las aves como modelos para estudios en ecología del paisaje .....	24
<i>Diseño de muestreo.....</i>	<i>25</i>
<i>Caracterización espacial: configuración y composición del paisaje .....</i>	<i>29</i>
<i>Muestreos a campo .....</i>	<i>31</i>
Muestreo de aves.....	31
Muestreos de vegetación.....	32
<i>Validación de sub-regiones.....</i>	<i>33</i>
<b>APTITUD DE LOS AMBIENTES MODIFICADOS: ¿DICOTOMÍA O GRADIENTE ? .....</b>	<b>36</b>
<i>Introducción.....</i>	<i>36</i>
<i>Métodos.....</i>	<i>38</i>
Área de estudio .....	38
Diseño experimental y muestreos a campo.....	39
Variables explicatorias.....	40
Análisis de datos .....	41
<i>Resultados .....</i>	<i>43</i>
Estructura de la vegetación .....	43
Comunidad de aves y respuestas específicas .....	46
<i>Discusión.....</i>	<i>50</i>
Comunidades de aves en ambientes modificados .....	50
Patrones de respuesta al reemplazo del hábitat.....	51
Valor de conservación de los ambientes modificados .....	52
<b>PATRONES ESPACIALES DE DIVERSIDAD: DETERMINANTES A ESCALA DE PAISAJE .....</b>	<b>55</b>
<i>Introducción.....</i>	<i>55</i>
<i>Análisis de datos .....</i>	<i>57</i>

<i>Resultados</i> .....	58
Comunidad de aves y patrones de riqueza.....	58
Patrones de similitud.....	62
Efectos de la fragmentación y del patrón general de uso de la tierra .....	64
<i>Discusión</i> .....	65
Patrones espaciales de diversidad .....	65
Efectos de fragmentación y patrón general de uso de la tierra .....	67
<b>PATRONES ESPACIALES DE ABUNDANCIA: DETERMINANTES ECOLÓGICOS</b> .....	<b>68</b>
<i>Introducción</i> .....	68
<i>Métodos</i> .....	70
Estructura del paisaje y características ecológicas.....	70
Análisis de datos .....	70
<i>Resultados</i> .....	72
Respuestas de las abundancias a los cambios en la estructura del paisaje.....	72
Determinantes ecológicos de la respuesta de las especies .....	75
<i>Discusión</i> .....	76
Efectos de la pérdida y fragmentación de la selva.....	76
Determinantes de las respuestas de la abundancia a los cambios en el paisaje ...	78
Extinciones en la selva Atlántica: ¿preadaptación o falta de tiempo? .....	79
<b>CONSIDERACIONES FINALES</b> .....	<b>81</b>
<i>Patrones de diversidad a escala de paisaje: ¿Cuánto sabemos?</i> .....	81
<i>Planificación a escala de paisaje y conservación de la diversidad</i> .....	83
<i>Aves en la selva Paranaense: situación actual y perspectivas futuras</i> .....	85
<i>Preguntas sin responder</i> .....	86
<b>ANEXOS</b> .....	<b>88</b>
<b>REFERENCIAS</b> .....	<b>101</b>

# **CAPÍTULO I**

## **INTRODUCCIÓN GENERAL**

### *Interpretando patrones biológicos en el espacio: ecología de paisaje*

El estudio de los patrones de diversidad biológica y sus determinantes ha constituido un eje central de estudio en ecología. En una primera etapa, estos patrones se describieron a pequeña escala y se interpretaron como una consecuencia de las interacciones entre especies (competencia, depredación, mutualismos) y por variaciones de pequeña escala en las condiciones abióticas. Esta aproximación llevó al desarrollo de modelos conceptuales para explicar los patrones de diversidad basados principalmente en las interacciones biológicas entre especies (Begon *et al.* 1988).

Si bien este primer enfoque generó (y genera) grandes avances teóricos para entender los determinantes de la distribución y abundancia de los organismos en el espacio y tiempo, la descripción de patrones que ocurren a escalas mayores permitió comprender que existen factores causales de los patrones biológicos que no se relacionan exclusivamente con las interacciones entre organismos (Wiens 1989, Levin 1992, Turner *et al.* 2001a). De esta manera, la incorporación del concepto de escala en los estudio de ecología constituyó un gran avance para comprender que los mecanismos que generan patrones de los atributos de poblaciones y comunidades (abundancia, alfa y beta diversidad, etc.) a diferentes escalas pueden ser diferentes (Wiens 1989).

El estudio de patrones y procesos biológicos que ocurren como consecuencia del patrón<sup>1</sup> espacial de los elementos que componen el paisaje constituye el campo central de la ecología de paisaje (Turner *et al.* 2001a). Desde la década de los 80, la ecología de paisaje se desarrolló rápidamente con el avance de las técnicas que permiten observar y caracterizar la superficie terrestre a mayores escalas que la percepción humana, tales como las fotos aéreas e imágenes satelitales. Paralelamente, los conceptos y técnicas derivados de la ecología de paisaje comenzaron a ser utilizados para la planificación territorial y otras aplicaciones relacionadas con la conservación y el manejo sustentable de los ecosistemas (Gutzwiller 2002, Barbaro *et al.* 2007)

Existe una gran cantidad de definiciones de lo que constituye un paisaje, Turner *et al.* (2001a) lo definen como “*un área espacialmente heterogénea en, al menos, un factor de interés*”. Si bien esta definición no delimita la escala geográfica, generalmente se considera que un paisaje ocupa una superficie mayor al área de acción de un individuo y menor a su distribución regional (McGarigal *et al.* 2002). Es importante tener en cuenta que la delimitación de un paisaje depende del grano<sup>2</sup> con el cual los organismos perciben el ambiente y puede variar desde algunos cientos de metros a cientos de kilómetros (Wiens 1976).

Debido a la extensión que generalmente abarcan los paisajes (lo que puede apreciarse desde la ventanilla de un avión), la experimentación resulta difícil o imposible de realizar a esta escala por lo que, gran parte del marco conceptual de la ecología del paisaje está basado en evidencias correlacionales y modelos de simulación. Estos modelos simplifican y simulan la dinámica espacial y temporal de

---

<sup>1</sup> Patrón espacial de paisaje: comprende tanto a la configuración como a la composición de los elementos en el paisaje (Gustafson 1998).

<sup>2</sup> En este sentido, grano se refiere a la forma en la cual los organismos perciben los recursos de su entorno (MacArthur & Levins 1964).

la composición y configuración<sup>3</sup> de los elementos que componen el paisaje y sus efectos sobre diferentes patrones y procesos biológicos (Turner *et al.* 2001a).

La composición y configuración de los elementos que componen el paisaje tiene una fuerte influencia sobre los patrones biológicos de diversidad. Una mayor diversidad de ambientes está asociado a una mayor riqueza al favorecerse la coexistencia de especies con diferentes requerimientos ecológicos (Cook 1998, Atauri & Lucio 2001, Rahbek & Graves 2001, Benton *et al.* 2003). Un incremento en el número de parches de ambiente natural y de la distancia que los separa (fragmentación) generalmente resulta en una reducción en el número de especies como consecuencia de una disminución en el tamaño efectivo de las poblaciones y extinciones diferenciales (Fischer & Lindenmayer 2007b). Por otro lado, los cambios en composición a escala de paisaje han sido menos estudiados; particularmente, la similitud entre comunidades se ha relacionado con las características en el uso de la tierra (Dormann *et al.* 2007). Debido a las dificultades para realizar experimentación, los mecanismos determinantes de los patrones biológicos a escala de paisaje resultarán del desarrollo de modelos conceptuales apoyados por estudios de campo en diferentes taxones y ecosistemas (Turner 2001a); y del desarrollo de técnicas de análisis con mayor poder de resolución a esta escala.

### ***Efectos de los disturbios antrópicos sobre los patrones espaciales de abundancia y diversidad***

En los últimos decenios, las actividades humanas constituyen una de las principales fuentes de disturbio en la mayor parte de los ecosistemas terrestres (Myers *et al.*

---

<sup>3</sup> La configuración esta determinada por el arreglo espacial de los elementos en el paisaje mientras que composición de refiere a la identidad y extensión relativa de cada uno de los elementos (Gustafson 1998)

2000). De acuerdo al tipo de disturbio, su intensidad y magnitud, sus efectos sobre los patrones y procesos biológicos pueden ocurrir a diferentes escalas espaciales (Benton *et al.* 2003). A escala local, la degradación y el reemplazo del hábitat natural produce cambios en la abundancia de las especies y en la riqueza (alfa diversidad) y composición (beta diversidad) de las comunidades a través de modificaciones en la disponibilidad de recursos, las condiciones de microclima, y las interacciones biológicas (Benton *et al.* 2003). A una escala mayor, los disturbios antrópicos pueden afectar los patrones biológicos al modificar la composición y configuración de los elementos que componen el paisaje (Gutzwiller 2002). Si bien a esta escala se han desarrollado una gran cantidad de estudios que evalúan los efectos de los disturbios antrópicos en diferentes componentes taxonómicos, genéticos y funcionales de la diversidad (Groom *et al.* 2006), el desarrollo de modelos conceptuales que incorporen las modificaciones generadas por las actividades humanas es escaso. Esto probablemente se deba a la gran cantidad de información necesaria y a la dificultad de considerar simultáneamente múltiples impactos (Turner *et al.* 2001a).

El reemplazo y fragmentación de los ambientes naturales se consideran las principales causas de pérdida de biodiversidad a nivel global (Myers *et al.* 2000, Brooks *et al.* 2002). Por este motivo, en las últimas décadas se ha realizado una gran cantidad de estudios sobre los efectos de estos procesos en diferentes taxones y ecosistemas (Fischer & Lindenmayer 2007b). Desde la ecología se han utilizado diferentes modelos teóricos para comprender los mecanismos que producen la extinción de especies asociado a la reducción y fragmentación del ambiente natural (Haila 2002). La teoría del equilibrio en biogeografía de islas<sup>4</sup> fue la primera aproximación que se utilizó para predecir los efectos de la pérdida y fragmentación

---

<sup>4</sup> Teoría de Biogeografía de Islas: considera la distancia a la fuente de especies y el tamaño de las islas como los principales determinantes de la riqueza de especies en una isla.

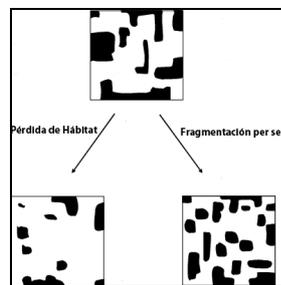
del hábitat sobre la estructura de las comunidades (MacArthur & Wilson 1963). Si bien esta teoría fue, y continúa siendo, ampliamente utilizada para explicar los efectos de la fragmentación y para el diseño de áreas protegidas, tiene limitaciones debido a las diferencias propias entre un sistema natural de islas-continente y un sistema fragmentado por la acción humana (Haila 2002). La crítica al modelo de biografía de islas que es más relevante a este estudio es que la matriz<sup>5</sup>, o el ambiente que separa los fragmentos, no constituye un ambiente completamente hostil para las especies como supone este modelo (Ricketts 2001, Castellón & Sieving 2005). Otra de las críticas al modelo de biogeografía de islas es que considera la existencia de un “continente” que actúa como fuente de especies mientras que la mayor parte de los sistemas fragmentados están constituidos solo por parches remanentes.

Modelos posteriores a la teoría del equilibrio en biogeografía de islas intentaron resolver las simplificaciones de este modelo y considerar sistemas donde no existe una fuente definida de especies (el continente). El modelo de meta-poblaciones, y posteriormente el de meta-comunidades, considera una situación más realista ya que tiene en cuenta, no solo las distancias entre parches y su tamaño, sino también la tasa de dispersión de las especies a través de la matriz (Leibold *et al.* 2004, Groom *et al.* 2006). Finalmente, los modelos de simulación espacialmente explícitos, basados en las características ecológicas de las especies, han sido recientemente utilizados para predecir los efectos de distintas configuraciones y composiciones del paisaje en su dinámica poblacional (Wiegand *et al.* 2005). Si bien estos últimos no constituyen modelos teóricos, resultan de mucha utilidad para comprender y predecir los efectos del reemplazo y fragmentación del hábitat.

---

<sup>5</sup> En ecología del paisaje se considera el ambiente que ocupa la mayor extensión en el paisaje como la matriz (Turner *et al.* 2001b). Sin embargo, en muchos casos no se puede definir la matriz debido a que no existe un ambiente claramente dominante en el paisaje.

La pérdida y fragmentación<sup>6</sup> de los ambientes constituyen procesos separados cuyos efectos han sido frecuentemente confundidos en la literatura, quizás debido a que generalmente ocurren en forma simultánea (Fahrig 2002, Villard 2002) (Figura 1). La mayor parte de los estudios en fragmentación se realizaron comparando fragmentos con diferentes características (tamaño, forma, grado de aislamiento, etc.). Sin embargo, la fragmentación es un proceso que ocurre a escala de paisaje, por lo que una aproximación a escala de parche no permite independizar los efectos de la fragmentación de aquellos debidos a la reducción en la cantidad de hábitat disponible. Estudios más recientes realizados a escala de paisaje, mostraron que la fragmentación tiene un efecto de segundo orden respecto a la pérdida de hábitat y que la fragmentación es evidente solo por debajo de un umbral de cobertura del ambiente natural (“*fragmentation thresholds*”) (Fahrig 2002, Wiegand *et al.* 2005).



**Figura 1.** Pérdida de hábitat sin fragmentación (izquierda) y fragmentación per se (derecha) a partir de un paisaje original. Modificado de Fahrig (2003).

---

<sup>6</sup> La fragmentación implica necesariamente una pérdida de hábitat, sin embargo puede ocurrir pérdida de hábitat sin que se incremente la fragmentación de un ambiente. Fahrig (2003) considera al incremento en el número de fragmentos como la variable más importante para evaluar la fragmentación.

*Objetivos, hipótesis y esquema general de la tesis*

El objetivo central de esta tesis es explorar los efectos de los cambios en la estructura del hábitat y los patrones de paisaje en atributos de poblaciones (abundancia) y comunidades (riqueza y similitud) de aves de la selva Paranaense. Estos cambios están principalmente generados por pérdida del ambiente natural (deforestación) y los diferentes usos productivos de la tierra. A lo largo de los capítulos se pretende integrar la escala local y de paisaje para explicar los patrones observados y se plantean hipótesis a estas dos escalas.

En el tercer capítulo se estudia la composición y riqueza de especies en los diferentes ambientes generados por las actividades humanas con el objetivo de establecer un gradiente de aptitud de hábitat para las especies de aves nativas. La importancia de reemplazar el concepto tradicional de hábitat apto vs no apto, utilizado en los modelos de paisaje, por el de un gradiente de aptitud de hábitat ha surgido en los últimos años como una prioridad para un mejor entendimiento de los efectos de la pérdida y fragmentación de los ecosistemas. La hipótesis principal de este capítulo plantea que existe un gradiente de aptitud de hábitat para las aves nativas en los ambientes modificados, y que esta aptitud depende de la estructura de la vegetación (particularmente la estratificación vertical y la proporción de vegetación nativa).

En el cuarto capítulo se relacionan los patrones espaciales de riqueza y similitud de aves (respecto a la comunidad de aves nativas) con la configuración (fragmentación) y composición (cobertura de selva y los diferentes usos de la tierra) del paisaje. Los cambios en los patrones de paisaje, generados por el reemplazo de los ambientes naturales, tienen efectos sobre la riqueza de especies que han sido bien estudiados en ambientes templados. Por otro lado, los cambios en composición de

especies a escala de paisaje han sido menos estudiados y, en consecuencia, los factores determinantes de los patrones de composición son menos conocidos. Como hipótesis se plantea que 1) la riqueza de especies estará determinada principalmente por la cobertura de selva y, en segundo lugar, por la heterogeneidad de ambientes modificados y que (2) el número de especies nativas incrementa con la cobertura de selva en el paisaje lo que determina una mayor similitud respecto a la comunidad de aves de selva.

Las especies pueden responder de diferente manera a los cambios en la composición y configuración de los paisajes. Si bien una disminución en la abundancia de las poblaciones como consecuencia de la pérdida y fragmentación de los ambientes naturales es el patrón de respuesta más conocido y estudiado, las diferentes especies pueden variar en su respuesta de acuerdo a sus características ecológicas. En el quinto capítulo se exploran los patrones de respuesta para un conjunto de especies y se relaciona esta respuesta con algunas características propias de las especies, como su tamaño corporal, tamaño del área de distribución y abundancia en condiciones naturales. En este capítulo se plantea como hipótesis que 1) la pérdida de hábitat natural es el factor más relevante para explicar los cambios en abundancia mientras que la fragmentación tiene un efecto de segundo orden, y 2) las especies con mayor área de distribución, mayor tamaño corporal y menor abundancia natural serán más afectadas por la pérdida y fragmentación del hábitat.

Finalmente, en el sexto y último capítulo se integran los resultados enfatizando los aportes teóricos y aplicados derivados de los resultados principales. Se plantean además una serie de interrogantes que surgieron durante el desarrollo de esta tesis y que pueden servir para orientar futuros estudios en ecología de paisaje,

particularmente en ecosistemas de muy alta diversidad y poco estudiados a esta escala como las selvas y bosques tropicales y subtropicales.

## CAPÍTULO II

### METODOLOGÍA GENERAL

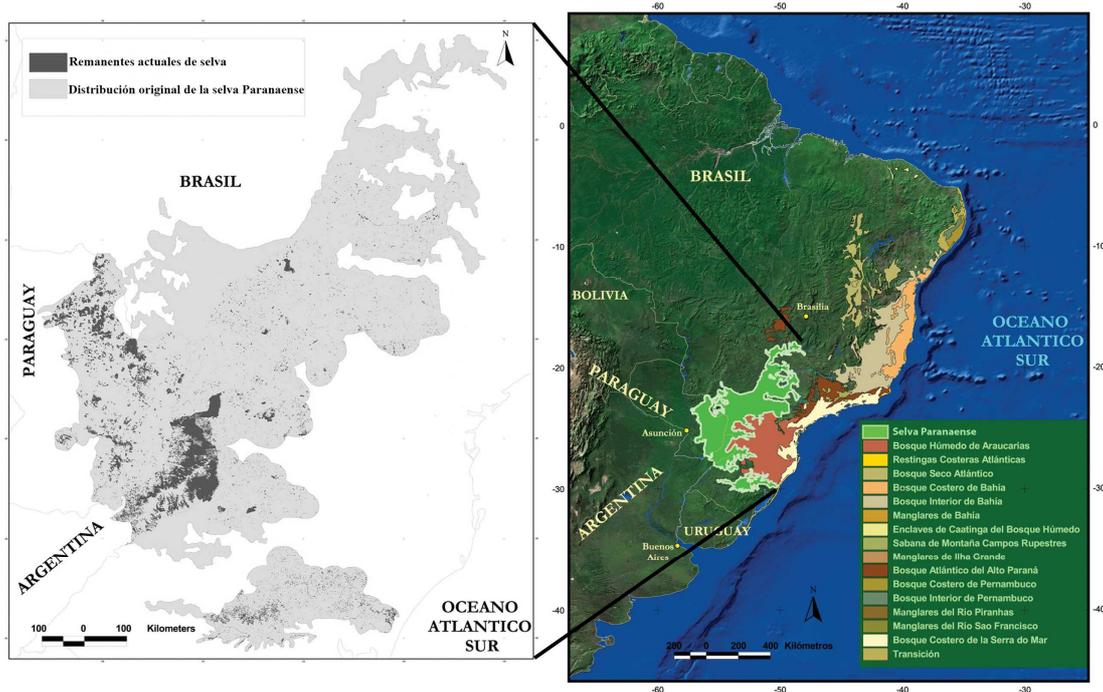
#### *Área de estudio*

##### *La selva Atlántica: caracterización ambiental y fitogeográfica*

La selva Atlántica (o bosque Atlántico) constituye un complejo de 15 ecoregiones<sup>7</sup> que se distribuyen en la costa Atlántica de Brasil y hacia el interior del continente en Argentina y Paraguay (Figura 2). La selva Atlántica presenta una gran heterogeneidad en las condiciones ambientales (temperatura y precipitaciones), edáficas y de topografía que determinan una gran variedad de ambientes y una muy alta diversidad biológica (Galindo-Leal & Câmara 2003).

---

<sup>7</sup> Las ecoregiones se definen en base a la similitud de especies, tanto vegetales como animales, que componen las comunidades. Integra los conceptos tradicionales de regiones fitogeográficas y zoogeográficas.



**Figura 2.** Distribución de la selva Atlántica en Sudamérica y detalle de la distribución original (gris) y actual (negro) de la selva Paranaense, la mayor ecoregión de las 15 que constituyen la selva Atlántica. Modificado de Di bitetti et al. ( 2003).

La selva Paranaense (o bosque Atlántico del Alto Paraná) constituye la ecoregión con mayor superficie del bosque Atlántico, abarcando originalmente una superficie cercana a los 471204 km<sup>2</sup> en Argentina, Brasil y Paraguay (Figura 2) (Di Bitetti *et al.* 2003). Las precipitaciones promedio alcanzan los 2000 mm anuales distribuidas a lo largo del año y la temperatura media anual alcanza los 20°C. Si bien no se observa una estacionalidad en las precipitaciones, existen marcadas diferencias en las temperaturas, con una estación fría entre los meses de mayo-agosto, determinando el clima subtropical (Oliveira-Filho & Fontes 2000). Topográficamente, la selva Paranaense se distribuye desde el nivel del mar hasta los 800 msnm (Oliveira-Filho & Fontes 2000). Los suelos son principalmente basálticos o arenosos.

La vegetación presenta una estructura característica de las selvas húmedas tropicales y subtropicales, con varios estratos arbóreos diferenciados. Al menos

20.000 especies vegetales han sido citadas para la selva Atlántica, de las cuales el 40% son endémicas (Myers *et al.* 2000). El estrato arbóreo esta formando principalmente por especies de las familias Myrtaceae, Fabaceae, Rubiaceae, Lauraceae y Euphorbiaceae, entre otras, y son particularmente abundantes los epífitos y lianas (Oliveira-Filho & Fontes 2000, Campanello *et al.* 2007). En el sotobosque las formas de vida dominantes son los helechos, herbáceas y bambúseas. Existen algunas comunidades biológicas particulares determinadas por las características ambientales y topográficas; tal es el caso de los “palmitales”, dominados por la palmera *Euterpe edulis*, que son muy utilizados por las aves y mamíferos como sitios de alimentación durante el invierno (Galetti & Aleixo 1998, Gatti *et al.* 2008)

En Argentina, la selva Paranaense se encuentra principalmente en la provincia de Misiones, donde originalmente ocupaba cerca del 70% de la provincia (19800 km<sup>2</sup>), y se extiende hacia el sur y el oeste a través de las selvas en galería de los ríos principales (Cabrera & Willink 1980).

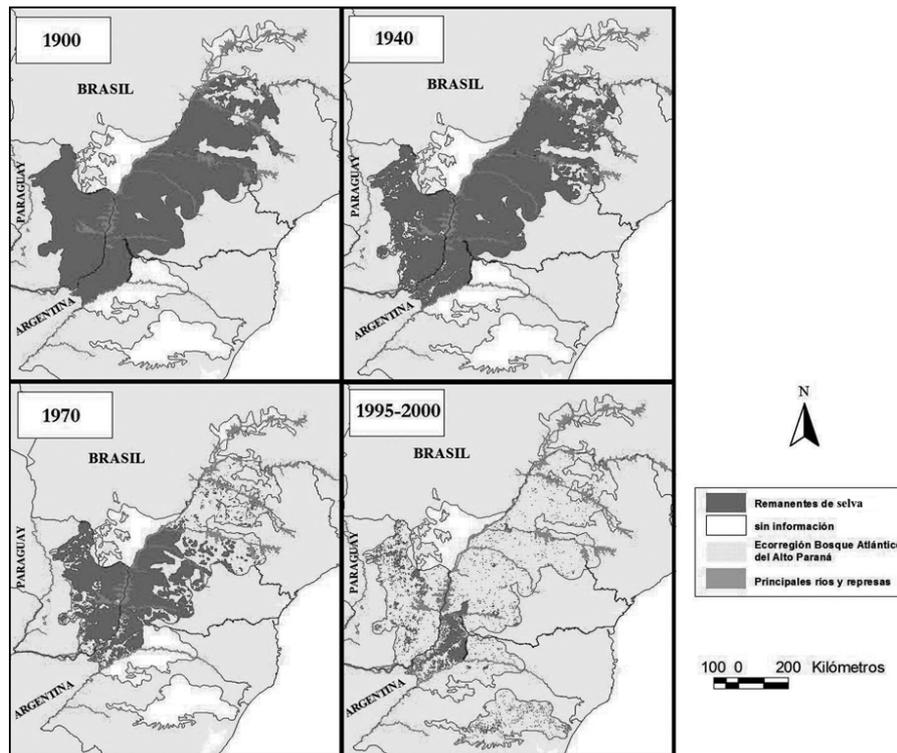
### *Diversidad biológica e importancia de conservación de la selva Atlántica*

La selva Atlántica se caracteriza por su gran diversidad biológica y, en particular, por el alto porcentaje de especies endémicas, lo que convierte a este ecosistema en uno de los más importantes en términos de conservación a nivel global (Myers *et al.* 2000, Galindo-Leal & Câmara 2003). Se han citado más de 20000 especies vegetales y 1360 especies de vertebrados (Myers *et al.* 2000).

La riqueza de aves en la selva Atlántica alcanza las 682 especies, lo que constituye 7% de la riqueza global, de las cuales 199 (29%) son endémicas (Stotz *et al.* 1996, Myers *et al.* 2000). Un alto porcentaje de este total de especies se encuentra amenazado a nivel global (Brooks *et al.* 1999, IUCN 2007). En Argentina, la selva

Paranaense ocupa menos del 1% del territorio nacional y, sin embargo, contiene más del 50% de la diversidad biológica del país. Más de 500 especies de aves han sido citadas en Misiones (50% de la diversidad de aves del país), de las cuales 370 corresponden a especies propias de la selva Paranaense y el resto a especies de los campos del sur de la provincia (Blendinger & Zurita 2005). De este total de 370 especies, 33 se encuentran en alguna categoría de amenaza a nivel global (30% de las aves en peligro de extinción del país) (Blendinger & Zurita 2005).

La selva Atlántica constituye uno de los ejemplos paradigmáticos de los problemas de conservación que enfrentan la mayor parte de los ecosistemas, particularmente las selvas y bosques tropicales. En el siglo XVII comenzó un proceso de colonización del territorio donde originalmente se distribuía la selva Atlántica que implicó el reemplazo de la matriz de selva por cultivos de subsistencia en sus inicios y explotaciones comerciales más adelante (Galindo-Leal & Câmara 2003). Si bien este proceso de deforestación de la selva Atlántica lleva al menos 200 años, se aceleró en forma drástica en los últimos 50 años asociado a un rápido aumento en la densidad poblacional en Brasil y, posteriormente, en Argentina y Paraguay (Galindo-Leal & Câmara 2003) (Figura 3). La deforestación acelerada llevó a que, en la actualidad, permanezca menos del 7% de la cobertura original de selva Atlántica (Myers *et al.* 2000).



**Figura 3.** Proceso de reemplazo de la selva Paranaense en Brasil, Argentina y Paraguay en los últimos cien años. Modificado de Di bitetti et al. ( 2003).

### *Patrones de uso de la tierra en la selva Paranaense*

La selva Paranaense, como parte de la selva Atlántica, sufrió un acelerado proceso de reemplazo del ambiente natural en los últimos 50 años (Figura 3). Sin embargo, a diferencia de las otras eco-regiones que componen la selva Atlántica, la selva Paranaense se encuentra no solo en Brasil, sino también en Argentina y Paraguay. Como consecuencia de diferencias en los patrones de uso de la tierra, el proceso de deforestación de la selva Paranaense fue diferente en estos tres países y generó paisajes que, actualmente, difieren tanto en la composición de los ambientes modificados como en la cobertura de selva remanente (Galindo-Leal & Câmara 2003).

Asociado a un rápido aumento de la densidad poblacional (más del 70% de la población del país vive en lo que originalmente era selva Atlántica) y un intenso desarrollo agropecuario, Brasil fue el país donde se conservó el menor porcentaje de selva Paranaense (menos del 3%), distribuido en pocas áreas protegidas. En ese país, el modelo productivo dominante está constituido por grandes propiedades dedicadas al cultivo de cereales y soja, forestaciones de eucaliptos y potreros para ganado que superan en muchos casos los 100 km<sup>2</sup> (Galindo-Leal & Câmara 2003).

En Paraguay, el patrón de uso de la tierra es similar al observado en Brasil. Sin embargo, el proceso de deforestación fue posterior lo que llevó a que la proporción de selva Paranaense remanente en ese país sea mayor (7% de la superficie original) (Galindo-Leal & Câmara 2003). Asimismo, a diferencia de Brasil, una gran proporción de la selva remanente se encuentran en áreas privadas y no solo en áreas protegidas. La deforestación en Paraguay se produjo principalmente para la cría de ganado, si bien actualmente esa actividad está siendo reemplazada por cultivos de soja (los potreros y plantaciones de soja ocupan más del 90% de la superficie productiva de lo que originalmente era selva Paranaense) (Ministerio de Agricultura y Ganadería 2004).

En Argentina, provincia de Misiones, el patrón de uso de la tierra es diferente al observado en Brasil y Paraguay. La deforestación estuvo originalmente asociada a la agricultura de subsistencia en pequeñas propiedades. Este patrón de uso de la tierra en pequeñas propiedades se mantuvo hasta la actualidad en una gran parte de la provincia, lo que llevó a que todavía permanezca más del 45% de la superficie de selva original tanto en áreas protegidas como privadas (Galindo-Leal & Câmara 2003). Actualmente, dos grandes patrones de uso de la tierra, que determinan paisajes diferentes, pueden identificarse en la provincia de Misiones. El noreste de la provincia

se encuentra principalmente ocupado por pequeñas propiedades (o chacras) dedicadas a la agricultura de subsistencia, plantaciones de tabaco, plantaciones de yerba mate y pequeños potreros para ganado. En este sector, las chacras tienen generalmente un tamaño de 5 a 50 ha siendo raras las propiedades que superan las 100 ha. Por otro lado, el noroeste y centro de la provincia de Misiones se encuentra dedicado principalmente a la actividad forestal para la producción de papel y madera en grandes propiedades. En este sector se planta principalmente pino (*Pinus* spp.) y en, menor medida, araucaria (*Araucaria angustifolia*) y eucaliptos (*Eucalyptus* spp.) (Gobierno de la Provincia de Misiones 2003) en grandes propiedades.

### *La selva Paranaense y las aves como modelos para estudios en ecología del paisaje*

El drástico proceso de deforestación sufrido por la selva Atlántica generó, a escala regional, un sistema altamente fragmentado donde la matriz original de selva fue reemplazada por una variedad de ambientes derivados de distintas actividades productivas. La pérdida de la selva Atlántica, sumado a su importancia en términos de diversidad biológica, favoreció un rápido desarrollo de proyectos de investigación centrados en estudiar los efectos de la pérdida y fragmentación de hábitat en diferentes componentes de la diversidad de aves (Aleixo 1999, Brooks *et al.* 1999, Marsden *et al.* 2001, Ribon *et al.* 2003, Maldonado-Coelho & Marini 2005, Cabanne *et al.* 2007a, Giraudo *et al.* 2008), y el uso de los ambientes modificados (Marsden *et al.* 2001, Cockle *et al.* 2005, Faria *et al.* 2006, Zurita *et al.* 2006, Cabanne *et al.* 2007b).

Todos los estudios en fragmentación realizados en la selva Atlántica se centraron en estudiar la riqueza y composición de especies en fragmentos con diferente tamaño, forma y grado de aislamiento. Sin embargo, como se mencionó en

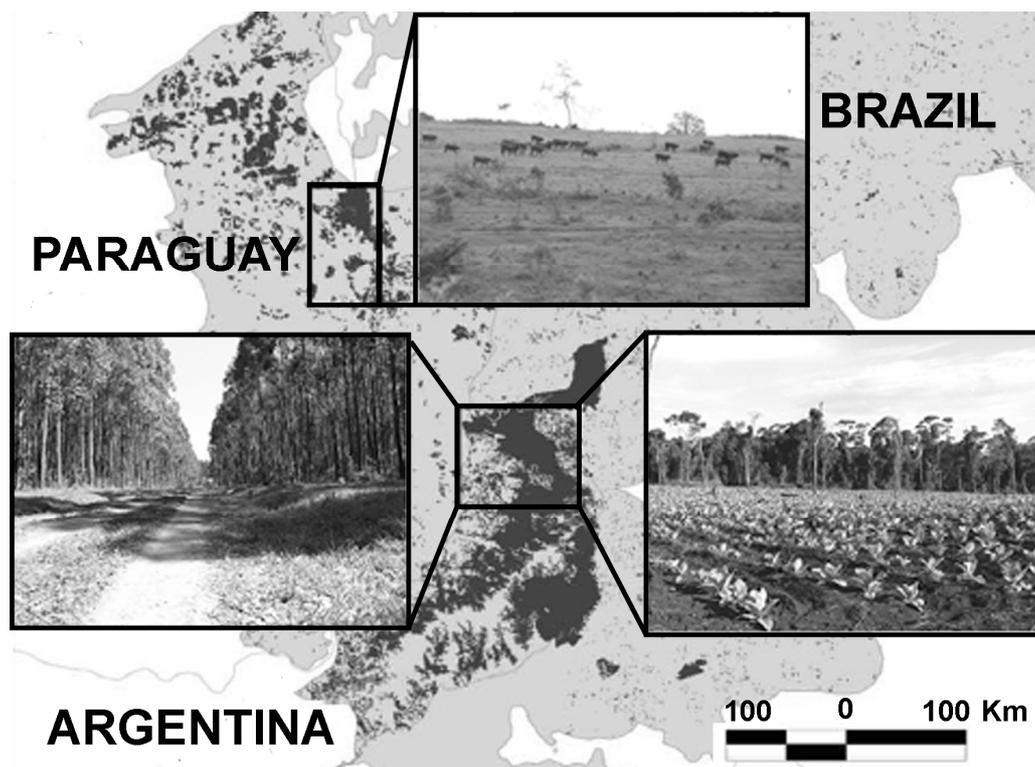
la introducción general (Capítulo I: Pag. 9), esta aproximación tiene limitaciones al interpretar un proceso que ocurre a escala de paisaje a partir de muestreos realizados a escala local. En consecuencia, ningún estudio realizado en la selva Atlántica pudo diferenciar los efectos independientes de la pérdida y fragmentación del hábitat en las comunidades biológicas.

No resulta casual que la mayor parte de los estudios que evaluaron los efectos de pérdida y fragmentación de los ambientes naturales hayan utilizado a las aves como modelo biológico (Fischer & Lindenmayer 2007b). Las aves presentan un conjunto de características que las convierten en un buen modelo de estudio en ecología de mediana y gran escala; algunas de estas ventajas son de origen biológico y otras de origen metodológico. Entre las primeras, las aves constituyen un grupo sensible a las modificaciones en el ambiente y, dada su gran diversidad, las diferentes especies varían en su respuesta frente al disturbio. Entre las ventajas metodológicas, la taxonomía conocida, la disponibilidad de guías de identificación y la posibilidad de obtener una medida rápida de la riqueza y abundancia de las especies sin necesidad de realizar capturas facilitan los muestreos de gran escala.

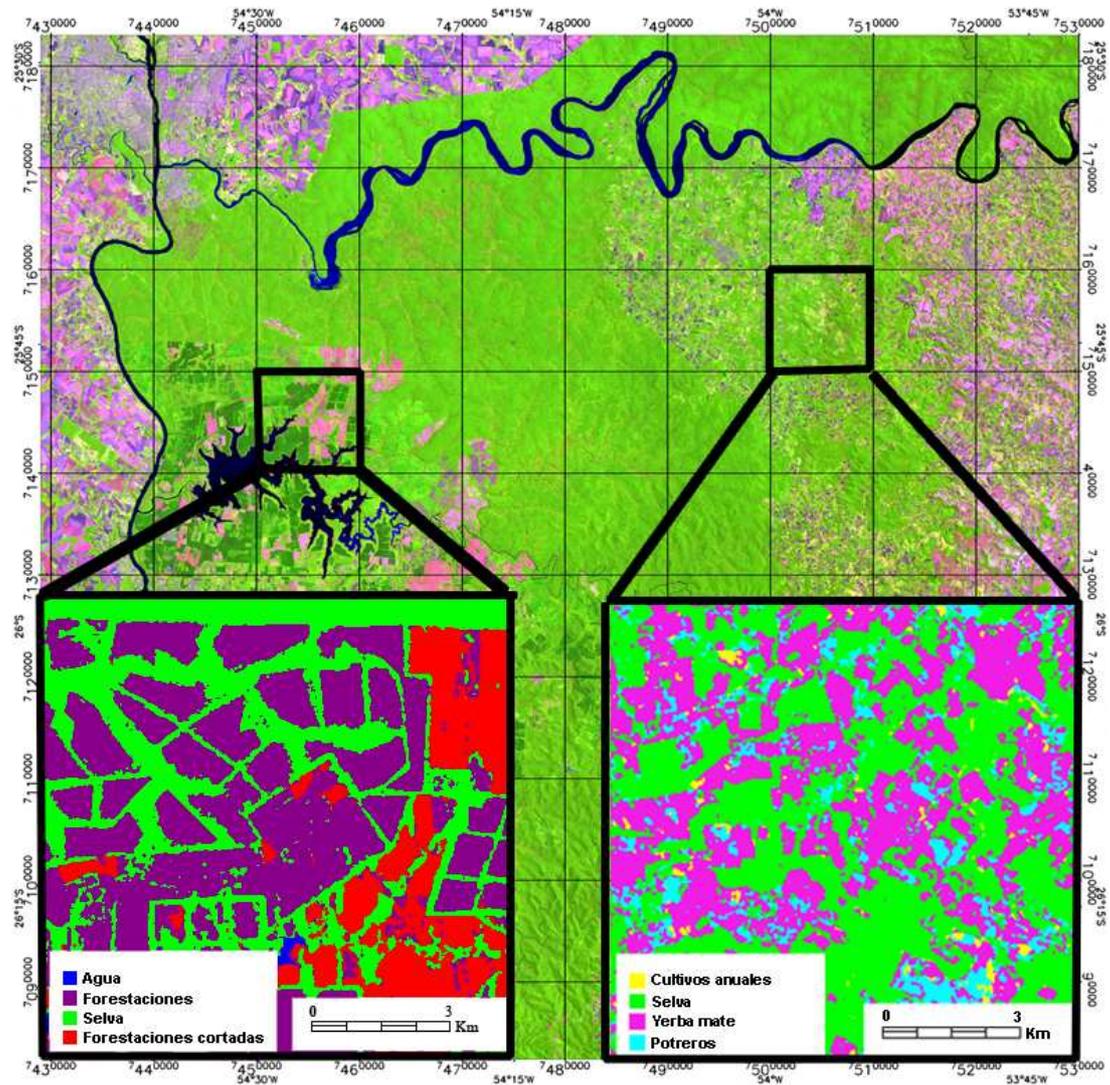
### ***Diseño de muestreo***

Los muestreos se realizaron en la selva Paranaense de Argentina y Paraguay abarcando un área total aproximada de 4400 km<sup>2</sup> (3300 km<sup>2</sup> en Argentina y 1100 km<sup>2</sup> en Paraguay) (Figura 4). El área de estudio, en Argentina y Paraguay, se dividió en una grilla con celdas cuadradas de 10x10 km de lado (100 km<sup>2</sup>). La grilla se delimitó sobre imágenes satelitales (LandSat 5 TM) utilizando como referencia el sistema de coordenadas UTM (Universal Transversa Mercator) (Figura 5).

El área de estudio se dividió a priori en tres sub-regiones que difieren principalmente en el patrón general de uso de la tierra como se describió previamente (dos en Argentina y una en Paraguay) para poder comparar el efecto de la composición del paisaje sobre las comunidades de aves. Estas sub-regiones correspondieron a (1) NE de la provincia de Misiones (sub-región de Chacras de aquí en adelante), con pequeñas propiedades dedicadas al cultivo de tabaco, plantaciones de yerba y potreros para ganado, (2) NW de Misiones (sub-región Forestal) con plantaciones forestales en grandes propiedades y (3) Paraguay con cultivos de soja y potreros para ganado en grandes propiedades (Figura 5).



**Figura 4.** Área de estudio en la selva Paranaense de Argentina y Paraguay con el detalle de las tres sub-regiones consideradas: Chacras (derecha), Forestal (izquierda abajo) y Paraguay (izquierda arriba).



**Figura 5.** Diseño experimental en cuadrícula con celdas de 10x10 km en la selva Paranaense de Argentina y Paraguay. Se muestra un detalle de la clasificación en ambientes realizadas en la sub-región de Chacras (derecha) y Forestal (izquierda).

Para estudiar los efectos de pérdida de hábitat y fragmentación, en cada sub-región se seleccionó un número de celdas de manera tal de representar un gradiente de selva remanente desde la menor proporción presente en la sub-región a una cobertura completa (100%). La proporción de selva remanente se calculó sobre imágenes satelitales según se describe en el análisis de patrones de paisaje (Capítulo II: Pag. 29). De aquí en adelante se considera a cada celda (100 km<sup>2</sup>) como un paisaje para diferenciarlo de las sub-regiones.

Utilizando estos criterios, se seleccionaron y relevaron a campo un total 48 celdas en las tres sub-regiones; (1) *sub-región de Chacras*: 10 celdas cubriendo un gradiente de 28% a 80% de selva remanente, (2) *sub-región Forestal*: 17 celdas relevadas desde 30% a 80% de selva y (3) *sub-región de Paraguay*: 7 celdas relevadas, 7 a 70% de ambiente natural remanente. Adicionalmente se relevaron celdas con 100% de cobertura de selva (cinco en Argentina y dos en Paraguay) correspondientes a las principales áreas protegidas en Argentina (Parque Nacional Iguazú: 544 km<sup>2</sup> y Parque Provincial Urugua-í: 840 km<sup>2</sup>) y Paraguay (Reserva Natural Mbaracayu: 591 km<sup>2</sup> y Reserva Privada Morombí 250 km<sup>2</sup>). La selección a priori de las celdas se realizó utilizando un mapa de remanentes de selva de 2003 realizado por Fundación Vida Silvestre Argentina.

En cada celda se establecieron 20 sitios de muestreo donde se realizaron muestreos de aves y vegetación. Los sitios de muestreo se ubicaron en la celda en forma proporcional a la cobertura de selva y a los ambientes modificados. De esta forma, en una celda con 40% de selva 8 sitios de muestreo se ubicaron en selva y 12 en los usos de la tierra presentes en la celda. Esta metodología permite obtener una estimación a escala de paisaje de la comunidad de aves manteniendo el esfuerzo de muestreo proporcional a la superficie del ambiente natural (Fahrig 2003).

Se realizaron muestreos en un total de 960 sitios distribuidos en las 48 celdas seleccionadas a razón de 20 sitios por celda. Los sitios de muestreo se separaron al menos 500 m para asegurar la independencia dentro de cada celda, principalmente en los muestreos de aves (Bibby *et al.* 1998). Adicionalmente, los sitios de muestreo se separaron al menos 1000 m de los límites de la celda para mantener independencia con las celdas vecinas.

### *Caracterización espacial: configuración y composición del paisaje*

La caracterización del patrón de paisaje en las celdas se realizó a partir de los análisis e interpretación de las imágenes satelitales del área de estudio en Argentina y Paraguay. Para esto se utilizaron imágenes LandSat 5 TM correspondientes a la misma temporada de los muestreos de campo (224-78 y 223-78 del 4 de octubre de 2004 y 225-77 del 1 de septiembre de 2005) para minimizar sesgos asociados a cambios en el paisaje (deforestación, etc.).

Como primer paso, se clasificaron las imágenes satelitales utilizando un algoritmo de clasificación no supervisada (isodata) con 20 clases resultantes. Esta metodología clasifica los píxeles de la imagen en categorías de acuerdo a su firma espectral que, a su vez, refleja las características dominantes en el píxel (cobertura de vegetación, suelo desnudo, agua, etc.). Posteriormente, las 20 categorías resultantes se agruparon en los principales ambientes de acuerdo a su firma espectral y la comparación con imágenes de alta resolución (IKONOS) en: (1) selva nativa, (2) agua, (3) urbanizaciones, (4) forestaciones, (5) suelo desnudo correspondiente a forestaciones cortadas, (6) cultivos anuales, (7) plantaciones de yerba mate y (8) potreros para ganado. Los análisis se realizaron utilizando el programa ENVI 4.0. En el caso particular de las forestaciones, no se discriminó entre plantaciones de pino, araucaria y eucaliptos debido a que su firma espectral en las imágenes satelitales resultó muy similar. Debido a diferencias en el estado fenológico de los cultivos anuales y las plantaciones de yerba mate, cada celda fue independientemente clasificada y validada. Para validar la clasificación, se calculó la proporción de puntos correctamente clasificados comparando los resultados del análisis de imágenes con los sitios relevados a campo (20 por celda).

Una vez clasificadas y validadas las imágenes de cada celda, se cuantificó la configuración y composición del paisaje utilizando el programa FRAGSTAT (McGarigal *et al.* 2002). Como medida de composición, se estimó la cobertura relativa de selva y los diferentes usos de la tierra y la heterogeneidad de usos de la tierra. Como estimador de la heterogeneidad de paisaje se utilizó el índice de

Shannon:  $SHDI = -\sum_{i=1}^m P_i * \ln(P_i)$ ; donde  $P_i$  representa la cobertura proporcional

ocupada por el ambiente  $i$  y  $m$  el número de ambientes diferentes en el paisaje. Este índice ha sido ampliamente utilizado en estudios de ecología de paisaje (Gustafson 1998).

Existe una gran cantidad de índices para describir la configuración del paisaje (Gustafson 1998, Fahrig 2003). Sin embargo, la mayor parte de estos índices están muy correlacionados entre si y con tres medidas básicas de configuración, (1) número de parches, (2) tamaño promedio de los parches, y (4) forma de los parches (Fahrig 2003). Por esta razón, la configuración del paisaje se caracterizó calculando estas tres variables en cada celda. Para estimar la forma de los parches, se utilizó el índice SHAPE (SHAPE = Perímetro del parche / Perímetro mínimo del parche) en la lugar de la relación perímetro/superficie ya que esta última está muy influenciada por el tamaño de los parches (McGarigal *et al.* 2002). Un valor de SHAPE = 1 representa un fragmento con la mínima relación perímetro / superficie; mayores valores de SHAPE indican fragmentos irregulares. Por último, se calculó las coordenadas centrales de cada celda para controlar por posibles efectos de autocorrelación espacial.

### *Muestreos a campo*

Los muestreos en el campo se realizaron en dos temporadas durante los meses de septiembre a enero de 2004-2006. Se seleccionó este periodo ya que coincide con la época reproductiva de la mayoría de las aves y, por tanto, con la mayor actividad de canto (Bibby *et al.* 1998, Drapeau *et al.* 1999). En cada sitio de muestreo (20 por celda para un total de 48 celdas) se realizaron muestreos de aves y vegetación utilizando la metodología que se describe a continuación. Se trabajó con el ensamble completo de aves, con la excepción de las especies nocturnas (la mayoría de los Strigiformes y Caprimulgiformes) y algunas que requiere metodología de muestreo específicas (ej. grandes águilas).

### *Muestreo de aves*

Para los muestreos de aves se utilizó el método de punto con radio fijo de 50 metros (Bibby *et al.* 1998). El método de punto es preferible a los métodos de transecta en ambientes de bosque donde la marcha puede ser dificultosa (Bibby *et al.* 1998). Asimismo, en estudios a gran escala el método de punto es preferible a los métodos de captura ya que permite obtener una rápida estimación de la riqueza y composición de especies comparado con el gran esfuerzo que requieren estos últimos.

Durante un periodo de cinco minutos se registraron todos los individuos vistos y oídos en el radio de 50 m. El mismo observador (G. Zurita) realizó todos los muestreos para minimizar el sesgo asociado con la experiencia en identificación. Los muestreos se realizaron entre el amanecer (5:30) y las 10:00, horario de máxima actividad de las aves (Bibby *et al.* 1998, Drapeau *et al.* 1999). Sin embargo, debido a que incluso en esta banda horaria la actividad puede cambiar (decrece hacia el

mediodía), los puntos de muestreo en selva y el resto de los ambientes fueron relevados al azar. De esta manera, el sesgo que pueda existir asociado al horario de muestreo fue similar para todos los ambientes.

Debido a la gran superficie que se relevó, se decidió maximizar el número de puntos muestreados y no la intensidad de muestreo por punto. Por esto se seleccionó un periodo de cinco minutos como en otros estudios a escala similar o mayor (Dormann *et al.* 2007, Filloy & Bellocq 2007). Todos los puntos fueron grabados utilizando un micrófono direccional (Sennheiser ME 66) y, posteriormente, los cantos fueron comparados con una base de datos de aves de la selva Atlántica para validar las identificaciones y resolver las incógnitas. Esta metodología ha demostrado aumentar el número de especies registradas por punto de muestreo (Haselmayer & Quinn 2000). Para los nombres científicos se utilizó la lista patrón de BirdLife International (2008) y para los nombres comunes en español la lista patrón de Navas *et al.* (1995).

### *Muestreos de vegetación*

La estructura de la vegetación y la proporción de vegetación nativa se caracterizaron en un radio de 20 m alrededor de cada sitio de muestreo utilizando un método de abundancia-cobertura. En 5 categorías iguales definidas entre 0-100%, se estimó visualmente la cobertura de los siguientes estratos: (1) **herbáceo-arbustivo**: helechos, herbáceas, bambúseas y arbustivas por debajo de 1.5 m, (2) **estrato arbóreo bajo**: entre 1,5 y 5 m, (3) **estrato arbóreo medio**: entre 5 y 15 m y (4) **estrato arbóreo alto**: más de 15 m. Para minimizar los sesgos, el mismo observador estimó la cobertura de todos los estratos en todos los sitios de muestreo.

De acuerdo al porcentaje de vegetación nativa, cada estrato de vegetación fue asignado a alguna de las siguientes categorías: (1) **nativo**: más del 70% de vegetación

nativa en el estrato, (2) *mixto*: 30 a 70% de vegetación nativa, (3) *exótico*: menos del 30% de vegetación nativa. Debido a que no se identificaron las especies individuales, la asignación de los estratos representa solo una aproximación cualitativa.

### *Validación de sub-regiones*

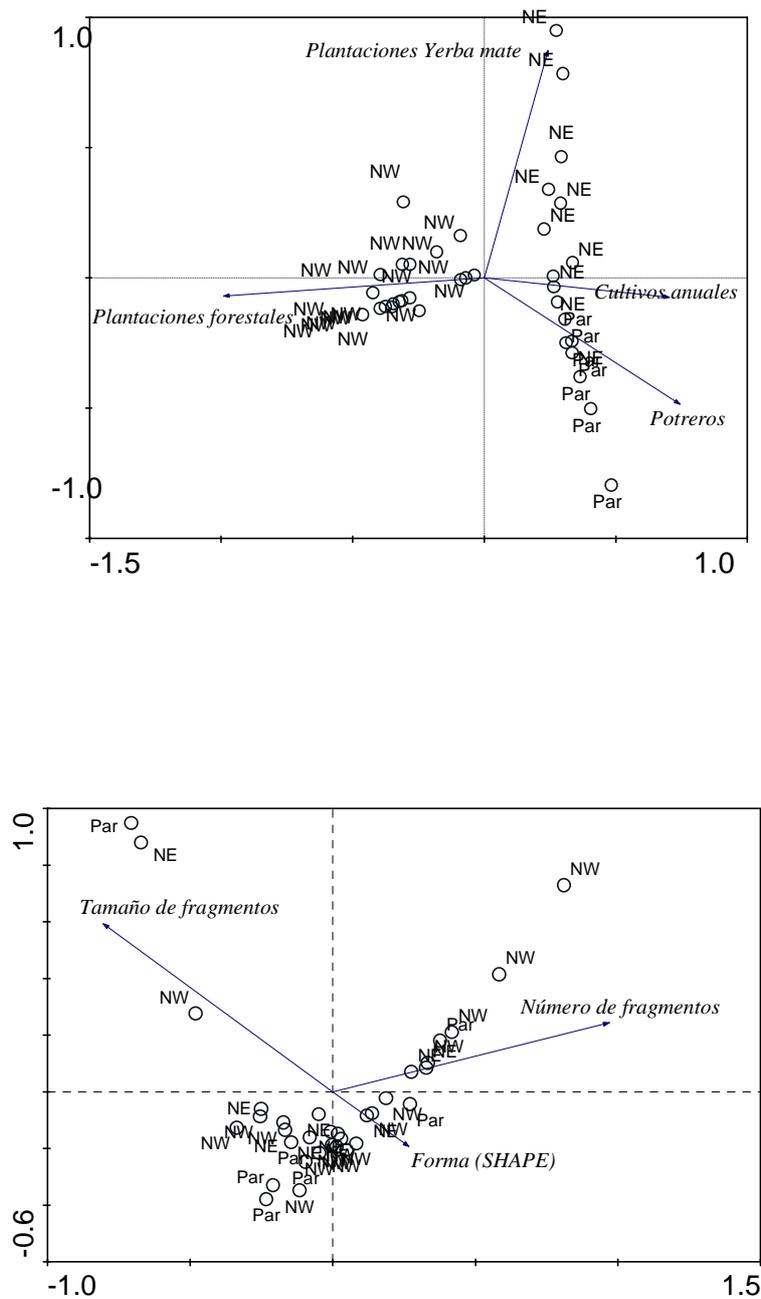
Para validar las sub-regiones definidas previamente (NE y NW de Misiones y Paraguay) se realizaron dos análisis de componentes principales utilizando las variables de composición (cobertura de cultivos anuales y perennes, potreros y forestaciones) y configuración (número, tamaño promedio y forma de los fragmentos de selva) del paisaje. Además, se comparó la cobertura de los distintos usos y del número, tamaño y forma de los fragmentos de selva entre sub-regiones con un análisis de varianza (ANOVA).

El PCA basado en la composición del paisaje (cobertura de los diferentes usos de la tierra) validó la división a priori en tres sub-regiones. El primer y el segundo eje de este análisis explicaron el 76% y 15% de las diferencias en cobertura de los ambientes modificados entre celdas. El primer eje estuvo asociado a la cobertura de forestaciones y separó las celdas correspondientes a la sub-región Forestal de aquellas correspondiente a la sub-región de Chacras y Paraguay. El segundo eje estuvo principalmente asociado a la cobertura de cultivos perennes (plantaciones de yerba) y separó las celdas de la sub-región de Chacras de las celdas de Paraguay (Figura 6). En los ANOVA, el tamaño promedio de los potreros y cultivos anuales fue mayor en la sub-región de Paraguay respecto a las sub-regiones de Chacras y Forestal (ANOVA:  $F_{1,15} = 13.4, p < 0.05$  y  $F_{1,15} = 8.2, p = 0.01$ , respectivamente) (Tabla 1).

El segundo análisis de componentes principales basado en la configuración del paisaje (número, tamaño promedio y forma de los fragmentos de selva) no permitió diferenciar a las sub-regiones de acuerdo al patrón de fragmentación. Los dos primeros ejes del multivariado explicaron el 100% de la variación (84% y 16% respectivamente). A diferencia del PCA realizado con la cobertura de los distintos usos, las celdas correspondientes a las tres sub-regiones se mezclaron en este análisis indicando que el patrón de fragmentación es independiente del patrón general de uso de la tierra. En resumen, las sub-regiones se diferencian por el patrón general de uso de la tierra pero no por el patrón de fragmentación a escala de paisaje.

**Tabla 1.** Tamaño promedio de los distintos ambientes (ha  $\pm$  DE) y la configuración del paisaje en las tres sub-regiones estudiadas de la selva Paranaense. \*  $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$

	NE Argentina	NW Argentina	Paraguay
Cultivos anuales	3.3 $\pm$ 0.6	0	12.0 $\pm$ 3.6 *
Potrerros	3.6 $\pm$ 0.5	0.7 $\pm$ 0.3	31.6 $\pm$ 9.2 **
Cultivos perennes	8.7 $\pm$ 3.8	1.1 $\pm$ 0.4	0
Forestaciones	2.2 $\pm$ 1.5	6.2 $\pm$ 0.5	0
Forestaciones cortadas	0	14.5 $\pm$ 5.4	0
Número de fragmentos	152 $\pm$ 10	186 $\pm$ 6	132 $\pm$ 14
Tamaño de fragmentos	69 $\pm$ 7	43 $\pm$ 4	76 $\pm$ 10
Forma (índice SHAPE)	1.416 $\pm$ 0.005	1.441 $\pm$ 0.003	1.381 $\pm$ 0.007



**Figura 6.** Análisis de componentes principales basado en la composición (cobertura de cultivos anuales y perennes, potreros y forestaciones) (figura superior) y configuración (número, tamaño promedio y forma de los fragmentos de selva) del paisaje (figura inferior) en la selva Paranaense. NE: sub-región de Chacras en el Noreste de Misiones, NW: sub-región Forestal en el Noroeste de Misiones, Par: Paraguay.

## CAPÍTULO III

### APTITUD DE LOS AMBIENTES MODIFICADOS: ¿DICOTOMÍA O GRADIENTE ?

#### *Introducción*

Históricamente, los modelos utilizados para analizar los ambientes fragmentados consideraron una situación particular donde los parches de hábitat se encuentran inmersos en una matriz de ambientes no aptos. Esta simplificación constituyó una de las principales limitaciones para la aplicación de la teoría del equilibrio de biogeografía de islas y los primeros modelos de meta-poblaciones en sistemas continentales fragmentados por la acción humana (Haila 2002). A partir del reconocimiento de la diferente aptitud de hábitat de los ambientes modificados para las especies, la dicotomía hábitat apto vs no apto comenzó a ser gradualmente reemplazada por el de un gradiente de aptitud de hábitat (Renjifo 2001, Hughes *et al.* 2002, Hill & Hamer 2004).

Los estudios que analizaron el patrón de uso por parte de la fauna de los ambientes modificados mostraron que, en una misma región, ambientes generados por distintos usos de la tierra difieren en el uso que hacen las especies de los mismos (Petit *et al.* 1999, Vandermeer & Carvajal 2001, Lindenmayer *et al.* 2003, McIntyre & Hobbs 2006, Shankar Raman 2006). Los ambientes modificados pueden ser utilizados por algunas especies como hábitat secundario de reproducción o alimentación y, por

### 3. Ambientes modificados: ¿dicotomía o gradiente de aptitud?

lo tanto, presentar distinto grado de aptitud de hábitat. Las características estructurales y de composición de la vegetación que determinan esta aptitud no son bien conocidas. En diferentes estudios, se planteó la hipótesis que una mayor similitud estructural y de composición de la vegetación con el ambiente natural y una mayor heterogeneidad ambiental incrementan el uso por parte de la fauna nativa (Benton *et al.* 2003, Tubelis *et al.* 2004, Heikkinen *et al.* 2004, Shankar Raman 2006). Sin embargo, solo un estudio realizado en Panamá analizó simultáneamente el uso de hábitat por parte de las aves en diferentes usos de la tierra (Petit *et al.* 1999, Petit & Petit 2003).

Las especies responden de diferente manera a la modificación y reemplazo del hábitat. Algunas pueden explotar una gran variedad de ambientes modificados, e incluso ampliar su área de distribución a nuevas regiones. En la bibliografía estas especies han sido llamadas “ganadoras” (McKinney & Lockwood 1999) o, más comúnmente, “generalistas” (Julliard *et al.* 2003, Feeley *et al.* 2007, Devictor *et al.* 2008). En el otro extremo de respuesta, los “perdedores” o “especialistas” generalmente dependen del ambiente natural y tienen una baja capacidad para explotar los ambientes modificados. En general, los especialistas tienen una menor área de distribución y utilizan un menor número de ambientes naturales que los generalistas (Julliard *et al.* 2003, Devictor *et al.* 2008). También se han relacionado los patrones de dieta de las especies con su capacidad de respuesta al disturbio siendo los insectívoros y grandes frugívoros los gremios más afectados (McKinney & Lockwood 1999). Sin embargo, debe tenerse en cuenta que estas dos categorías constituyen los extremos de un gradiente de respuesta frente al reemplazo y degradación del hábitat.

En la selva Atlántica si bien se han realizado estudios puntuales evaluando la comunidad de aves en algunos usos de la tierra, tales como plantaciones de eucaliptos,

### 3. Ambientes modificados: ¿dicotomía o gradiente de aptitud?

pino, araucaria y sistemas agroforestales (Rice & Greenberg 2000, Marsden *et al.* 2001, Cockle *et al.* 2005, Faria *et al.* 2006, Zurita *et al.* 2006, Cabanne *et al.* 2007b), para la mayoría de los usos más importantes en la región no se conoce su aptitud de hábitat para las aves.

En este capítulo se estudió la riqueza y composición de las comunidades de aves en los ambientes generados por los principales usos de la tierra (plantaciones forestales y de yerba mate, cultivos anuales y potreros para ganado) en la selva Paranaense de Argentina y Paraguay y se caracterizó el gradiente de aptitud de hábitat de estos ambientes para las aves. Para determinar la aptitud de hábitat se consideró el uso por parte de las especies nativas y la similitud de la comunidad respecto a la comunidad de aves de selva. Como hipótesis principal se plantea que la aptitud de hábitat, o el uso por parte de las especies nativas, se incrementa con la estratificación vertical de la vegetación y la proporción de vegetación nativa en estos ambientes.

#### ***Métodos***

##### *Área de estudio*

Para caracterizar el gradiente de aptitud de hábitat, se incluyeron los usos de la tierra más importantes en la selva Paranaense de Argentina y Paraguay (con la excepción de cultivos de soja). En Argentina se relevaron plantaciones forestales (pino, araucaria y eucaliptos) plantaciones de yerba mate, cultivos anuales (tabaco y maíz principalmente) y potreros para ganado. Estos usos, sumado a las áreas protegidas, constituyen aproximadamente el 74% de la superficie de la provincia de Misiones (Tabla 2). En Paraguay, se relevaron potreros para ganado que representan el 30% de la superficie destinada a usos productivos en el bosque Atlántico de ese país.

### 3. Ambientes modificados: ¿dicotomía o gradiente de aptitud?

**Tabla 2.** Cobertura de selva y los distintos usos de la tierra relevados en la selva Paranaense de Argentina y Paraguay. Entre paréntesis se indica la importancia relativa de cada uso sobre el total de ambientes productivos. ANOVA. Letras diferentes indican diferencias significativas,  $P < 0.05$ .

Cobertura regional		Argentina (km <sup>2</sup> ) <sup>a</sup>	Paraguay (km <sup>2</sup> ) <sup>**</sup>
<b>Bosque nativo</b>		15320.51 <sup>a</sup>	1523.32 <sup>c</sup>
<b>Usos de la tierra</b>	Plantaciones	3719.28 (51.8%) <sup>b</sup>	--
	Potreros	768.97 (10.7%) <sup>b</sup>	9584.00 (31%) <sup>e</sup>
	Cultivos anuales	555.251 (7.7%) <sup>b</sup>	18574.6 soja (60%) <sup>e</sup>
	Yerba mate	2026.12 (28.2%) <sup>b</sup>	--
	Total	7182.07 <sup>b</sup>	30895.7 <sup>e</sup>

\* Para Misiones. \*\* En Paraguay para los departamentos de Alto Paraná, Amambay, Caaguazú, Caazapá, Concepción, Canindeyú, Itapúa, Guaira, Paraguay y San Pedro

<sup>a</sup> De FVSA (2004).

<sup>b</sup> De INDEC (2002).

<sup>c</sup> De Di Bitetti et al. (2003)

<sup>e</sup> De Ministerio de Agricultura y Ganadería, Paraguay. 2004.

#### *Diseño experimental y muestreos a campo*

Para este análisis los sitios de muestreo correspondientes a los diferentes usos de la tierra se agruparon y utilizaron como sub-muestras. Dado que los muestreos fueron realizados a escala regional, la riqueza y composición de los ensambles de aves de cada uso representan una estimación a esta escala. Si bien esta aproximación no permite una caracterización exhaustiva de la comunidad de aves a escala local (o de stand), permite considerar las variaciones locales propias de cada ambiente modificado como heterogeneidad espacial característica de cada uso de la tierra, la cual influye en la riqueza y composición de los ensambles de aves (Benton *et al.*

2003). Los muestreos de aves y vegetación se realizaron según lo descrito en la metodología general (Capítulo II: Pag. 30).

#### *Variables explicatorias*

Se utilizaron como variables explicatorias de la riqueza de aves y la similitud respecto al ensamble de aves de selva la estructura vertical de la vegetación, la proporción de vegetación nativa y la heterogeneidad espacial de la estructura vertical en cada ambiente. Se consideró la estructura vertical ya que demostró ser una variable importante para explicar la riqueza y composición de las comunidades de aves en sistemas naturales y modificados (MacArthur & MacArthur 1961, Petit *et al.* 1999)

Para estimar la estructura vertical de la vegetación se calculó el índice de diversidad de Shannon, utilizando la cobertura relativa de los cuatro estratos considerados en cada sitio de muestreo (Magurran 2004). Para cada ambiente, se promedió el índice de Shannon y se calculó su desvío estándar (DE) como una medida de la variación espacial de la estructura vertical. De aquí en adelante se denomina estructura vertical y heterogeneidad espacial a la media y el DE del índice de Shannon, respectivamente para cada ambiente.

Se calculó la proporción de vegetación nativa en cada ambiente a partir de la clasificación realizada de cada estrato (nativo, exótico o mezcla) en cada sitio de muestreo (Capítulo II: Pag. 30). Para cada estrato en cada ambiente se calculó la proporción de puntos de muestreo clasificados como nativo y se multiplicó por la cobertura relativa del estrato en el ambiente. Finalmente se sumaron todos los estratos ponderados por su cobertura. Esto permitió generar una medida única para cada ambiente de la cobertura relativa de vegetación nativa. Por ejemplo, en las plantaciones de yerba mate el estrato arbóreo medio tiene una cobertura promedio de

### 3. Ambientes modificados: ¿dicotomía o gradiente de aptitud?

0.25 y en el 57% de los sitios de muestreo este estrato fue clasificado como nativo. La proporción de vegetación nativa ponderada en el estrato arbóreo medio para los yerbales es  $0.25 \times 0.57 = 0.14$ . Se repitió este procedimiento para cada estrato y se sumaron los valores obtenidos.

Para estudiar la respuesta de las especies según su grado de asociación a la selva las aves se agruparon en dos categorías de acuerdo a Stotz *et al.* (1996): 1) especies típicas de selva y 2) especies típicas de ambientes abiertos. Debido a que el esfuerzo de muestreo difirió entre ambientes, se multiplicó la proporción de especies en cada categoría por la estimación total de riqueza (Chao 1) para obtener un valor de riqueza comparable entre ambientes. Por ejemplo, en plantaciones de araucaria el 0.78 de las especies registradas fueron clasificadas como típicas de selva y se estimó un total de 48 especies para este ambiente (Chao 1); el número de especies típicas de selva para las plantaciones de araucaria es entonces  $0.78 \times 48 = 37$ . Se relacionó la capacidad de las especies para utilizar los ambientes modificados (número de ambientes en que la especie fue registrada) con su área de distribución calculada a partir de la base de datos de Ridgely *et al.* (2003).

#### *Análisis de datos*

Debido a que el esfuerzo de muestreo (número de puntos relevados) difirió entre ambientes, se utilizaron procedimientos de rarefacción para comparar la riqueza de especies. Estos métodos permiten obtener una estimación de la riqueza de especies comparable, independiente del esfuerzo de muestreo (Gotelli & Colwell 2001). Como estimador de riqueza se utilizó el Chao 1 con los intervalos de confianza del 5 y 95%; la no superposición de los intervalos de confianza implica diferencias significativas en la riqueza de especies.

### 3. Ambientes modificados: ¿dicotomía o gradiente de aptitud?

La similitud de la comunidad de aves entre los ambientes modificados y la selva se estimó utilizando el índice de Morisita-Horn (Magurran 2004). Se utilizó este índice ya que su estimación no está muy influenciado por el esfuerzo de muestreo (Magurran 2004). Para evitar posibles efectos biogeográficos en la composición de la comunidad de aves, utilizamos los puntos de muestreo de selva en Paraguay para calcular la similitud respecto a los potreros en Paraguay y los puntos de muestreo de selva en Argentina para los ambientes relevados en Argentina. Tanto el estimador de riqueza Chao 1 como el índice de Morisita-Horn se calcularon utilizando el software EstimateS 7.0 (Colwell 2005)

Se realizaron análisis de regresión simple para examinar la influencia de la estructura vertical de la vegetación, heterogeneidad espacial y proporción de vegetación nativa en la riqueza total de especies, la similitud respecto al ensamble de aves de selva y la riqueza de especies típicas de selva y de ambientes abiertos. También utilizando análisis de regresión simple se relacionó la abundancia de las especies con la estructura vertical de la vegetación en los ambientes y el número de ambientes modificados que utilizó cada especie con la extensión de su área de distribución. Para estos análisis solo se consideraron aquellas especies que fueron registradas en al menos 10 puntos de muestreo. Debido a que el objetivo fue explorar las posibles respuestas de las especies no se realizaron correcciones por el error acumulativo de tipo I (Roback & Askins 2005).

#### **Resultados**

##### *Estructura de la vegetación*

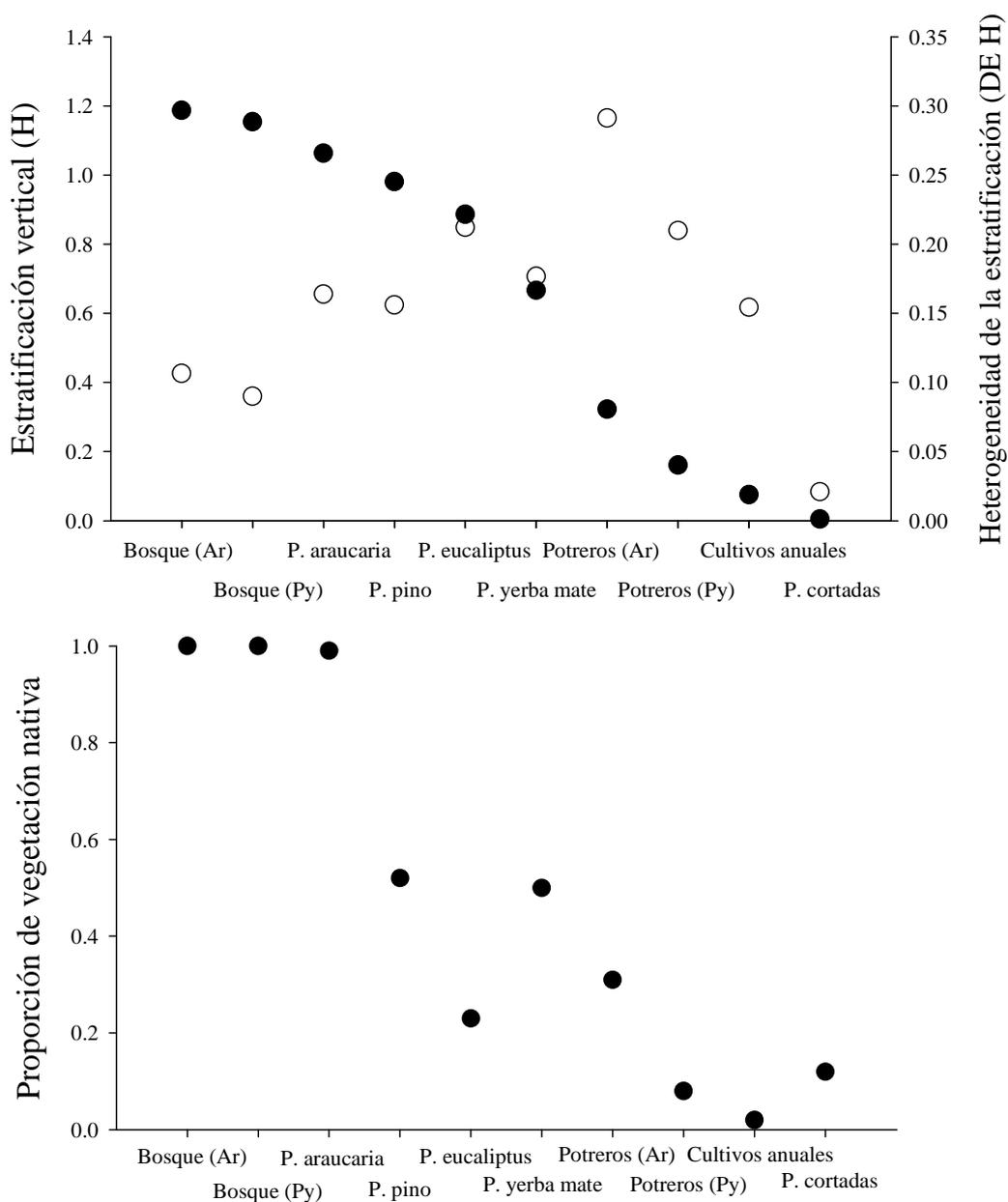
La cobertura de los diferentes estratos de vegetación (arbustivo y arbóreo bajo, medio y alto) y la proporción de vegetación nativa difirieron entre los ambientes analizados (ANOVA,  $p < 0.05$  en todos los caso; ver Tabla 3). La selva estuvo caracterizada por una cobertura similar de todos los estratos mientras que las plantaciones forestales (araucaria, pino y eucaliptos) se caracterizaron por una alta cobertura del estrato alto y difirieron entre si en la cobertura relativa de vegetación nativa (alta en araucaria, intermedia en pino y baja en eucaliptos). Las plantaciones de yerba presentaron una alta cobertura del estrato arbóreo bajo y una proporción intermedia de vegetación nativa mientras que los potreros, las forestaciones cortadas y los cultivos anuales tuvieron una alta cobertura del estrato herbáceo y una baja proporción de vegetación nativa (Figura 7).

Como consecuencia de la cobertura relativa de los estratos de vegetación, la estratificación vertical (índice de Shannon) fue alta en selva, intermedia en plantaciones forestales y de yerba mate, y baja en potreros para ganado, forestaciones cortadas y cultivos anuales (Figura 7). Por otro lado, la heterogeneidad espacial generada por la estratificación mostró un patrón diferente, siendo máxima en los potreros, seguida por las plantaciones de yerba mate y forestales y finalmente cultivos anuales, y forestaciones cortadas (Figura 7).

### 3. Ambientes modificados: ¿dicotomía o gradiente de aptitud?

**Tabla 3.** Cobertura porcentual media de los cuatro estratos de vegetación considerados para la selva y los diferentes ambientes modificados en la selva Paranaense de Argentina y Paraguay. Entre paréntesis se indica la proporción de puntos de muestreo donde el estrato estuvo dominado por vegetación nativa (más del 70%). Ar: Argentina, Py: Paraguay Est: estrato. Herb/Arb: herbáceo/arbustivo.

Ambiente	Cobertura (%)			
	Est. Alto	Est. Medio	Est. Bajo	Est. Herb/arb
Selva (Ar)	9.5 (1)	41.2 (1)	46.8 (1)	57.2 (1)
Selva (Py)	5.9 (1)	35.6 (1)	48.8 (1)	58.2 (1)
Plantaciones araucaria	71.0 (1)	5.2 (1)	34.5 (1)	74.5 (0.98)
Plantaciones pino	69.0 (0)	2.1 (1)	23.7 (1)	70.4 (0.86)
Plantaciones eucaliptus	73.4 (0)	1.7 (0.38)	17.0 (0.84)	66.4 (0.33)
Plantaciones yerba	0.2 (0.50)	2.5 (0.57)	60.0 (1)	71.8 (0.08)
Potreros (Ar)	0.9 (1)	5.6 (0.95)	6.0 (1)	92.6 (0.22)
Potreros (Py)	0.03 (1)	0.9 (1)	4.3 (100)	93.3 (0.03)
Cultivos anuales (Ar)	0.4 (1)	0.7 (1)	0.3 (0.50)	71.5 (0)
Forestaciones cortadas	0	0.05 (0.38)	0	57.6 (0.32)



**Figura 7.** Estructura vertical de la vegetación (símbolos llenos) y heterogeneidad espacial de esta estructura (símbolos vacíos) (figura superior) y proporción de vegetación nativa (figura inferior) en selva y ambientes modificados en la selva Paranaense. Ar: Argentina, Py: Paraguay, P: plantaciones.

#### *Comunidad de aves y respuestas específicas*

Se registró un total de 2081 individuos de 171 especies en los 388 sitios de muestreo (Tabla 4). La selva y los potreros presentaron la mayor riqueza estimada (Chao 1) seguido por las plantaciones de araucaria y pino y finalmente los cultivos anuales, plantaciones de eucaliptos y forestaciones cortadas (Tabla 4). El número de especies de selva fue máximo en la selva, intermedio en plantaciones forestales, potreros y plantaciones de yerba y bajo en los cultivos anuales y forestaciones cortadas (Tabla 4).

Los análisis de regresión simple mostraron que el número de especies de selva y la similitud de la comunidad de aves (Morisita-Horn) entre los ambientes modificados y la selva incrementaron con la estratificación vertical de la vegetación ( $R^2 = 0.53$ ,  $F_{1,8} = 9.0$ ,  $p = 0.01$  y  $R^2 = 0.95$ ,  $F_{1,6} = 50.5$ ,  $p < 0.001$ , respectivamente) y la proporción de vegetación nativa ( $R^2 = 0.63$ ,  $F_{1,8} = 13.9$ ,  $p < 0.001$  y  $R^2 = 0.73$ ,  $F_{1,6} = 16.1$ ,  $p < 0.01$ , respectivamente) pero no estuvieron relacionados con la heterogeneidad espacial de la estratificación ( $R^2 = 0.002$ ,  $F_{1,8} = 0.02$ ,  $p = 0.81$  y  $R^2 = 0.04$ ,  $F_{1,6} = 0.007$ ,  $p = 0.93$ ) (Figura 8 y 9). Por otro lado, el número de especies de áreas abiertas incrementó con la heterogeneidad espacial, disminuyó con la estratificación ( $R^2 = 0.38$ ,  $F_{1,8} = 4.9$ ,  $p = 0.05$  y  $R^2 = 0.40$ ,  $F_{1,8} = 5.2$ ,  $p = 0.05$ ) y no estuvo relacionado con la proporción relativa de vegetación nativa ( $R^2 = 0.10$ ,  $F_{1,8} = 0.9$ ,  $p = 0.38$ ). (Figura 8).

De las 46 especies para las cuales se analizó el patrón de abundancia (registradas en al menos 20% de los puntos de muestreo), 31 (67.4%) estuvieron significativamente relacionadas con la estratificación vertical mientras que 5 especies (10.8%) solo fueron registradas en la selva (Anexo I). La respuesta fue en todos los

### 3. Ambientes modificados: ¿dicotomía o gradiente de aptitud?

casos unimodal; sin embargo, el valor de estratificación vertical en el cual presentaron su máxima abundancia varió entre las especies estudiadas (Figura 10 y Anexo I).

Finalmente, el número de ambientes modificados utilizados por las especies incrementó linealmente con el logaritmo del tamaño de su área de distribución ( $R^2 = 0.32$ ,  $F_{1,57} = 26.9$ ,  $p < 0.001$ ) (Figura 11).

**Tabla 4.** Número de sitios relevados, especies registradas, riqueza total estimada (Chao 1) y número de especies de selva estimada en selva y los distintos ambientes modificados en la selva Paranaense.

Ambiente	Nº puntos relevados	Nº especies registradas	Riqueza estimada Chao I (95% IC)	Nº especies selva
Bosque nativo (Ar)	50	93	109 (100-132)	100
Bosque nativo (Py)	50	62	69 (64-84)	65
Plantaciones araucaria	23	37	48 (40-69)	37
Plantaciones pino	39	39	50 (43-75)	37
Plantaciones eucaliptus	32	20	26 (21-45)	20
Plantaciones yerba	38	62	88 (72-125)	38
Potreros (Ar)	63	49	76 (60-118)	22
Potreros (Py)	48	35	52 (41-84)	24
Cultivos anuales (Ar)	24	24	33 (26-60)	12
Forestaciones cortadas	21	15	20 (16-40)	5
Total	388	171		

### 3. Ambientes modificados: ¿dicotomía o gradiente de aptitud?

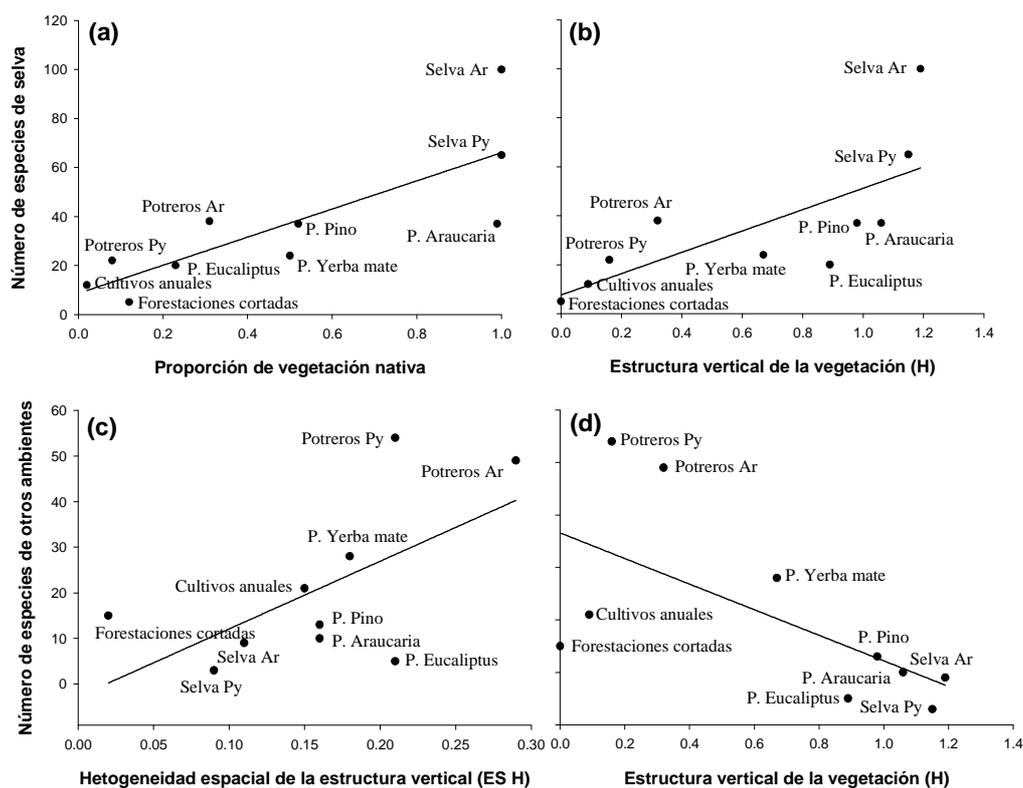


Figura 8. Relación entre el número de especies de selva (a y b) y de áreas abiertas (c y d) y la estructura vertical de la vegetación, la proporción de vegetación nativa y la heterogeneidad espacial de la estructura vertical en la selva Paranaense. Ar.: Argentina, Py: Paraguay, P: plantaciones.

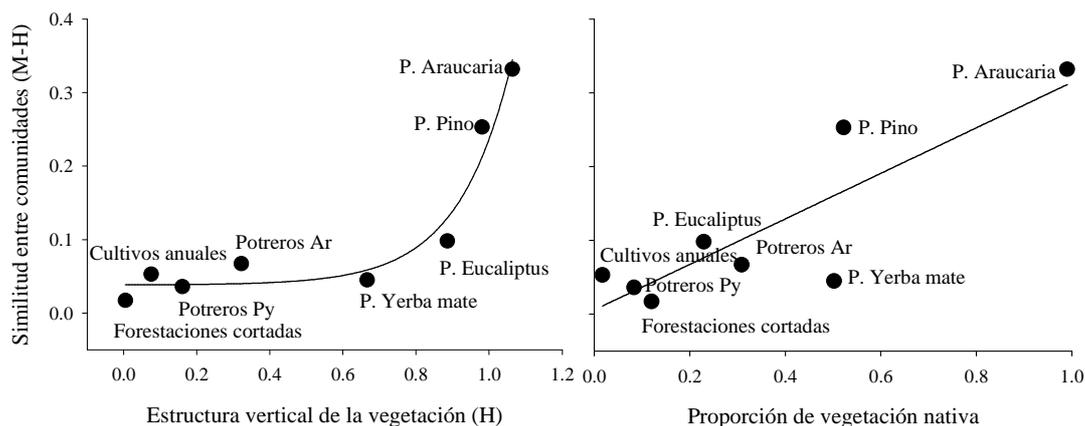
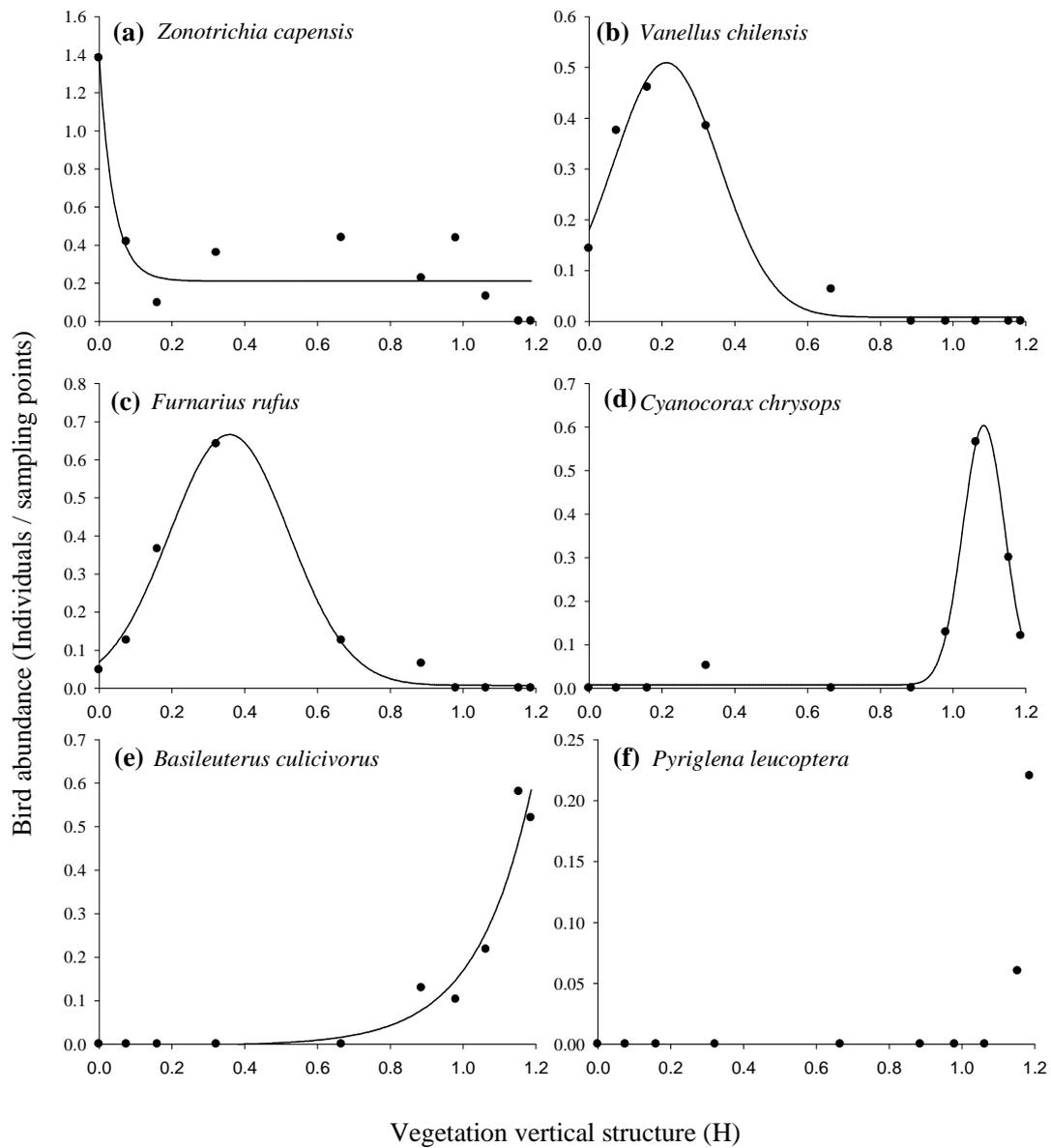
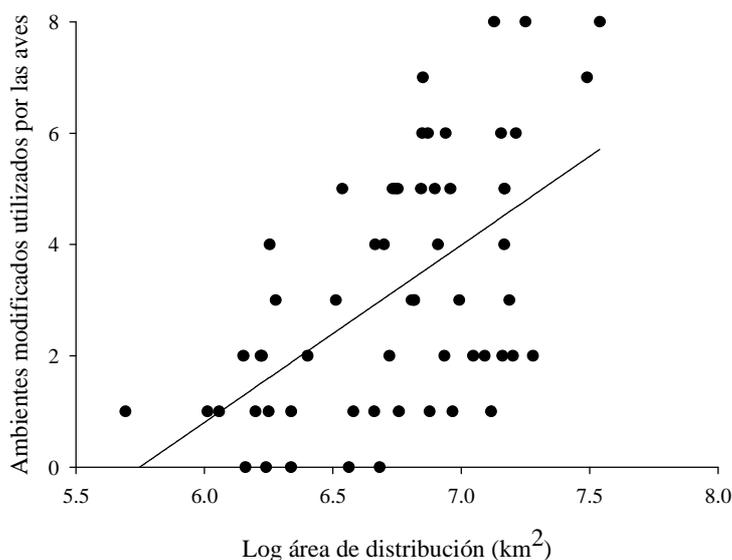


Figura 9. Similitud en la comunidad de aves entre los ambientes modificados y la selva en función de la estructura vertical de la vegetación y la proporción de vegetación en la selva Paranaense. Ar.: Argentina, Py: Paraguay, P: plantaciones.



**Figura 10.** Relación entre la abundancia de las especies y la estructura vertical de la vegetación en la selva Paranaense. (a) Especies más abundantes en ambientes monoestratificados, (b) con baja estratificación, (c) con estratificación intermedia, (d y e) con alta estratificación y (f) solo registrados en selva.



**Figura 11.** Número de ambientes modificados utilizados por las aves en función del tamaño de su área de distribución en la selva Paranaense.

## Discusión

### *Comunidades de aves en ambientes modificados*

El reemplazo de la selva nativa produjo marcados cambios en la diversidad de aves, tanto en el número como en la composición de especies. Este patrón de cambio, asociado al reemplazo del ambiente natural, constituye un patrón general en bosques tropicales y subtropicales (Lawton *et al.* 1998, Petit *et al.* 1999, Daily *et al.* 2001, Canterbury *et al.* 2002, Hughes *et al.* 2002). Sin embargo, a diferencia de la mayoría de los estudios realizados donde solo se evaluó un único uso de la tierra, los ambientes modificados en la selva Paranaense presentaron un gradiente de aptitud de hábitat para las especies nativas que estuvo relacionado con la estructura de la vegetación y proporción de vegetación nativa. Similar a los resultados encontrados en Panamá, la riqueza de aves y el número de especies de selva disminuyó desde los

### 3. Ambientes modificados: ¿dicotomía o gradiente de aptitud?

ambientes multi-estratificados a los mono-estratificados (Petit *et al.* 1999, Petit & Petit 2003),

Diferentes autores han propuesto la hipótesis que las aves utilizan los ambientes generados por las actividades humanas que son similares en estructura y composición de la vegetación a su ambiente natural (Gascon *et al.* 1999, Petit *et al.* 1999, Lindenmayer *et al.* 2003, Sodhi *et al.* 2005, Shankar Raman 2006); sin embargo, este es el primer estudio en poner a prueba, si bien no experimentalmente, esta hipótesis. Los ambientes que tuvieron una mayor similitud en la vegetación con la selva (tanto en la estratificación vertical como en la proporción de vegetación nativa) fueron los más utilizados por las especies nativas y, en consecuencia, tuvieron una mayor similitud de la comunidad de aves.

A diferencia de la similitud, la heterogeneidad espacial fue uno de los principales determinantes de la riqueza de especies de ambientes abiertos. La relación positiva entre la heterogeneidad, tanto natural como antrópica, y riqueza de especies constituye un patrón general a escala local y de paisaje (Benton *et al.* 2003, Donald 2004). En la selva Paranaense, los distintos ambientes modificados presentaron un gradiente de heterogeneidad espacial, desde ambientes espacialmente heterogéneos, como los potreros para ganado, a ambientes muy homogéneos como los cultivos anuales y las forestaciones cortadas.

#### *Patrones de respuesta al reemplazo del hábitat*

Los patrones de abundancia de las especies en el gradiente de ambientes modificados reforzó la hipótesis que las especies utilizan estos ambientes en función de su similitud respecto al ambiente natural. Las especies nativas (ej. *Basileuterus* spp.) incrementaron su abundancia con la estratificación del ambiente mientras que las

### 3. Ambientes modificados: ¿dicotomía o gradiente de aptitud?

especies características de otras regiones fueron más abundantes en ambientes poco estratificado (ej. *Zonotrichia capensis*). Sin embargo, hay que destacar que la estratificación vertical constituye solo uno de los determinantes del uso de hábitat de las especies (Devictor *et al.* 2008). Esto resulta claro cuando se observa que un 12% de las especies analizadas solo estuvieron presentes en la selva y no fueron registradas en ninguno de los ambientes modificados estudiados. Para este grupo de especies probablemente existen características propias del ambiente natural (ej. recursos tróficos o de nidificación, etc.) que no se encuentran en los ambientes modificados.

La hipótesis que la capacidad de las especies para adaptarse a los cambios ambientales está determinada por su grado de especificidad de hábitat podría explicar la relación positiva encontrada entre el número de ambientes modificados utilizados por las especies y el tamaño de su área de distribución (Julliard *et al.* 2003, Feeley *et al.* 2007, Devictor *et al.* 2008). Especies con una extensa área de distribución tienen una mayor capacidad intrínseca para explotar diferentes ambientes comparado con aquellas especies de distribución restringida. Las respuestas observadas corresponden a especies con abundancias intermedias o altas; la respuesta de especies raras (de baja abundancia) no se evaluó debido a que el número de muestras obtenidas no fue suficiente. Sin embargo, es esperable que las especies raras sean en general dependientes de selva y no exploten generalmente ambientes modificados.

#### *Valor de conservación de los ambientes modificados*

Este y otros estudios mostraron que los potreros para ganado constituyen un ambiente utilizado por un gran número de aves en los bosques tropicales y subtropicales (Saab 1992, Petit & Petit 2003, Sodhi *et al.* 2005); probablemente como consecuencia de la heterogeneidad espacial que presentan (Harvey & Haber 1999). La importancia de la

### 3. Ambientes modificados: ¿dicotomía o gradiente de aptitud?

heterogeneidad espacial puede observarse al comparar los potreros para ganado en Paraguay y Argentina. En Paraguay la ganadería constituye una actividad intensiva donde se eliminan la mayor parte de los árboles en los potreros, mientras que en Argentina los potreros conservan árboles aislados que son utilizados por una gran cantidad de aves (Galindo-Leal & Câmara 2003).

Las plantaciones forestales fueron el ambiente más utilizado por las especies nativas como consecuencia de su similitud estructural con la selva. Este mismo patrón se observó en diferentes ecosistemas boscosos, principalmente de Australia, América del Norte y Europa (Diaz *et al.* 1998, Barber *et al.* 2001, Lindenmayer & Hobbs 2004). Si bien esto constituye un patrón general, la especie forestal utilizada parece tener una marcada influencia en el uso por parte de las aves, reforzando la idea que la composición de la vegetación influye en el uso de hábitat en los sistemas modificados. En la selva Paranaense, las plantaciones de araucaria, una especie nativa, seguidas por las plantaciones de pino fueron los ambientes más utilizados por las aves mientras que las plantaciones de eucaliptos fueron muy poco utilizadas (Marsden *et al.* 2001, Zurita *et al.* 2006, Cabanne *et al.* 2007b). En Australia, donde los eucaliptos son nativos, se observa el patrón contrario (Lindenmayer & Hobbs 2004).

Las plantaciones de yerba mate ocupan el 23% de lo que originalmente era selva Paranaense en la provincia de Misiones (INDEC 2002). La riqueza de aves y la similitud respecto al ambiente natural de este ambiente fue baja, debido probablemente a la baja estratificación de la vegetación y el escaso desarrollo del sotobosque. Sin embargo, otro estudio realizado en la selva Paranaense en un sistema de producción de yerba agroforestal mostró una comunidad de aves muy similar a la observada en la selva (Cockle *et al.* 2005). Las diferencias entre las plantaciones monoespecíficas de yerba mate, relevadas en este estudio, y en un sistema

### 3. Ambientes modificados: ¿dicotomía o gradiente de aptitud?

agroforestal son similares a otros sistemas ampliamente estudiados como el café y cacao bajo selva donde se preserva parte de la estructura y composición de la selva (Greenberg *et al.* 1997, Rice & Greenberg 2000).

El concepto de hábitat apto vs. no-apto resulta, en la mayoría de los casos, una simplificación que puede llevar a sobreestimar los efectos de la pérdida y fragmentación de los ambientes naturales. Como se muestra en este capítulo, los ambientes que se generan como resultado de los diferentes usos productivos de la tierra en una región varían en su aptitud para las especies nativas. Reemplazar el concepto binario tradicional por un gradiente de aptitud incrementará la capacidad predictiva de los modelos que se utilizan para estudiar los sistemas fragmentados y de viabilidad de las poblaciones. Si bien los ambientes modificados presentaron diferente aptitud para las especies, estos resultados se basan en valores de abundancia relativa. El uso que hacen las especies de los ambientes modificados puede ser muy variable y en muchos casos estos ambientes representan sumideros. Un mayor entendimiento de la aptitud de estos ambientes implica estudiar aspectos de la biología reproductiva de las especies (nidificación).

## CAPÍTULO IV

### **PATRONES ESPACIALES DE DIVERSIDAD: DETERMINANTES A ESCALA DE PAISAJE**

#### *Introducción*

Los cambios en la estructura del paisaje tienen efectos tanto a nivel poblacional (Capítulo VI: Pag. 68), como en la estructura de las comunidades biológicas. Particularmente, la riqueza y composición de especies (o alfa y beta diversidad) constituyen dos atributos básicos de las comunidades que pueden ser afectados por las perturbaciones humanas sobre los ecosistemas.

Los patrones de riqueza de especies han sido ampliamente estudiados a distintas escalas espaciales y temporales (Cook 1998, Gonzáles-Megías *et al.* 2007). A escala de paisaje, el número de especies se incrementa con la diversidad de ambientes ya que se favorece la coexistencia de especies con diferentes requerimientos ecológicos (Benton *et al.* 2003, Gonzáles-Megías *et al.* 2007). Esta hipótesis ha sido repetidamente validada en condiciones naturales y en sistemas modificados por las actividades humanas (Atauri & Lucio 2001, Benton *et al.* 2003, Gonzáles-Megías *et al.* 2007, Fischer & Lindenmayer 2007b). Sin embargo, en este último caso las evidencias provienen de estudios realizados en ecosistemas templados con una larga historia de modificación donde las especies dependen actualmente de los ambientes modificados (Heikkinen *et al.* 2004).

Los efectos de los cambios en los patrones de paisaje sobre la composición de especies han sido menos estudiados (Koleff *et al.* 2003, Dormann *et al.* 2007, Soininen *et al.* 2007). Sin embargo, los cambios en composición (medida como la similitud entre comunidades) permite explorar los mecanismos asociados a procesos que ocurren a escala de paisaje, como el intercambio de especies entre comunidades, y constituye un mejor indicador para estimar los efectos de las actividades humanas en las comunidades naturales (McKinney & Lockwood 1999, Steinitz *et al.* 2005, Harper *et al.* 2005, Rooney *et al.* 2006). La hipótesis de la similitud predice que la similitud entre comunidades dentro de una región se incrementa al aumentar el número de especies del pool regional en estas comunidades (Fukami 2001). En ecosistemas templados fuertemente influenciados por las actividades humanas, la similitud entre comunidades esta principalmente determinada por el tipo e intensidad de los usos de la tierra (Dormann *et al.* 2007).

En bosques y selvas tropicales y subtropicales, la reducción del ambiente natural constituye la principal causa de pérdida de especies (Brooks *et al.* 2002). A diferencia de los ecosistemas templados donde se realizaron la mayor parte de los estudios, en ecosistemas subtropicales de alta diversidad y menor influencia antrópica el balance entre la pérdida de especies por deforestación y la incorporación de nuevas especies que explotan los ambientes creados por la actividad humana determinaría los patrones de riqueza y similitud.

El objetivo de este capítulo es estudiar los efectos de los cambios en el paisaje en los patrones de riqueza y similitud de especies, separando los efectos de pérdida y fragmentación de la selva y patrón general de uso de la tierra. Como hipótesis se plantea que (1) la riqueza de especies estará determinada principalmente por la cobertura de selva y, en segundo lugar, por la heterogeneidad de ambientes

modificados y que (2) el número de especies nativas incrementa con la cobertura de selva en el paisaje lo que determina una mayor similitud respecto a la comunidad de aves de selva.

#### *Análisis de datos*

La similitud de la comunidad de aves se estimó para cada celda respecto a la comunidad nativa utilizando el índice de Morisita-Horn (Magurran 2004). Morisita-Horn es un índice cuantitativo de similitud que asigna un valor de cero a dos comunidades que no comparten ninguna especie y uno a dos comunidades que comparten todas las especies con las mismas abundancias. La ventaja de este índice respecto a otros índices de similitud es que no depende de la riqueza de especies y el tamaño de la muestra (Magurran 2004). La composición de la comunidad nativa se caracterizó a partir de los muestreos realizados en celdas con un 100% de cobertura de selva. Para minimizar posibles efectos asociados a patrones biogeográficos, la similitud entre cada celda relevada en Argentina y la comunidad nativa se calculó utilizando las celdas con 100% de cobertura en Argentina mientras que, para las celdas relevadas en Paraguay, se utilizaron las celdas con 100% de cobertura relevadas en ese país.

La composición de la comunidad de aves puede estar influenciada por la distancia entre sitios de muestreo (efecto de autocorrelación espacial), de tal forma que dos celdas contiguas pueden tener mayor similitud de composición respecto a dos celdas distantes (Soininen *et al.* 2007). Para considerar el efecto de autocorrelación espacial, se construyeron correlogramas con el índice Morans y se puso a prueba su significación en 200 permutaciones utilizando el software SAM (Rangel *et al.* 2006). El índice de Morans varía entre -1 y 1 indicando el grado de autocorrelación espacial

donde 0 indica que no existe autocorrelación, 1 indica que dos comunidades cercanas son muy similares y -1 que dos comunidades cercanas son muy diferentes.

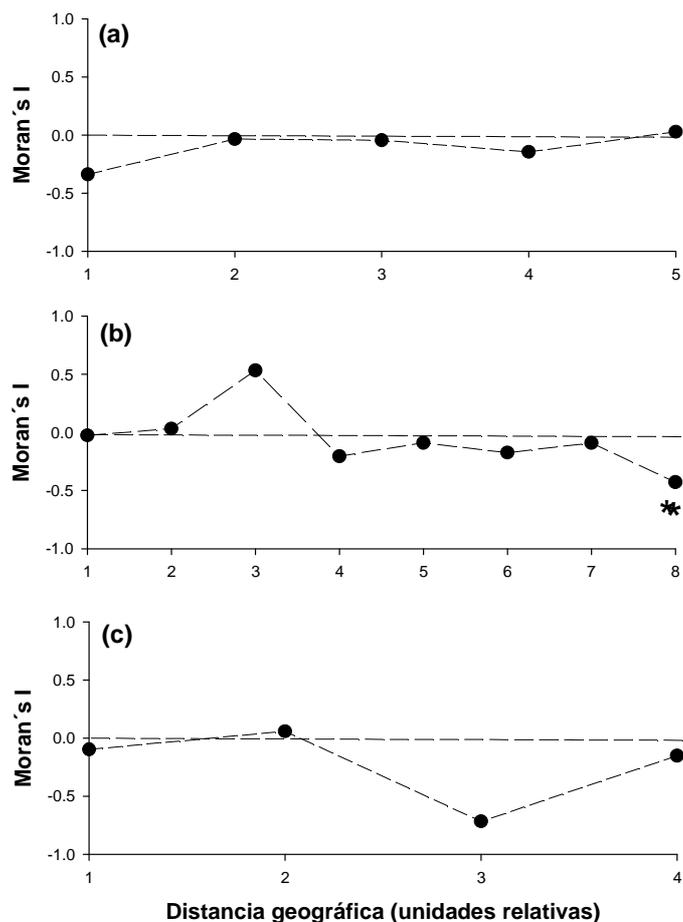
Se utilizaron análisis de regresión múltiple para examinar la influencia de la cobertura de selva y la heterogeneidad de usos en la riqueza y similitud de la comunidad de aves, y análisis de regresión parcial para examinar la influencia independiente de las variables explicatorias. Se usaron los residuos de la regresión entre cobertura de selva (variable independiente) y riqueza y similitud (variables dependientes) para examinar los efectos de la fragmentación independientemente de los efectos de la pérdida de selva. Utilizando estos residuos como variable dependiente, se realizó un análisis de regresión múltiple con el número, tamaño y forma de los fragmentos como variables independientes y regresiones parciales para estudiar los efectos independientes de las variables de configuración. Esta aproximación ha sido utilizada en diferentes estudios recientes para separar los efectos de pérdida de hábitat y fragmentación (Haila 2002, Fahrig 2003).

## ***Resultados***

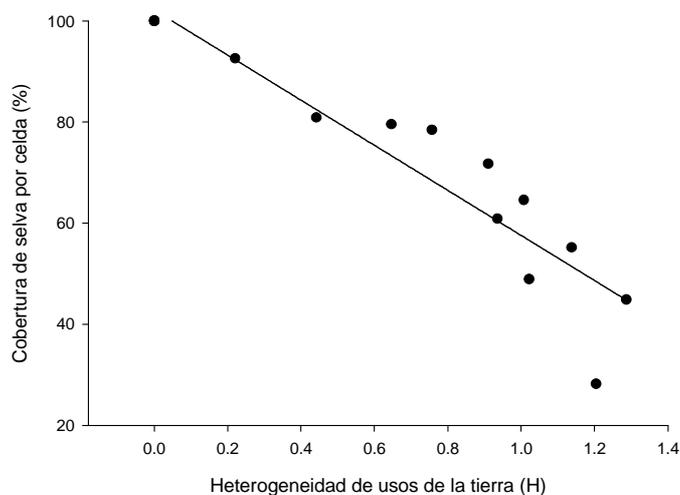
### *Comunidad de aves y patrones de riqueza*

Se registró un total de 4910 individuos pertenecientes a 203 especies. Basado en los autocorrelogramas no se encontró evidencia de autocorrelación espacial en la similitud en la comunidad de aves entre celdas dentro de cada sub-región (Figura 12), por lo que no se incluyó la distancia geográfica como variable explicatoria en los análisis posteriores. A escala regional, la heterogeneidad de ambientes modificados generados por los distintos usos de la tierra explicó un 68% de la pérdida de selva ( $R^2 = 0.68$ ,  $F_{1,39} = 84.2$ ,  $p < 0.01$ ) (Figura 13).

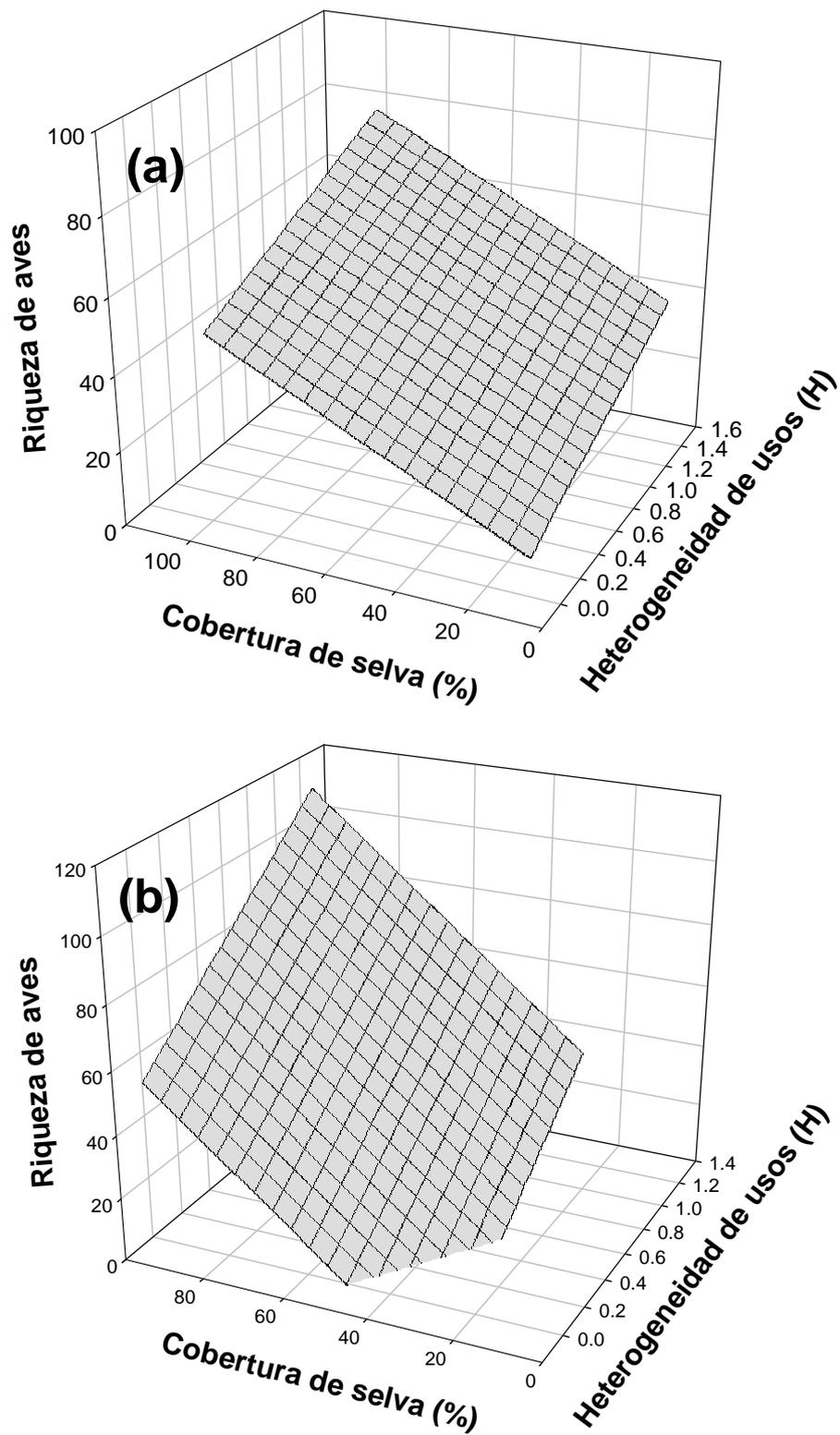
La heterogeneidad de ambientes modificados y la cobertura de selva explicaron el 38% del patrón regional de riqueza ( $R^2 = 0.38$ ,  $F_{2,38} = 11.5$ ,  $p < 0.01$ ). En los análisis de regresión parcial, la riqueza incrementó con ambas variables ( $t = 4.7$  y  $t = 3.3$ ,  $p < 0.01$ , respectivamente) (Figura 14). A una escala menor, la importancia relativa de la cobertura de selva y heterogeneidad de paisaje para explicar el patrón de riqueza varió entre sub-regiones. En la sub-región de Chacras estas variables explicaron un 50% de la variación en la riqueza ( $R^2 = 0.50$ ,  $F_{2,12} = 5.9$ ,  $p = 0.02$ ); similar al patrón regional, el número de especies incrementó con la cobertura de selva y la heterogeneidad de ambientes ( $t = 3.4$  y  $t = 3.2$ ,  $p < 0.01$ ) (Figura 14). En la sub-región Forestal, la relación entre riqueza y cobertura de selva y heterogeneidad de usos fue significativa ( $R^2 = 0.27$ ,  $F_{2,19} = 3.5$ ,  $p = 0.05$ ); sin embargo, en los análisis de regresión parcial ninguna de las dos variables estuvo significativamente relacionada al patrón de riqueza ( $t = -0.35$ ,  $p = 0.72$  para heterogeneidad y  $t = 0.43$ ,  $p = 0.67$  para cobertura de selva). Finalmente, en Paraguay la riqueza no estuvo relacionada a ninguna de las variables independientes consideradas ( $R^2 = 0.38$ ,  $F_{2,6} = 1.9$ ,  $p = 0.23$ ).



**Figura 12.** Autocorrelogramas (coeficiente de Moran's I) de la similitud en la comunidad de aves de cada celda con la comunidad nativa en la sub-región de (a) Chacras, (b) Forestal y (c) Paraguay en la selva Paranaense.



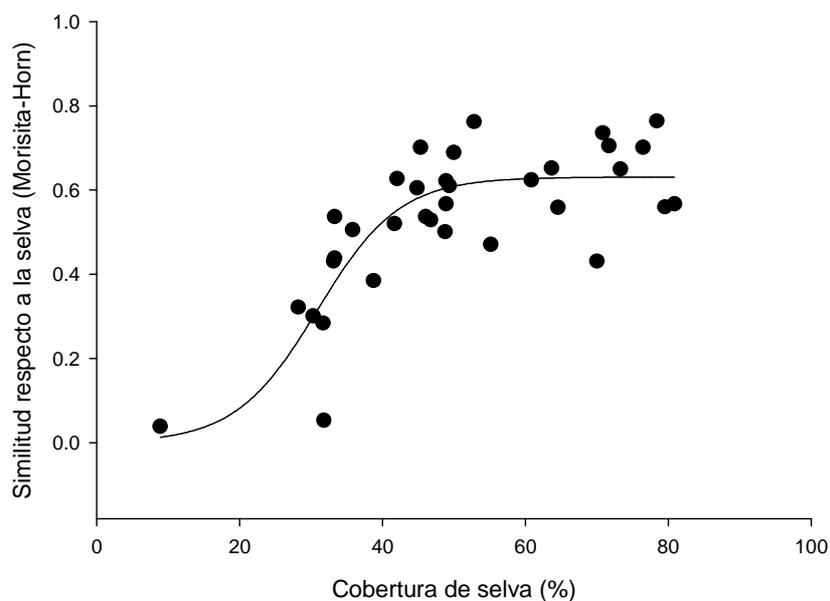
**Figura 13.** Relación entre la heterogeneidad de ambientes modificados, generados por distintos usos de la tierra, y la pérdida de ambiente natural en la selva Paranaense.



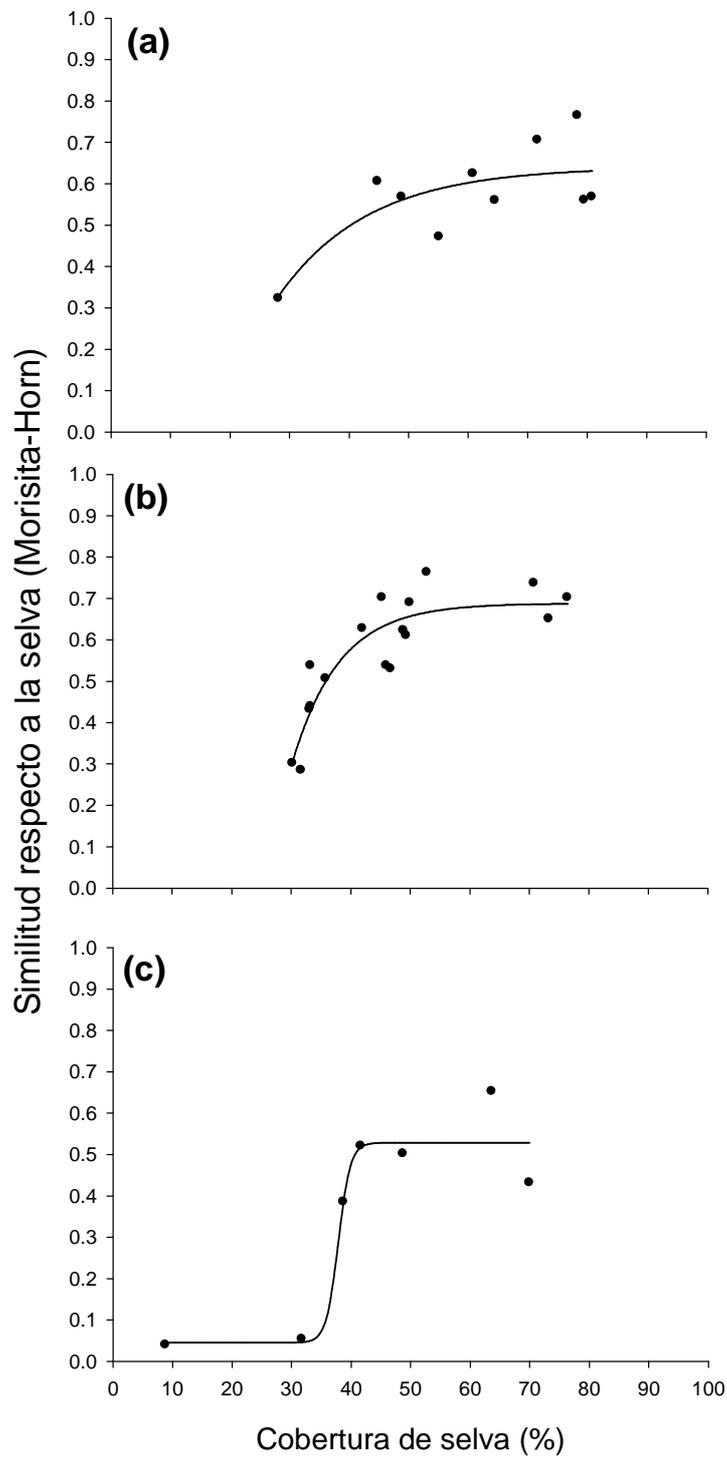
**Figura 14.** Relación entre la riqueza de aves a escala regional (superior) y en la sub-región de Chacras (inferior) con la cobertura de selva y la heterogeneidad de usos a escala regional en la selva Paranaense.

*Patrones de similitud*

La cobertura de selva y la heterogeneidad de ambientes modificados explicaron un 53% de la variación espacial en la similitud de la comunidad de aves respecto a la comunidad nativa a escala regional ( $F_{2,31} = 17.2$ ,  $p < 0.001$ ,  $r^2 = 0.53$ ). Sin embargo, en los análisis de regresión parcial la similitud solo incrementó con la cobertura de selva ( $t = 5.6$ ,  $p < 0.001$ ) y no estuvo relacionada a la heterogeneidad de paisaje ( $t = 1.7$ ,  $p = 0.09$ ). En el análisis de regresión simple, el modelo sigmoideo fue el mejor para predecir la similitud en función de la cobertura de selva ( $F_{2,31} = 33.0$ ,  $p < 0.001$ ,  $r^2 = 0.68$ ) (Figura 15). Un patrón similar se encontró para cada sub-región en forma independiente. En la sub-región de Chacras, Forestal y Paraguay la cobertura de selva explicó el 57%, 78% y 92% de la variación en la similitud, respectivamente ( $F_{1,8} = 4.6$ ,  $p = 0.05$ ,  $F_{1,15} = 25.7$ ,  $p < 0.001$  y  $F_{1,5} = 12.0$ ,  $p = 0.03$ ) (Figura 16).



**Figura 15.** Patrón regional de similitud de la comunidad de aves entre las celdas relevadas y la comunidad nativa en la selva Paranaense.



**Figura 16.** Patrón de similitud de la comunidad de aves entre las celdas relevadas y la comunidad nativa en la sub-región de (a) Chacras, (b) Forestal y (c) Paraguay.

##### *Efectos de la fragmentación y del patrón general de uso de la tierra*

Los efectos de fragmentación en los patrones de diversidad se estudiaron utilizando los residuos de la regresión entre cobertura de selva y similitud y, en el caso de la riqueza, cobertura de selva y heterogeneidad de ambientes modificados. En el caso de la riqueza de aves, las variables de fragmentación no explicaron la distribución de los residuos en la sub-región de Chacras (la única que estuvo significativamente relacionada a la cobertura de selva y heterogeneidad de paisaje) ( $R^2 = 0.27$ ;  $F_{3,7} = 0.84$ ,  $p = 0.51$ ).

Para la similitud, los efectos de fragmentación fueron dependientes del patrón general de uso de la tierra. En la sub-región de Chacras, el número, tamaño y forma de los fragmentos explicó un 90% de los residuos de la similitud ( $R^2 = 0.90$ ;  $F_{3,6} = 17.9$ ,  $p = 0.002$ ). La similitud disminuyó con el aumento en el número de fragmentos e incrementó con el índice SHAPE ( $t = -2.6$ ,  $p = 0.03$  y  $t = 7.2$ ,  $p < 0.001$ ). En la sub-región Forestal la regresión múltiple fue significativa ( $R^2 = 0.52$ ,  $F_{3,13} = 4.7$ ,  $p = 0.02$ ), sin embargo en los análisis de regresión parcial los residuos de la similitud no se relacionaron con ninguna de las tres variables consideradas ( $t = -1.4$  y  $p = 0.19$  para la forma;  $t = -1.2$  y  $p = 0.25$  para el número de fragmentos y  $t = 1.4$ ,  $p = 0.18$  para el tamaño promedio). Finalmente, en Paraguay la relación de los residuos de similitud con las variables de fragmentación no fue significativa ( $F_{3,3} = 1.26$ ,  $p = 0.42$ ,  $r^2 = 0.56$ ).

### *Discusión*

#### *Patrones espaciales de diversidad*

En la selva Paranaense, la riqueza de aves y la similitud con la comunidad nativa a escala regional y de paisaje estuvieron asociadas a la pérdida y fragmentación de la selva y al patrón general de uso de la tierra. Sin embargo, la importancia relativa de estas variables para explicar ambos patrones de diversidad fue diferente. Como se planteó, la riqueza de aves estuvo principalmente asociada a la cobertura de selva y, secundariamente, a la heterogeneidad de ambientes modificados mientras que la similitud dependió exclusivamente de la cobertura de selva y de la configuración del paisaje.

Como plantea la hipótesis de la heterogeneidad, la riqueza de aves incrementó con la diversidad de ambientes modificados a escala regional y, en el caso de la sub-región de Chacras, a escala de paisaje (Benton *et al.* 2003, Gonzáles-Megías *et al.* 2007). En la selva Paranaense, los usos de la tierra generan una variedad de ambientes que son explotados por un gran número de especies (Capítulo III: Pag 36). Muchas de estas especies son propias de otras regiones (extra-regionales) y expanden sus áreas de distribución asociado al reemplazo de los ambientes naturales. Como consecuencia, una mayor heterogeneidad de ambientes (cada uno con un conjunto particular de aves) incrementa la riqueza de especies. Esta relación de riqueza de especies y heterogeneidad de ambientes se describió en estudios realizados en otros ecosistemas (Atauri & Lucio 2001, Benton *et al.* 2003, Heikkinen *et al.* 2004, Gonzáles-Megías *et al.* 2007). El balance entre el incremento de especies propias de otras regiones asociado a una mayor heterogeneidad de ambientes modificados y la reducción en el

número de especies nativas como consecuencia de la pérdida de selva, determina los patrones de riqueza observados en la selva Paranaense.

A diferencia del patrón de riqueza observado, la similitud de la comunidad de aves con la comunidad nativa estuvo principalmente determinada por la cobertura de selva. De acuerdo con las predicciones de la teoría de la similitud (Fukami 2001), la similitud con la comunidad nativa aumentó con la cobertura de selva como consecuencia de un incremento en el número de especies del pool regional en las comunidades locales. Debido a que la heterogeneidad de ambientes modificados se relacionó principalmente con la riqueza de especies extra-regionales, no influyó el patrón de similitud observado.

El patrón de similitud respecto a la comunidad nativa de aves mostró un punto de inflexión cercano al 30% de cobertura de selva donde incrementó en forma exponencial. Si bien existe poca evidencias empírica, la existencia de los puntos de inflexión donde la comunidad cambia en forma abrupta han sido predichos en forma teórica cercanos al 10-30% de cobertura del ambiente natural (Fahrig 2002, Wiegand *et al.* 2005). El cambio abrupto se produciría porque debajo de esta cobertura el grado de interconectividad de los fragmentos de ambiente natural no alcanza para mantener poblaciones viables de todas las nativas (Radford *et al.* 2005). Estos resultados muestran que la similitud constituye un mejor indicador para estudiar los efectos de las actividades humanas en las comunidades biológicas que la riqueza de especies (Steinitz *et al.* 2005); ya que tendiendo en cuenta solo la riqueza de especies no se habría detectado el umbral de cambio. Es importante destacar que los efectos de fragmentación pueden variar en forma marcada de acuerdo al taxón analizado. Es esperable que aquellos taxones con movilidad reducida se vean mas afectados.

##### *Efectos de fragmentación y patrón general de uso de la tierra*

Diferente a otros estudios realizados en la selva Atlántica a escala de parche (Ribon *et al.* 2003, dos Anjos 2006, Giraudo *et al.* 2008), utilizando un diseño de grilla este estudio permitió aislar los efectos de la fragmentación de los efectos debidos a la pérdida de hábitat. La fragmentación no tuvo efectos sobre la riqueza de especies mientras que los efectos sobre los patrones de similitud respecto a la comunidad de aves nativa dependieron del patrón general de uso de la tierra.

Los usos de la tierra dominantes en la sub-región de Chacras (cultivos anuales, plantaciones de yerba mate y potreros para ganado) presentaron una baja aptitud de hábitat para las especies de selva mientras que las plantaciones forestales, el uso dominante en la sub-región Forestal, tuvo una alta aptitud de hábitat (Capítulo III: Pag 36). Estas diferencias en la aptitud de hábitat de los ambientes modificados probablemente explican porque la fragmentación de la selva tuvo un marcado efecto en la similitud en la sub-región de Chacras pero no en la sub-región Forestal. La importancia de la aptitud de los ambientes que separan los fragmentos de ambiente natural modulando los efectos de la fragmentación ha sido resaltado en diferentes estudios (Gascon *et al.* 1999, Ricketts 2001, Dunford & Freemark 2004, Antongiovanni & Metzger 2004). Los ambientes que son utilizados o que son fácilmente atravesados por las especies nativas mitigan los efectos del aislamiento mientras que los ambientes poco utilizados los incrementan. Los usos dominantes en Paraguay presentaron una baja aptitud de hábitat para las especies nativas, sin embargo la fragmentación no tuvo efectos significativos en la similitud de la comunidad lo que podría deberse al bajo número de celdas relevadas y, en consecuencia, a la baja potencia de los análisis.

## CAPÍTULO V

### **PATRONES ESPACIALES DE ABUNDANCIA: DETERMINANTES ECOLÓGICOS**

#### *Introducción*

A escala de hábitat, las especies responden a los cambios en la estructura y composición de la vegetación incrementando o disminuyendo su abundancia o, en algunos casos, dejando de utilizar los ambientes modificados (Capítulo III: Pág 36). A una escala mayor, los cambios en la composición y configuración de los elementos que componen el paisaje tienen marcados efectos sobre las poblaciones animales como consecuencia de las variaciones en la disponibilidad y calidad de los hábitats y su disposición espacial (Wiegand *et al.* 1999, Fahrig 2003).

Los patrones de paisaje cambian como consecuencia de procesos topográficos y climáticos que ocurren naturalmente (Bates 2000). En algunos casos, estos procesos pueden conducir a la extinción de algunas especies que no pueden adaptarse a los cambios y a la aparición de nuevas especies a través de mecanismos de especiación (Watson 2003). En el caso de cambios en el paisaje que ocurren en forma recurrente (tales como inundaciones o fuegos periódicos, etc.) y que generan una dinámica de parche, pueden no tener marcados efectos sobre las poblaciones y comunidades ya que las especies están adaptadas al régimen de disturbio.

A diferencia de los procesos naturales, las modificaciones en los patrones de paisaje producidas por las actividades humanas ocurren en cortos periodos de tiempo, limitando la capacidad de las especies para adaptarse a estos cambios (Templeton *et al.* 2001); sin embargo, no todas las especies responden de la misma manera. Algunas especies disminuyen el tamaño de sus poblaciones o, en casos extremos, se extinguen local o globalmente, mientras que otras especies incrementan el tamaño de sus poblaciones y/o expanden sus áreas de distribución asociados a los cambios en el paisaje (Wiegand *et al.* 2005, Fischer & Lindenmayer 2007a, Cabanne *et al.* 2007b).

La especificidad de hábitat, la capacidad de dispersión, el tamaño corporal, el tamaño del área de distribución y la densidad local han sido relacionadas con la capacidad de respuesta de las aves a los cambios en los patrones de paisaje dados por la pérdida y fragmentación del hábitat (Julliard *et al.* 2003, Wiegand *et al.* 2005, Feeley *et al.* 2007, Devictor *et al.* 2008). Especies dependientes de uno o unos pocos hábitats, con áreas de distribución pequeña y gran tamaño corporal son generalmente más vulnerables ya que dependen de recursos específicos y tienen poblaciones pequeñas; contrariamente, especies de amplia distribución y que utilizan una gran cantidad de ambientes no son afectadas, o incluso incrementan su abundancia, con la pérdida y fragmentación del ambiente natural al explotar los nuevos ambientes creados.

El objetivo de este capítulo es estudiar la respuesta de la abundancia de poblaciones a la pérdida de hábitat, fragmentación del hábitat y composición del paisaje, y relacionar esta respuesta con algunas de sus características ecológicas. Se plantean dos hipótesis: 1) la pérdida de hábitat natural es el factor más relevante para explicar los cambios en abundancia mientras que la fragmentación tiene un efecto de segundo orden, y 2) las especies con mayor área de distribución, mayor tamaño

corporal y menor abundancia natural serán más afectadas por la pérdida y fragmentación del hábitat.

### ***Métodos***

#### *Estructura del paisaje y características ecológicas*

La estructura del paisaje se caracterizó según se detalla en el Capítulo II (Pág. 29). Se utilizó la proporción de selva remanente como variable de composición del paisaje y el número, tamaño promedio y forma de los fragmentos como variables de configuración.

La respuesta de las especies se relacionó con el tamaño en el área de distribución, la abundancia en condiciones naturales (o en selva no fragmentada) y el tamaño corporal. El área de distribución se calculó utilizando la base de datos de Ridgely *et al.* (2003). Como una estimación del tamaño corporal, se utilizó el largo aproximado de las especies a partir de los datos presentados en Narosky e Yzurita (1989). La abundancia en condiciones naturales se estimó a partir de las celdas con 100% de cobertura de selva en Argentina y Paraguay ya que estas celdas representan una situación de selva continua.

#### *Análisis de datos*

Para estudiar el efecto de la pérdida de hábitat se realizaron regresiones simples de la abundancia relativa de cada especie en función de la cobertura de selva en el paisaje y se identificaron tres patrones de respuesta posible: 1) pendiente positiva: la abundancia aumenta con la cobertura de selva, 2) pendiente cero: sin cambios de

abundancia, 3) pendiente negativa: disminución en la abundancia con el aumento de la cobertura de selva. A partir de estos patrones de respuesta se conformaron dos grupos de especies: 1) especies que responden a la pérdida de selva incrementando o disminuyendo su abundancia (pendiente positiva y negativa) y 2) especies que no varían su abundancia (pendiente cero). Para estos análisis solo se consideraron especies registradas en más del 25% de las celdas relevadas; debido al bajo número de celdas relevadas en Paraguay, solo se consideraron para los análisis las sub-regiones de Chacras y Forestal de Argentina.

Los efectos de la fragmentación y del patrón general de uso de la tierra en la abundancia de las especies se estudiaron utilizando análisis multivariados directos (RDA) e indirectos (PCA). En estos análisis, se utilizaron como variables dependientes los residuos de la regresiones simples entre cobertura de selva y abundancia de las especies que representan la variación no explicada por la pérdida de selva (Fahrig 2003). En el caso del RDA, se utilizaron además el número, tamaño y forma de los fragmentos como variables independientes de configuración del paisaje. Para testear la significación del modelo se utilizó una prueba de Montecarlo con 1000 permutaciones. Si la fragmentación tiene efectos sobre la abundancia de las especies, se espera que las variables de configuración expliquen significativamente la distribución de los residuos en el RDA. Por otro lado, si el patrón general de uso de la tierra tiene efectos en la abundancia de las especies, se espera que las sub-regiones consideradas (Chacra y Forestal) se separen sobre los ejes en el PCA.

La relación entre los patrones de respuesta de las especies a la pérdida de selva y las variables ecológicas consideradas (área de distribución, abundancia en condiciones naturales y tamaño corporal) se estudio a dos niveles. Primero, se realizó un ANOVA comparando la respuesta de los grupos (pendiente positiva, negativa y

cero) para las variables consideradas. Dentro del grupo de especies que respondió significativamente a la pérdida de selva (pendiente positiva y negativa), se realizó una regresión múltiple utilizando como variable dependiente la pendiente de la regresión (un valor más alto, positivo o negativo, de la pendiente indica un mayor efecto de la pérdida de selva) y como variables independientes el área de distribución, la abundancia en condiciones naturales y el tamaño corporal.

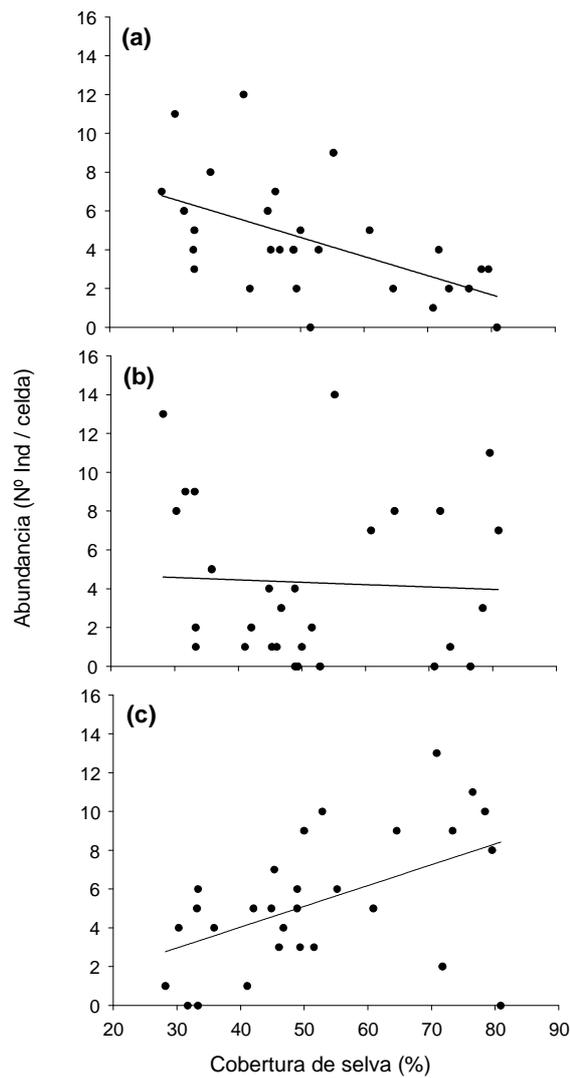
### ***Resultados***

#### *Respuestas de las abundancias a los cambios en la estructura del paisaje*

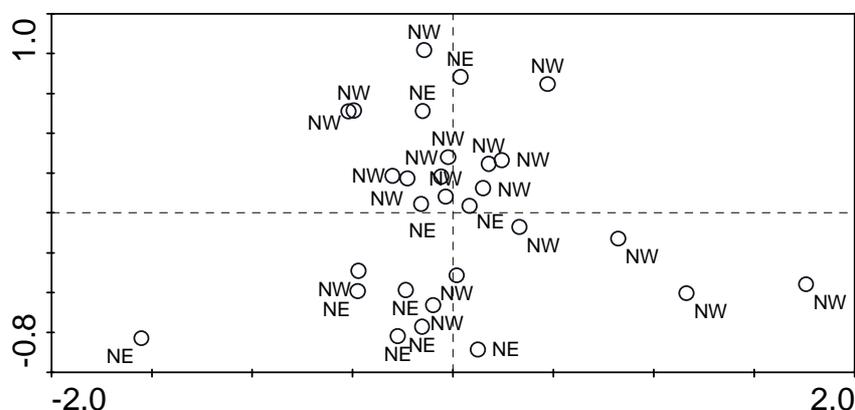
Se analizó un total de 64 especies que fueron registradas en al menos el 25% de las celdas relevadas. De este total, 20 especies (31%) incrementaron su abundancia con la cobertura de selva, 40 especies (63%) no mostraron una relación significativa y 4 especies (6%) disminuyeron su abundancia (Figura 12, Anexo II). Por azar se esperaría que un 5% de las regresiones fuera significativa (error de tipo I=0.05); sin embargo, un 37% de las especies tuvieron una respuesta significativa a los cambios en la cobertura de selva.

En el análisis de los residuos (regresión entre abundancia de las especies y cobertura de selva) no se observaron efectos de la fragmentación ni del patrón general de uso de la tierra en la abundancia de las especies. Los cuatro primeros ejes del análisis multivariado directo (RDA) utilizando como variables independientes el número, tamaño promedio y forma de los fragmentos explicaron el 41% de la distribución de los residuos. Sin embargo, ni el primer eje ni el modelo completo resultaron significativos en la prueba de Montecarlo ( $F = 1.9, p = 0.32$  y  $F = 1.0, p = 0.42$ ), lo que indica que la configuración del paisaje no explica la distribución de los

residuos. Dicho de otra manera, la fragmentación de la selva en Misiones no explica las variaciones en la abundancia de las poblaciones de aves. En el análisis multivariado indirecto (PCA), los cuatro primeros ejes explicaron el 71% de la distribución de los residuos. El eje 1 explicó el 32% de la distribución de los datos y el eje 2 el 18%. Los sitios en ambas sub-regiones (Chacra y Forestal) se mezclaron en el plano bivariado (Figura 13), indicando que no existe una marcada influencia del patrón general en el uso de la tierra sobre la respuesta de las abundancias a la pérdida de hábitat.



**Figura 17.** Patrones de respuesta de las aves en función de la cobertura de selva en el paisaje en la selva Paranaense de Argentina y Paraguay. (a) (*Basileuterus culicivorus*) y (c) (*Zonotrichia capensis*) son especies que disminuyen e incrementan su abundancia con la pérdida de selva y (b) (*Pitangus sulphuratus*) es una especies que no cambian su abundancia.



**Figura 18.** Análisis de componentes principales (PCA) de los residuos de la regresión entre abundancia y cobertura de selva para 18 especies que disminuyeron su abundancia con la pérdida de hábitat en la selva Paranaense. NE y NW: sub-región Chacras y Forestal en Misiones.

#### *Determinantes ecológicos de la respuesta de las especies*

El análisis de varianza comparando la respuesta de los grupos considerados fue significativo para la abundancia en condiciones naturales (o de selva no fragmentada) (transformado por logaritmo) ( $F_{2,61} = 5.8$ ,  $p < 0.01$ ), el área de distribución (transformado por raíz cuadrada) ( $F_{2,61} = 3.0$ ,  $p = 0.05$ ) pero no para el tamaño corporal ( $F_{2,61} = 0.8$ ,  $p = 0.42$ ) (Tabla 5). En las comparaciones a posteriori, la abundancia en condiciones naturales de las especies con pendiente positiva (incrementan su abundancia con la cobertura de selva) fue mayor al de las especies con pendiente cero y negativa. El área de distribución de las especies que incrementaron su abundancia fue menor al de las especies que disminuyeron y no variaron la abundancia (Tabla 5).

En el análisis de regresión múltiple para las 24 especies que respondieron significativamente a la pérdida de selva, el área de distribución, la abundancia en condiciones naturales y el tamaño corporal, explicaron el 69% de la variación en la pendiente de respuesta ( $R^2 = 0.69$ ,  $F_{3,18} = 14.9$ ,  $p < 0.001$ ). La pendiente incrementó con la abundancia en condiciones naturales ( $t = 4.8$ ,  $p < 0.01$ ) y el tamaño corporal ( $t = 2.8$ ,  $p = 0.01$ ) y disminuyó con el área de distribución ( $t = -3.5$ ,  $p < 0.01$ ).

**Tabla 5.** Área de distribución, abundancia en selva continua y tamaño corporal de los tres grupos de respuesta considerados en la selva Paranaense. *Pendiente negativa:* especies que disminuyen su abundancia con la cobertura de selva; *pendiente cero:* no varían su abundancia; y *pendiente positiva:* incrementan su abundancia. Letras diferentes indican diferencias significativas,  $P < 0.05$ .

	Pendiente positiva	Pendiente cero	Pendiente negativa
Área de distribución (km <sup>2</sup> )	5534227 ± 357400 <sup>a</sup>	8410895 ± 153171 <sup>b</sup>	15773856 ± 1608300 <sup>b</sup>
Abundancia (ind/celda)	3.0 ± 0.4 <sup>a</sup>	1.3 ± 0.3 <sup>b</sup>	1.1 ± 0.9 <sup>b</sup>
Tamaño corporal (cm)	16.9 ± 0.4	20.7 ± 0.2	15.5 ± 2.0

## Discusión

### *Efectos de la pérdida y fragmentación de la selva*

En el rango de cobertura analizado (30-80% de selva), la pérdida de hábitat fue el principal determinante de las variaciones en abundancia de las especies mientras que la fragmentación no tuvo un efecto aparente. Los resultados apoyan la hipótesis que la fragmentación no tiene efectos sobre las poblaciones animales por encima de un umbral de cobertura del ambiente natural en el paisaje (“*thresholds of fragmentation*”) (Turner *et al.* 2001a, Fahrig 2002, Fahrig 2003, Wiegand *et al.* 2005).

Si bien hasta el momento existen pocas evidencias empíricas, el valor de este umbral ha sido determinado en forma teórica en alrededor del 20-30% (Fahrig 2002, Wiegand *et al.* 2005). Por debajo de esta cobertura de ambiente natural, la disposición espacial de los elementos en el paisaje adquiere mayor importancia ya que comienzan a evidenciarse los efectos de aislamiento, incrementando la vulnerabilidad de las poblaciones animales.

A pesar que la aptitud de hábitat para las especies de selva de los ambientes modificados dominantes en ambas sub-regiones (Chacras y Forestal) fue diferente (Capítulo III: Pag 67); el patrón general de uso de la tierra no tuvo efectos aparentes en la abundancia de las especies. Las características de los ambientes modificados pueden reducir o aumentar los efectos de la fragmentación dependiendo de su aptitud de hábitat para las especies nativas (Ricketts 2001, Wiegand *et al.* 2005). Sin embargo, a igual cobertura de selva, la abundancia de las especies fue similar en ambas sub-regiones. Como se mencionó previamente, la fragmentación no tuvo efectos marcados en el rango de cobertura de selva analizado por lo que no es esperable que la aptitud de hábitat de los ambientes modificados que separan los fragmentos de selva juegue un papel importante. Por debajo de este umbral (20-30% de cobertura) es esperable que la aptitud de hábitat de estos ambientes afecte la abundancia de las especies.

Hasta mi conocimiento, este es el primer estudio donde se separan los efectos de la pérdida y fragmentación del hábitat a escala de paisaje en la selva Atlántica. Estudios previos realizados en la selva Atlántica encontraron cambios en la abundancia de las especies asociados a la pérdida y fragmentación del hábitat, pero sin separar ambos procesos (Maldonado-Coelho & Marini 2005, dos Anjos 2006, Giraudo *et al.* 2008). Al menos para aquellos estudios realizados en Argentina donde

la cobertura de selva en el paisaje es alta, los efectos encontrados probablemente se deban a la pérdida de hábitat más que a la fragmentación.

### *Determinantes de las respuestas de la abundancia a los cambios en el paisaje*

La respuesta de la abundancia a la pérdida de hábitat estuvo relacionada con el tamaño de su área de distribución y la abundancia en condiciones naturales. Especies con área de distribución pequeñas parecen tener una baja capacidad para responder a los cambios antrópicos en los sistemas naturales, tanto a escala de hábitat como de paisaje (Julliard *et al.* 2003, Feeley *et al.* 2007, Devictor *et al.* 2008). Un área de distribución menor puede indicar una mayor especificidad de hábitat o una menor capacidad de dispersión y, en consecuencia, una mayor sensibilidad a la pérdida de hábitat en el paisaje (Wiegand *et al.* 2005). Especies muy asociadas a la selva y que no utilizan los ambientes modificados parecen ser más sensibles a los cambios en la composición del paisaje, mientras que aquellas especies con área de distribución amplia y que explotan diferentes ambientes modificados no se ven particularmente afectadas por la pérdida del hábitat.

La abundancia en condiciones naturales es otro factor que generalmente se relaciona con la respuesta de las especies a las perturbaciones antrópicas.

Generalmente se considera que especies con mayor abundancia o densidad en condiciones naturales son menos sensibles a la pérdida de hábitat que las especies raras o de baja densidad (Feeley *et al.* 2007). Sin embargo, para el rango de abundancias considerado en este estudio (0 a 8.6 Ind/celda o 0 a 0.4 Ind / punto) se observó el patrón contrario ya que las especies más abundantes fueron más sensibles a la pérdida de hábitat a escala de paisaje. En el rango analizado, las especies más

abundantes en selva continua son probablemente aquellas más asociadas con el ambiente natural y, por lo tanto, las más sensibles a la deforestación.

En el grupo de especies que respondieron a la pérdida de hábitat, la relación inversa entre tamaño corporal y respuesta a la pérdida de hábitat muestra que especies de mayor tamaño tienden a ser más afectadas por este proceso que especies más pequeñas. La relación entre tamaño corporal y capacidad de respuesta a las perturbaciones antrópicas se asocia generalmente con la densidad y el tamaño poblacional, la capacidad reproductiva y el gremio trófico (Gillespie 2000, Feeley *et al.* 2007). Especies de mayor tamaño tienden a tener una menor densidad, tamaño poblacional y tasa reproductiva y, por lo tanto, son más afectadas por la pérdida de hábitat. En este estudio, el tamaño corporal no estuvo relacionado con la abundancia en condiciones naturales por lo que otras características propias de las especies, tales como la tasa reproductiva o el gremio trófico, probablemente explican esta relación. Adicionalmente, especies de mayor tamaño tienden a cruzar menos las áreas abiertas y son por lo tanto más sensibles a los efectos de aislamiento (Bélisle *et al.* 2001). Se evaluó la respuesta de especies de abundancia media y alta. La respuesta de especies raras requiere un muestreo más intensivo. Sin embargo, es esperable que las especies raras sean en general dependientes de selva y por lo tanto sensibles a la fragmentación.

### *Extinciones en la selva Atlántica: ¿preadaptación o falta de tiempo?*

A pesar de la drástica reducción de la selva Atlántica (menos del 7% de su cobertura original), ninguna especie de ave parece haberse extinguido. Brooks *et al.* (1999) compilaron tres hipótesis principales para explicar esta aparente contradicción: (1) las especies de la selva Atlántica están adaptadas a sistemas naturalmente fragmentados

(hipótesis de la pre-adaptación), (2) las extinciones ocurrieron en el pasado (desde la colonización hasta 100 años atrás) y no fueron registradas o (3) aún no transcurrió el tiempo suficiente para observar extinciones asociadas a la deforestación.

Si bien no existen evidencias empíricas claras para sustentar o rechazar estas hipótesis, Brooks *et al.* (1999) apoyan la tercera hipótesis y predicen la extinción del 30 a 50% de las aves endémicas de la selva como consecuencia de la deforestación. Los resultados de este estudio muestran valores similares a los predichos por estos autores ya que un 31% de las especies analizadas fue sensible (disminuyó su abundancia) a la pérdida de selva. Asimismo, este resultado es consistente con otros estudios realizados en el selva Atlántica de Brasil donde el 21% de las especies presentó una alta sensibilidad a la pérdida y fragmentación del hábitat (dos Anjos 2006). Por otro lado, más del 60% de las especies no fueron afectadas por la pérdida de hábitat. Es probable que tanto la hipótesis de la pre-adaptación como la falta de tiempo hasta la extinción expliquen los patrones observados.

## CAPÍTULO VI

### CONSIDERACIONES FINALES

#### *Patrones de diversidad a escala de paisaje: ¿Cuánto sabemos?*

Desde el surgimiento formal de la ecología del paisaje en los 80 hasta la actualidad se han realizado una gran cantidad de estudios, en su mayor parte correlacionales, relacionando los cambios espaciales y temporales en los patrones de paisaje con diferentes patrones y procesos biológicos, tanto a nivel poblacional como de comunidades (Turner *et al.* 2001a, Turner 2006). Llegado este nivel de avance, es importante preguntarnos ¿cuáles de las hipótesis principales en ecología del paisaje constituyen explicaciones generales para los patrones observados en diferentes grupos taxonómicos y ecosistemas? La dificultad de realizar experimentación a esta escala y la confusión introducida por los estudios realizados a escala local o de hábitat pero interpretados a escala de paisaje, constituyen dos de los principales factores que limitaron el desarrollo de un marco teórico sólido en ecología del paisaje. Un ejemplo de la confusión mencionada es la gran cantidad de estudios realizados estudiando parches individuales pero atribuyendo los efectos observados a la fragmentación, siendo esta última un proceso que ocurre a escala de paisaje (Fahrig 2003).

En esta tesis se aportó información novedosa sobre los efectos de los cambios en los patrones de paisaje sobre los patrones de diversidad de aves (alfa y beta) en uno de los ecosistemas con mayor diversidad a nivel global y muy poco estudiado a esta escala. Si bien las evidencias aportadas son correlacionales, se pusieron a prueba

algunas de las hipótesis centrales en ecología del paisaje, como la relación entre la heterogeneidad de ambientes y la riqueza de especies o el estudio de los efectos de la pérdida y fragmentación de los ambientes naturales sobre las especies y comunidades. También se exploraron los posibles determinantes de los patrones de similitud de aves a escala de paisaje. Pese a que la similitud de las comunidades respecto al ambiente natural constituye probablemente un mejor indicador para cuantificar los efectos de las actividades humanas, sus determinantes a escala de paisaje solo recientemente han comenzado a ser estudiados (Steinitz *et al.* 2005, Dormann *et al.* 2007).

Uno de los patrones mejor estudiados a escala de paisaje es la relación entre diversidad de ambientes y riqueza de especies, tanto para sistemas naturales como modificados por la acción humana (Cook 1998, Aauri & Lucio 2001, Rahbek & Graves 2001, Benton *et al.* 2003). Si bien la evidencia presentada en esta tesis confirma una relación positiva entre ambas variables, es importante tener en cuenta la dependencia que pueda existir entre la diversidad de ambientes modificados y otras variables de paisaje como la cobertura de ambiente natural. En la selva Paranaense ambas variables fueron importantes para explicar los patrones de riqueza y, sin embargo, co-variaron negativamente. En ambientes fuertemente antropizados, un aumento en la heterogeneidad ambiental incrementa la riqueza de especies al generarse nuevos habitats para las especies (Benton *et al.* 2003). A diferencia de los estudios realizados en sistemas antropizados, en la selva Atlántica el balance entre la invasión de especies asociado a los nuevos ambientes creados por el uso de la tierra y la pérdida de especies por deforestación determinaron los patrones de riqueza.

Los efectos de los cambios en la configuración del paisaje, particularmente la fragmentación, sobre las comunidades biológicas es otro de los aspectos muy estudiados en ecología en las últimas décadas dado sus implicancias en la reducción

del tamaño poblacional y extinción de especies (Fahrig 2003, Fischer & Lindenmayer 2007b). Uno de los paradigmas en fragmentación es que “*parches más chicos tienen menos especies respecto a fragmentos de mayor tamaño*”. Sin embargo, atribuir estos efectos a la fragmentación sin independizarlo de los efectos debidos simplemente a la reducción en el hábitat disponible es incorrecto (Villard 2002, Haila 2002, Fahrig 2003). En esta tesis ambos efectos se separaron estadísticamente mediante el diseño experimental, y se demuestra que la fragmentación parece no tener efectos marcados en las poblaciones por encima del 30% de cobertura de hábitat natural, lo cual coincide con lo predicho teóricamente (Fahrig 2002, Wiegand *et al.* 2005).

### ***Planificación a escala de paisaje y conservación de la diversidad***

Los procesos y patrones que ocurren en el paisaje tienen un gran interés aplicado ya que esta escala ha sido identificada como la más apropiada para la implementación de medidas destinadas a conservar la diversidad biológica y sus funciones (Barbaro *et al.* 2007). Esto se debe principalmente a que muchos de los procesos asociados a la pérdida de biodiversidad, como la pérdida de hábitat y la fragmentación, ocurren a esta escala. Otro factor que facilita la implementación de medidas de conservación a escala de paisaje es que, generalmente, coincide con las divisiones políticas características de los países, tales como provincias, municipios, etc. Otras escalas, como la regional, que involucran a diferentes municipios, provincias o, incluso, países son de mucha mayor complejidad al momento de ser implementadas.

La correcta identificación de la importancia relativa de los efectos generados por las actividades humanas en los patrones biológicos es también de gran importancia para implementar medidas tendientes a la conservación de la biodiversidad. Como regla general, las medidas de mitigación para minimizar los

efectos de fragmentación, tales como corredores, pueden resultar de alto costo y difícil implementación (Gutzwiller 2002). Sin embargo, como resulta claro a partir de los resultados de esta tesis, otras medidas tendientes a mantener la cobertura de ambiente natural por encima del umbral de fragmentación o incrementar la aptitud de hábitat de los ambientes modificados pueden tener un efecto mucho más positivo sobre la integridad de las comunidades y reducir los riesgos de extinción locales (Fahrig 1997).

Otra de las medidas de conservación generalmente recomendadas es tender a la diversificación de los usos de la tierra para incrementar la heterogeneidad de ambientes en el paisaje (Benton *et al.* 2003, Lindenmayer & Hobbs 2004, Bennet *et al.* 2006). Si bien esto generalmente redundaría en un incremento de especies; una diversificación de usos de la tierra puede estar asociada a pérdidas de ambiente natural, como muestran los resultados expuestos en esta tesis y, en consecuencia, a una disminución en el número de especies nativas y en la similitud respecto a la comunidad nativa. Si bien los objetivos de conservación pueden variar, mantener la composición de la comunidad nativa y no maximizar el número de especies contribuye a mantener las funciones del ecosistema nativo e incrementar su sustentabilidad ecológica (Fukami 2001).

Un incremento en la similitud estructural y de composición de la vegetación en los ambientes modificados respecto al ambiente natural, incrementa la aptitud de hábitat para las especies nativas. Esto ha sido repetidamente demostrado en los sistemas agroforestales como el cacao, café y yerba mate (Rice & Greenberg 2000, Tejeda-Cruz & Sutherland 2004, Cockle *et al.* 2005); y en sistemas de producción intensivos como se muestra en esta tesis y otros estudios (Petit *et al.* 1999). Para la planificación de paisaje o regional, la promoción de usos de la tierra que generen

ambientes similares al ambiente natural constituye entonces una medida que incrementa la sustentabilidad ambiental manteniendo la productividad económica de los ecosistemas lo cual constituye sin duda el mayor desafío de la actualidad (du Toit *et al.* 2004).

### ***Aves en la selva Paranaense: situación actual y perspectivas futuras***

La selva Atlántica, y en particular la selva Paranaense, constituye uno de los ejemplos de destrucción extrema y acelerada de un ecosistema natural por la acción humana. En los últimos 200 años, pero principalmente en los últimos 50, la selva se redujo a menos de 7% de su cobertura original en Brasil, Paraguay y Argentina (Myers *et al.* 2000). La situación es aún más crítica cuando se considera la alta diversidad y número de endemismos característicos de este ecosistema y su importancia por los servicios ambientales que brinda a una gran población rural y a la producción agropecuaria y forestal en los tres países (Galindo-Leal & Câmara 2003).

El rol ecológico de las aves en el funcionamiento de la selva Paranaense ha sido poco estudiado. Sin embargo, da Silva y Tabarelli (2000) estimaron la extinción de hasta un 34% de las especies arbóreas en la selva Atlántica asociado a la desaparición de las aves como dispersores. En otros ecosistemas tropicales y subtropicales las aves tienen un rol importante en la regulación de las poblaciones de artrópodos (Schmitz *et al.* 2000). Las aves poseen también un rol cultural importante y como fuente de alimentación para los grupos originarios de la selva Paranaense y la población rural (Galindo-Leal & Câmara 2003).

Como se mencionó previamente, pese al gran estado de deterioro de la selva Atlántica no se registró ninguna especie de ave considerada extinta en tiempos recientes (Brooks *et al.* 1999). Sin embargo, la hipótesis planteada por Brooks *et al.*

(1999) de que una extinción de al menos 30% de las aves endémicas ocurrirá en el corto plazo de continuar la deforestación y perderse los remanentes continuos que aún existen en Argentina y Brasil parece estar apoyada por los resultados de esta tesis y otros estudios (dos Anjos 2006).

La selva Atlántica no es, sin embargo, solo un ejemplo de destrucción sino también de la capacidad humana para revertir un proceso de degradación extrema. La provincia de Misiones ha destinado más del 25% de su superficie a áreas protegidas, lo cual es al menos 5 veces superior al promedio nacional, y solo comparable a países con una larga trayectoria en conservación como Costa Rica. Algo similar ocurre en Brasil y Paraguay donde desde hace algunos años existen importantes restricciones legales para deforestar los remanentes de selva Atlántica (Galindo-Leal & Câmara 2003).

### ***Preguntas sin responder***

Durante el desarrollo de esta tesis se respondieron algunas preguntas, pero muchas más quedaron por responder; algunas debido a las limitaciones propias del estudio y otras porque fueron surgiendo durante el trabajo de campo y las discusiones previas. Esto, sin embargo, más que una limitación constituye un desafío y nos muestra cuanto nos queda por aprender sobre el funcionamiento de los ecosistemas naturales, particularmente a mediana y gran escala y en ambientes tropicales y subtropicales poco estudiados. Sin lugar a duda, los mecanismos que generan y regulan los patrones y procesos a escala de paisaje comenzaran a ser identificados y corroborados a medida que se generen nuevos modelos conceptuales, se incremente el número de estudios de campo y se mejoren los modelos estadísticos de análisis espacial. Esto no solo tiene

un gran interés teórico sino que constituye también una demanda creciente de la sociedad para mejorar la sustentabilidad ambiental y conservar la biodiversidad.

Algunas de estas preguntas son: ¿qué determina el punto de inflexión (umbral) donde la composición de la comunidad cambia en forma abrupta con la proporción de ambiente natural?; ¿Estos puntos de inflexión dependen de la capacidad de dispersión de los taxones?; ¿Cuál es el mecanismo que determina la respuesta de las especies a la pérdida de selva?; ¿Cuál es la influencia de la composición de la vegetación en los ambientes modificados en el uso por parte de las aves?; ¿Los mecanismos que generan los patrones de diversidad a escala de paisaje son diferentes en ecosistemas tropicales y subtropicales respecto a ecosistemas templados?

La ecología es la ciencia que estudia el dónde, cómo y por qué están los organismos distribuidos de una forma y no de otra (Begon *et al.* 1988). En ecología de paisaje y regional, conocemos algo de los “dónde” y los “cómo”, sin embargo los “por qué” son el próximo desafío.

## ANEXOS

Anexo I. Especies registradas durante los muestreos en la selva Paranaense de Argentina y Paraguay.

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
Tinamidae	<i>Tinamus solitarius</i>
Tinamidae	<i>Rhynchotus rufescens</i>
Tinamidae	<i>Crypturellus undulatus</i>
Tinamidae	<i>Nothura maculosa</i>
Tinamidae	<i>Crypturellus obsoletus</i>
Tinamidae	<i>Crypturellus tataupa</i>
Tinamidae	<i>Crypturellus parvirostris</i>
Ardeidae	<i>Casmerodius albus</i>
Ardeidae	<i>Egretta thula</i>
Ardeidae	<i>Bubulcus ibis</i>
Ardeidae	<i>Nycticorax nycticorax</i>
Ardeidae	<i>Syrigma sibilatrix</i>
Anatidae	<i>Dendrocygna viduata</i>
Cathartidae	<i>Coragyps atratus</i>
Cathartidae	<i>Sarcoramphus papa</i>
Cathartidae	<i>Cathartes aura</i>
Accipitridae	<i>Ictinia plumbea</i>
Accipitridae	<i>Elanoides forficatus</i>
Accipitridae	<i>Accipiter striatus</i>
Accipitridae	<i>Buteo magnirostris</i>
Falconidae	<i>Falco ruficularis</i>
Falconidae	<i>Micrastur ruficollis</i>
Falconidae	<i>Polyborus plancus</i>
Falconidae	<i>Milvago chimachima</i>
Falconidae	<i>Micrastur semitorquatus</i>

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
Falconidae	<i>Falco sparverius</i>
Cracidae	<i>Penelope superciliaris</i>
Cracidae	<i>Pipile jacutinga</i>
Odontophoridae	<i>Odontophorus capueira</i>
Rallidae	<i>Aramides saracura</i>
Rallidae	<i>Fulica armillata</i>
Jacanidae	<i>Jacana jacana</i>
Charadriidae	<i>Vanellus chilensis</i>
Columbidae	<i>Claravis pretiosa</i>
Columbidae	<i>Leptotila rufaxilla</i>
Columbidae	<i>Leptotila verreauxi</i>
Columbidae	<i>Patagioenas picazuro</i>
Columbidae	<i>Patagioenas cayennensis</i>
Columbidae	<i>Geotrygon montana</i>
Columbidae	<i>Zenaida auriculata</i>
Columbidae	<i>Columbina picui</i>
Columbidae	<i>Columbina talpacoti</i>
Columbidae	<i>Columbina minuta</i>
Columbidae	<i>Patagioenas maculosa</i>
Columbidae	<i>Geotrygon frenata</i>
Psittacidae	<i>Amazona aestiva</i>
Psittacidae	<i>Pyrrhura frontalis</i>
Psittacidae	<i>Aratinga leucophthalma</i>
Psittacidae	<i>Brotogeris versicolurus</i>
Psittacidae	<i>Pionus maximiliani</i>
Cuculidae	<i>Tapera naevia</i>
Cuculidae	<i>Guira guira</i>
Cuculidae	<i>Crotophaga ani</i>
Cuculidae	<i>Crotophaga major</i>

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
Cuculidae	<i>Dromococcyx phasianellus</i>
Cuculidae	<i>Piaya cayana</i>
Cuculidae	<i>Guira guira</i>
Strigidae	<i>Athene cunicularia</i>
Tytonidae	<i>Tyto alba</i>
Trochilidae	<i>Phaethornis eurynome</i>
Trochilidae	<i>Chlorostilbon lucidus</i>
Trochilidae	<i>Amazilia versicolor</i>
Trochilidae	<i>Stephanoxis lalandi</i>
Trochilidae	<i>Thalurania glaucopis</i>
Trochilidae	<i>Hylocharis chrysura</i>
Trogonidae	<i>Trogon rufus</i>
Trogonidae	<i>Trogon surrucura</i>
Alcedinidae	<i>Chloroceryle amazona</i>
Alcedinidae	<i>Megaceryle torquata</i>
Momotidae	<i>Baryphthengus ruficapillus</i>
Ramphastidae	<i>Pteroglossus castanotis</i>
Ramphastidae	<i>Ramphastos dicolorus</i>
Ramphastidae	<i>Ramphastos toco</i>
Ramphastidae	<i>Selenidera maculirostris</i>
Bucconidae	<i>Nystalus chacuru</i>
Picidae	<i>Melanerpes flavifrons</i>
Picidae	<i>Campephilus leucopogon</i>
Picidae	<i>Veniliornis spilogaster</i>
Picidae	<i>Dryocopus lineatus</i>
Picidae	<i>Colaptes campestris</i>
Picidae	<i>Colaptes melanochloros</i>
Picidae	<i>Picumnus temminckii</i>
Dendrocolaptidae	<i>Dendrocincla fuliginosa</i>

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
Dendrocolaptidae	<i>Dendrocolaptes platyrostris</i>
Dendrocolaptidae	<i>Xiphorhynchus fuscus</i>
Dendrocolaptidae	<i>Sittasomus griseicapillus</i>
Dendrocolaptidae	<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>
Furnariidae	<i>Synallaxis ruficapilla</i>
Furnariidae	<i>Synallaxis cinerascens</i>
Furnariidae	<i>Synallaxis spixi</i>
Furnariidae	<i>Leptasthenura setaria</i>
Furnariidae	<i>Furnarius rufus</i>
Furnariidae	<i>Philydor rufum</i>
Furnariidae	<i>Philydor atricapillus</i>
Furnariidae	<i>Philydor lichtensteini</i>
Furnariidae	<i>Automolus leucophthalmus</i>
Furnariidae	<i>Cranioleuca obsoleta</i>
Thamnophilidae	<i>Dryophila malura</i>
Thamnophilidae	<i>Herpsilochmus rufimarginatus</i>
Thamnophilidae	<i>Dryophila ferruginea</i>
Thamnophilidae	<i>Dryophila rubricollis</i>
Thamnophilidae	<i>Hypoedaleus guttatus</i>
Thamnophilidae	<i>Batara cinerea</i>
Thamnophilidae	<i>Pyriglena leucoptera</i>
Thamnophilidae	<i>Dysithamnus mentalis</i>
Thamnophilidae	<i>Mackenziaena severa</i>
Thamnophilidae	<i>Mackenziaena leachii</i>
Thamnophilidae	<i>Thamnophilus caerulescens</i>
Formicariidae	<i>Chamaeza campanisona</i>
Formicariidae	<i>Grallaria varia</i>
Conopophagidae	<i>Conopophaga lineata</i>
Rhinocryptidae	<i>Scytalopus speluncae</i>

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
Cotingidae	<i>Tityra inquisitor</i>
Cotingidae	<i>Tityra cayana</i>
Cotingidae	<i>Procnias nudicollis</i>
Cotingidae	<i>Pachyramphus castaneus</i>
Cotingidae	<i>Pachyramphus viridis</i>
Cotingidae	<i>Schiffornis virescens</i>
Cotingidae	<i>Pyroderus scutatus</i>
Pipridae	<i>Chiroxiphia caudata</i>
Pipridae	<i>Pipra fasciicauda</i>
Tyrannidae	<i>Platyrinchus mystaceus</i>
Tyrannidae	<i>Phylloscartes ventralis</i>
Tyrannidae	<i>Myiarchus swainsoni</i>
Tyrannidae	<i>Myiozetetes similis</i>
Tyrannidae	<i>Serpophaga subcristata</i>
Tyrannidae	<i>Capsiempis flaveola</i>
Tyrannidae	<i>Phylloscartes sylviolus</i>
Tyrannidae	<i>Hemitriccus diops</i>
Tyrannidae	<i>Myiornis auricularis</i>
Tyrannidae	<i>Myiopagis viridicata</i>
Tyrannidae	<i>Camptostoma obsoletum</i>
Tyrannidae	<i>Corythopsis delalandi</i>
Tyrannidae	<i>Colonia colonus</i>
Tyrannidae	<i>Leptopogon amaurocephalus</i>
Tyrannidae	<i>Empidonomus varius</i>
Tyrannidae	<i>Myiodynastes maculatus</i>
Tyrannidae	<i>Lathrotriccus euleri</i>
Tyrannidae	<i>Poecilotriccus plumbeiceps</i>
Tyrannidae	<i>Megarynchus pitangua</i>
Tyrannidae	<i>Tyrannus savana</i>

---

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
Tyrannidae	<i>Tyrannus melancholicus</i>
Tyrannidae	<i>Sirystes sibilator</i>
Tyrannidae	<i>Platyrinchus mystaceus</i>
Tyrannidae	<i>Machetornis rixosa</i>
Tyrannidae	<i>Pitangus sulphuratus</i>
Corvidae	<i>Cyanocorax chrysops</i>
Corvidae	<i>Cyanocorax cyanomelas</i>
Troglodytidae	<i>Troglodytes aedon</i>
Troglodytidae	<i>Campylorhynchus turdinus</i>
Apodidae	<i>Chaetura meridionalis</i>
Mimidae	<i>Mimus saturninus</i>
Turdidae	<i>Turdus subalaris</i>
Turdidae	<i>Turdus amaurochalinus</i>
Turdidae	<i>Turdus albicollis</i>
Turdidae	<i>Turdus rufiventris</i>
Turdidae	<i>Turdus leucomelas</i>
Vireonidae	<i>Cyclarhis gujanensis</i>
Vireonidae	<i>Hylophilus poicilotis</i>
Vireonidae	<i>Vireo olivaceus</i>
Parulidae	<i>Parula pitiayumi</i>
Parulidae	<i>Geothlypis aequinoctialis</i>
Parulidae	<i>Basileuterus leucoblepharus</i>
Parulidae	<i>Basileuterus culicivorus</i>
Thraupidae	<i>Hemithraupis guira</i>
Thraupidae	<i>Euphonia chlorotica</i>
Thraupidae	<i>Euphonia violacea</i>
Thraupidae	<i>Cissopis leverianus</i>
Thraupidae	<i>Tangara seledon</i>
Thraupidae	<i>Tersina viridis</i>

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
Thraupidae	<i>Tachyphonus coronatus</i>
Thraupidae	<i>Habia rubica</i>
Thraupidae	<i>Trichothraupis melanops</i>
Thraupidae	<i>Pyrrhocomma ruficeps</i>
Thraupidae	<i>Thraupis sayaca</i>
Emberizidae	<i>Haplospiza unicolor</i>
Emberizidae	<i>Oryzoborus angolensis</i>
Emberizidae	<i>Arremon flavirostris</i>
Emberizidae	<i>Amaurospiza moesta</i>
Emberizidae	<i>Sporophila caeruleascens</i>
Emberizidae	<i>Sporophila plumbea</i>
Emberizidae	<i>Embernagra platensis</i>
Emberizidae	<i>Poospiza lateralis</i>
Emberizidae	<i>Ammodramus humeralis</i>
Emberizidae	<i>Sicalis luteola</i>
Emberizidae	<i>Sicalis flaveola</i>
Emberizidae	<i>Sporophila frontalis</i>
Emberizidae	<i>Sporophila nigricollis</i>
Emberizidae	<i>Coryphospingus cucullatus</i>
Emberizidae	<i>Zonotrichia capensis</i>
Fringillidae	<i>Volatinia jacarina</i>
Fringillidae	<i>Carduelis magellanica</i>
Cardinalidae	<i>Cyanocompsa brissonii</i>
Cardinalidae	<i>Cyanoloxia glaucocaerulea</i>
Cardinalidae	<i>Saltator fuliginosus</i>
Cardinalidae	<i>Saltator similis</i>
Cardinalidae	<i>Saltator coeruleascens</i>
Icteridae	<i>Molothrus oryzivorus</i>
Icteridae	<i>Cacicus haemorrhous</i>

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
Icteridae	<i>Pseudoleistes guirahuro</i>
Icteridae	<i>Molothrus rufoaxillaris</i>
Icteridae	<i>Molothrus bonariensis</i>

**Anexo II.** Respuesta de las especies a la estructura vertical de la vegetación en los diferentes ambientes relevados (selva y ambientes modificados) en la selva Paranaense. Se indica el tipo de ambiente usado más frecuentemente por las especies y el valor de estratificación en el cual presentan su máxima abundancia (Max). \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ . Selva: solo se registraron en el bosque nativo.

<b>Especies</b>	<b>Ambiente</b>	<b>F</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>Max</b>
<i>Rhynchotus rufescens</i>	Estratificación baja	38.0**	0.92	0.17
<i>Crypturellus tataupa</i>	Selva			
<i>Crypturellus parvirostris</i>	Estratificación baja	6.1*	0.40	0.0
<i>Buteo magnirostris</i>	Estratificación alta	12.5**	0.86	1.02
<i>Vanellus chilensis</i>	Estratificación baja	143.4**	0.98	0.21
<i>Leptotila verreauxi</i>	Sin respuesta			
<i>Patagioenas cayennensis</i>	Estratificación alta	57.3**	0.88	1.19
<i>Pyrrhura frontalis</i>	Sin respuesta			
<i>Pionus maximiliani</i>	Estratificación alta	10.3**	0.75	1.19
<i>Aratinga leucophthalma</i>	Estratificación alta	1055.6**	0.99	1.19
<i>Guira guira</i>	Estratificación intermedia	9.8**	0.74	0.37
<i>Crotophaga ani</i>	Estratificación intermedia	4415.0**	0.99	0.42
<i>Athene cunicularia</i>	Estratificación baja	10.8**	0.76	0.19
<i>Trogon surrucura</i>	Estratificación alta	158.1**	0.95	1.19
<i>Ramphastos toco</i>	Selva			1.19
<i>Colaptes campestris</i>	Estratificación intermedia	11.3**	0.76	0.37
<i>Picumnus temminckii</i>	Estratificación alta	9.4**	0.54	1.19
<i>Synallaxis spixi</i>	Estratificación alta	12.7**	0.61	1.19
<i>Furnarius rufus</i>	Estratificación intermedia	206.2**	0.98	0.36
<i>Herpsilochmus rufimarginatus</i>	Selva			1.19
<i>Hypoedaleus guttatus</i>	Estratificación alta	4.4*	0.55	1.19
<i>Chamaeza campanisona</i>	Selva			1.19
<i>Pyriglena leucoptera</i>	Selva			1.19
<i>Dysithamnus mentalis</i>	Estratificación alta	22.7**	0.74	1.19

<b>Especies</b>	<b>Ambiente</b>	<b>F</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>Max</b>
<i>Mackenziaena severa</i>	Estratificación alta	178.3**	0.96	1.19
<i>Thamnophilus caeruleus</i>	Estratificación alta	75.5**	0.90	1.19
<i>Procnias nudicollis</i>	Selva			1.19
<i>Lathrotriccus euleri</i>	Estratificación alta	85.4**	0.91	1.19
<i>Megarynchus pitangua</i>	Sin respuesta			
<i>Tyrannus savana</i>	Estratificación baja	25.5**	0.88	0.36
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Sin respuesta			
<i>Cyanocorax chrysops</i>	Estratificación alta	390.6**	0.99	1.08
<i>Troglodytes aedon</i>	Sin respuesta			
<i>Mimus saturninus</i>	Estratificación intermedia	17.8**	0.83	0.38
<i>Turdus rufiventris</i>	Sin respuesta			
<i>Turdus leucomelas</i>	Estratificación alta	327.8**	0.98	0.96
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Estratificación alta	8.5*	0.71	1.06
<i>Vireo olivaceus</i>	Sin respuesta			
<i>Basileuterus leucoblepharus</i>	Estratificación alta	9.5*	0.73	1.19
<i>Basileuterus culicivorus</i>	Estratificación alta	63.8**	0.95	1.19
<i>Cissopis leverianus</i>	Estratificación alta	45.7**	0.85	1.19
<i>Thraupis sayaca</i>	Sin respuesta			
<i>Ammodramus humeralis</i>	Estratificación baja	>100**	0.99	0.19
<i>Saltator similis</i>	Sin respuesta			
<i>Zonotrichia capensis</i>	Estratificación baja	17.9**	0.84	0.00
<i>Cacicus haemorrhous</i>	Estratificación alta	22.9**	0.87	1.13

**Anexo II.** Respuesta de las especies a la pérdida de selva en la selva Paranaense. *Negativa*: disminuye su abundancia; *Positiva*: incrementa su abundancia; *Sin respuesta*: sin cambios en la abundancia. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ .

<b>Especie</b>	<b>F</b>	<b>p</b>	<b>Pendiente</b>	<b>Respuesta</b>
<i>Crypturellus obsoletus</i>	12.07	<0.01	0.032	Negativa
<i>Crypturellus tataupa</i>	0.01	0.94	0	Sin respuesta
<i>Crypturellus parvirostris</i>	4.67	0.04	-0.042	Positiva
<i>Ictinea plumbea</i>	0.41	0.53	0	Sin respuesta
<i>Buteo magnirostris</i>	0.68	0.42	0	Sin respuesta
<i>Vanellus chilensis</i>	1.44	0.24	0	Sin respuesta
<i>Leptotila rufaxilla</i>	4.09	0.05	0.018	Negativa
<i>Leptotila verreauxi</i>	4.82	0.04	0.067	Positiva
<i>Patagioenas picazuro</i>	4.10	0.05	0.019	Negativa
<i>Patagioenas cayennensis</i>	14.12	<0.01	0.070	Negativa
<i>Pionus maximiliani</i>	1.91	0.18	0	Sin respuesta
<i>Tapera naevia</i>	0.17	0.68	0	Sin respuesta
<i>Guira guira</i>	0.72	0.41	0	Sin respuesta
<i>Crotophaga ani</i>	0.02	0.88	0	Sin respuesta
<i>Phaethornis eurynome</i>	3.48	0.07	0	Sin respuesta
<i>Trogon surrucura</i>	14.14	<0.01	0.088	Negativa
<i>Picumnus temminckii</i>	14.23	<0.01	0.059	Negativa
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	6.05	0.02	0.034	Negativa
<i>Syndactyla rufosupercilliata</i>	6.00	0.02	0.032	Negativa
<i>Synallaxis ruficapilla</i>	3.70	0.06	0	Sin respuesta
<i>Synallaxis cinerascens</i>	1.84	0.19	0	Sin respuesta
<i>Furnarius rufus</i>	0.48	0.49	0	Sin respuesta
<i>Drymophila rubricollis</i>	2.76	0.11	0	Sin respuesta
<i>Platyrinchus mystaceus</i>	1.35	0.26	0	Sin respuesta
<i>Herpsilochmus rufimarginatus</i>	4.00	0.05	0.024	Negativa

<b>Especie</b>	<b>F</b>	<b>p</b>	<b>Pendiente</b>	<b>Respuesta</b>
<i>Drymophila ferruginea</i>	1.79	0.19	0	Sin respuesta
<i>Hypoedaleus guttatus</i>	2.88	0.10	0	Sin respuesta
<i>Chamaeza campanisona</i>	6.06	0.02	0.025	Negativa
<i>Pyriglena leucoptera</i>	2.52	0.12	0	Sin respuesta
<i>Dysithamnus mentalis</i>	3.95	0.05	0.040	Negativa
<i>Mackenziaena severa</i>	2.74	0.11	0	Sin respuesta
<i>Thamnophilus caerulescens</i>	7.91	<0.01	0.067	Negativa
<i>Tityra cayana</i>	0.02	0.89	0	Sin respuesta
<i>Hemitriccus diops</i>	0.23	0.63	0	Sin respuesta
<i>Colonia colonus</i>	7.37	0.01	0.022	Negativa
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	2.46	0.13	0	Sin respuesta
<i>Myiodynastes maculatus</i>	1.68	0.21	0	Sin respuesta
<i>Lathotriccus euleri</i>	1.58	0.22	0	Sin respuesta
<i>Todirostrum plumbeiceps</i>	7.28	0.01	0.077	Negativa
<i>Megarhynchus pitangua</i>	0.18	0.67	0	Sin respuesta
<i>Tyrannus savanna</i>	3.01	0.09	0	Sin respuesta
<i>Pitangus sulphuratus</i>	0.06	0.80	0	Sin respuesta
<i>Cyanocorax chrysops</i>	0.02	0.89	0	Sin respuesta
<i>Troglodytes aedon</i>	11.70	<0.01	-0.090	Positiva
<i>Mimus saturninus</i>	2.31	0.14	0	Sin respuesta
<i>Turdus albicollis</i>	1.77	0.19	0	Sin respuesta
<i>Turdus rufiventris</i>	1.32	0.26	0	Sin respuesta
<i>Turdus leucomelas</i>	5.01	0.03	-0.045	Positiva
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	0.00	0.96	0	Sin respuesta
<i>Vireo olivaceus</i>	3.22	0.08	0	Sin respuesta
<i>Parula pitiayumi</i>	3.06	0.09	0	Sin respuesta
<i>Basileuterus leucoblepharus</i>	9.08	<0.01	0.107	Negativa
<i>Basileuterus culicivorus</i>	7.20	0.01	0.063	Negativa
<i>Euphonia chlorotica</i>	5.65	0.02	0.027	Negativa

---

---

<b>Especie</b>	<b>F</b>	<b>p</b>	<b>Pendiente</b>	<b>Respuesta</b>
<i>Cissopis leveriana</i>	7.04	0.01	0.073	Negativa
<i>Tachyphonus coronatus</i>	4.25	0.05	0.033	Negativa
<i>Pyrrhocomia ruficeps</i>	1.53	0.23	0	Sin respuesta
<i>Thraupis sayaca</i>	1.28	0.26	0	Sin respuesta
<i>Passarina briisoni</i>	2.72	0.11	0	Sin respuesta
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	1.30	0.26	0	Sin respuesta
<i>Saltator similis</i>	1.58	0.22	0	Sin respuesta
<i>Zonotrichia capensis</i>	19.60	<0.01	-0.152	Positiva
<i>Cacicus haemorrhous</i>	0.04	0.85	0	Sin respuesta
<i>Molothrus bonaerensis</i>	0.13	0.71	0	Sin respuesta

## **REFERENCIAS**

- Aleixo, A. 1999. Effects of selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic forest. *The Condor* 101:537-548.
- Antongiovanni, M., y J. P. Metzger. 2004. Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 122:441-451.
- Atauri, J. A., y J. V. 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.
- Barbaro, L., J. P. Rossi, F. Vetillard, J. Nezan, y J. Hervé. 2007. The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: the role of landscape composition and structure. *Journal of Biogeography* 34:652-664.
- Barber, D. R., T. E. Martin, M. A. Melchior, R. E. Thill, y T. B. Wigley. 2001. Nesting success of birds in different silvicultural treatments in Southeastern U.S. pine forests. *Conservation Biology* 15:196-207.
- Bates, J. M. 2000. Allozymic genetic structure and natural habitat fragmentation: data from five species of amazonian forest birds. *The Condor* 102:770-783.
- Begon M., J. L. Harper, y C. R. Townsend. 1988. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. 2 edición. Blackwell Publishing
- Bélisle, M., A. Desrochers, y M. J. Fortin. 2001. Influence of forest cover on the movements of forest birds: a homing experiment. *Ecology* 82:1893-1904.
- Bennet, A. F., J. Q. Radford, y A. Haslem. 2006. Properties of land mosaics: implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation* 133:250-264.
- Benton, T. G., J. A. Vickery, y J. D. Wilson. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution* 18:182-188.
- Bibby C., M. Jones, y S. J. Marsden. 1998. *Expedition Field Techniques. Bird Surveys*. Expedition Advisory Centre, Londres.
- Blendinger, P. y G. A. Zurita. 2005. *Ecología y Conservación de Aves en Selvas de Argentina: Estado Actual del Conocimiento y Necesidades de Investigación*. Reunión Argentina de Ornitología. Buenos Aires.
- Brooks, T. M., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. Da Fonseca, A. B. Rylands, W. R. Konstant, P. Flick, J. Pilgrim, S. Oldfield, G. Magin, y C. Hilton-Taylor. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16:909-923.

- Brooks, T. M., J. Tobias, y A. Balmford. 1999. Deforestation and bird extinctions in the Atlantic forest. *Animal Conservation* 2:211-222.
- Cabanne, G. S., F. R. Santos Y. Miyaki. 2007a. Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 91:73-84.
- Cabanne, G. S., G. A. Zurita, S. G. Seipke, y M. I. Bellocq. 2007b. Range expansion, density and conservation of the Araucaria Tit-Spintail *Leptasthenura setaria* (Furnariidae) in Argentina: the role of the araucaria *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) plantations. *Bird Conservation International* 17:341-349.
- Cabrera A. L., y A. Willink. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Washington, DC.
- Campanello, P. I., M. G. Gatti, A. Ares, L. Montti, y G. Goldstein. 2007. Tree regeneration and microclimate in a liana and bamboo-dominated semideciduous Atlantic forest. *Forest Ecology and Management* 252:108-117.
- Canterbury, G. E., T. E. Martin, D. R. Petit, L. J. Petit, y D. F. Bradford. 2002. Bird communities and habitat as ecological indicators of forest condition in regional monitoring. *Conservation Biology* 14:544-558.
- Castellón, T. D., y K. E. Sieving. 2005. An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. *Conservation Biology* 20:135-145.
- Cockle, K. L., M. L. Leonard, y A. A. Bodrati. 2005. Presence and abundance of birds in an Atlantic forest reserve and adjacent plantation of shade-grown yerba mate, in Paraguay. *Biodiversity and Conservation* 14:3265-3288.
- Colwell R.K. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. [7.5]. 2005. <[purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)>.
- Cook, S. 1998. A diversity of approaches to the study of species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 13:340-341.
- da Silva, J. M. C., y M. Tabarelli. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404:72-74.
- Daily, G. C., P. R. Ehrlich, y A. Sánchez-Azofeifa. 2001. Countryside biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Applications* 11:1-13.
- Devictor, V., R. Julliard, y F. Jiguet. 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117:507-514.
- Di Bitetti M.S., Placci G. y Dietz L.A. Una visión de biodiversidad para la ecorregión del bosque Atlántico del Alto Paraná: diseño de un paisaje para la conservación y prioridades para las acciones de conservación. 2003. Washington, D.C., World Wildlife Fund.

- Diaz, M., R. Carbonell, T. Santos, y J. L. Telleria. 1998. Breeding bird communities in pine plantations of the Spanish plateau: biogeography, landscape and vegetation effects. *Journal of Applied Ecology* 35:562-574.
- Donald, P. F. 2004. Biodiversity impacts of some agricultural commodity production systems. *Conservation Biology* 18:17-37.
- Dormann, C. F., O. Schweiger, I. Augenstein, D. Bailey, R. Billeter, G. de Blust, R. DeFilippi, M. Frenzel, F. Herzog, S. Klotz, J. Liira, J. P. Maelfait, T. Schmidt, M. Speelmans, W. K. R. E. van Wingerden, y M. Zobel. 2007. Effects of landscape structure and land-use intensity on similarity of plant and animal communities. *Global Ecology & Biogeography* 16:774-787.
- dos Anjos, L. 2006. Bird species sensitivity in a fragmented landscape of the Atlantic forest in southern Brazil. *Biotropica* 38:229-234.
- Drapeau, P., A. Leduc, y R. McNeil. 1999. Refining the use of point counts at the scale of individual points in studies of bird-habitat relationships. *Journal of Avian Biology* 30:367-382.
- du Toit, J. T., B. H. Walker, y B. M. Campbell. 2004. Conserving tropical nature: current challenges for ecologists. *Trends in Ecology and Evolution* 19:12-17.
- Dunford, W., y K. Freemark. 2004. Matrix matters: effects of surrounding land uses on forest birds near Ottawa, Canada. *Landscape Ecology* 20:497-511.
- Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management* 61:603-610.
- Fahrig, L. 2002. Effects of habitat fragmentation on the extinction thresholds: synthesis. *Ecological Applications* 12:346-353.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487-515.
- Faria, D., R. R. Laps, J. Baumgarten, y M. Cetra. 2006. Bat and bird assemblages from forests and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic Forest of southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 15:587-612.
- Feeley, K. J., T. W. Gillespie, D. J. Lebbin, y H. S. Walter. 2007. Species characteristics associated with extinction vulnerability and nestedness rankings of birds in tropical forest fragments. *Animal Conservation* 10:493-501.
- Filloy, J., y M. I. Bellocq. 2007. Patterns of bird abundance along the agricultural gradient of the Pampean region. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 120:291-298.
- Fischer, J., y D. B. Lindenmayer. 2007a. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology & Biogeography* 16:265-280.

- Fischer, J., y D. B. Lindenmayer. 2007b. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology & Biogeography* 16:265-280.
- Fukami, T. 2001. On similarity among local communities in biodiversity experiments. *Oikos* 95:340-348.
- Galetti, M., y A. Aleixo. 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *Journal of Applied Ecology* 35:286-293.
- Galindo-Leal C., y I. G. Câmara. 2003. The Atlantic forest of South America: biodiversity status, threats and outlook. Island Press, Washington.
- Gascon, C., T. E. Lovejoy, R. O. Bierregaard Jr, J. R. Malcom, C. P. Stouffer, H. L. Vasconcelos, W. F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher, y S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Conservation Biology* 91:223-229.
- Gatti, M. G., P. I. Campanello, L. Montti, y G. Goldstein. 2008. Frost resistance in the tropical palm *Euterpe edulis* and its pattern of distribution in the Atlantic Forest of Argentina. *Forest Ecology and Management*. En prensa
- Gillespie, T. W. 2000. Rarity and conservation of forest birds in the tropical dry forest region of Central America. *Biological Conservation* 96:161-168.
- Giraudó, A. R., S. D. Matteucci, J. Alonso, J. Herrera, y R. R. Ambramson. 2008. Comparing bird assemblages in large and small fragments of the Atlantic forest hotspots. *Biodiversity and Conservation* 17:1251-1265.
- Gobierno de la Provincia de Misiones. Plan maestro forestal. 2003. [http://www.misiones.gov.ar/ecologia/\\_private/eco1.htm](http://www.misiones.gov.ar/ecologia/_private/eco1.htm)
- González-Megías A., Gómez J.M. y Sánchez-Piñero F. 2007. Diversity-habitat heterogeneity relationship at different spatial and temporal scales. *Ecography* 30, 31-41.
- Gotelli, N. J., y R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters* 4:379-391.
- Greenberg, R., P. Bichier, A. C. Angon, y R. Reitsma. 1997. Bird population in shade and sun coffee plantations in central Guatemala. *Conservation Biology* 11:448-459.
- Groom M. J., K. G. Meffe, y R. C. Carroll. 2006. Principles of conservation biology., III edition. Sinauer Associates, Inc, Massachusetts.
- Gustafson, E. J. 1998. Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems* 1:143-156.
- Gutzwiller K. J. 2002. Applying landscape ecology in biological conservation. Springer-Verlag, New York.

- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* 12:321-334.
- Harper, K. A., S. E. Macdonald, P. J. Burton, J. Chen, C. S. Brosnokske, D. Euskirchen, D. Roberts, M. S. Jaiteh, y P. Esseen. 2005. Edge influences on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19:768-782.
- Harvey, C. A., y W. A. Haber. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry Systems* 44:37-68.
- Haselmayer, J., y J. S. Quinn. 2000. A comparison of point counts and sound recording as bird survey in Amazonian southeast Perú. *The Condor* 102:887-893.
- Heikkinen, R. K., M. Luoto, R. Virkkala, y K. Rainio. 2004. Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic. *Journal of Applied Ecology* 41:824-835.
- Hill, J. K., y K. C. Hamer. 2004. Determining impacts of habitat modifications on diversity of tropical forest fauna: the importance of spatial scale. *Journal of Applied Ecology* 41:744-754.
- Hughes, J. B., G. C. Daily, y P. R. Ehrlich. 2002. Conservation of tropical forest birds in countryside habitats. *Ecology letters* 5:121-129.
- INDEC. Censo Nacional Agropecuario. 2002. Argentina.
- IUCN. 2007. Red list of threatened list of species. IUCN Species Survival Commission.
- Julliard, R., F. Jiguet, y D. Couvet. 2003. Common bird facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology* 10:148-154.
- Koleff, P., K. J. Gaston, y J. J. Lennon. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *The Journal of Animal Ecology* 72:367-382.
- Lawton, J. H., D. E. Bignell, B. Bolton, G. F. Bloemers, P. Eggleton, P. M. Hammond, M. Hodda, R. D. Holt, D. S. Srivastava, y A. D. Watt. 1998. Biodiversity inventories indicator taxa and effects of habitat modification on tropical forest. *Nature* 391:72-76.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, y D. Tilman. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology letters* 7:601-613.
- Levin, S. A. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* 73:1943-1967.
- Lindenmayer, D. B., y R. Hobbs. 2004. Fauna conservation in Australian plantation forests – a review. *Biological Conservation* 119:151-168.

- Lindenmayer, D. B., S. McIntyre, y J. Fischer. 2003. Birds in eucalypt and pine forests: landscape alteration and its implications for research models of faunal habitat use. *Biological Conservation* 110:45-53.
- MacArthur, R. H., y R. Levins. 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 51:1207-1210.
- MacArthur, R. H., y J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42:594-598.
- MacArthur, R. H., y E. O. Wilson. 1963. The equilibrium theory of island biogeography. *Evolution* 17:373-387.
- Magurran A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford.
- Maldonado-Coelho, M., y M. A. Marini. 2005. Mixed-species bird flocks from Brazilian Atlantic forest: the effects of forest fragmentation and seasonality on their size, richness and stability. *Biological Conservation* 116:19-26.
- Marsden, S. J., M. Whiffin, y M. Galetti. 2001. Bird diversity and abundance in forest fragments and Eucalyptus plantations around an Atlantic forest reserve, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 10:737-751.
- McGarigal K., Cushman S.A., Neel M.C. y Ene E. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for categorical maps. [3.3]. 2002. Amherst, University of Massachusetts.
- McIntyre, S., y R. Hobbs. 2006. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research model. *Conservation Biology* 13:1282-1292.
- McKinney, M. L., y J. L. Lockwood. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 14:450-453.
- Ministerio de Agricultura y Ganadería. 2004. [www.sagpya.mecon.gov.ar](http://www.sagpya.mecon.gov.ar) .
- Myers, M., R. A. Mittermeir, C. G. Mittermeier, G. A. B. Da Fonseca, y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Narosky T., y D. Yzurieta. 1989. Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay. *Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Argentina*.
- Navas, J. R., T. Narosky, N. A. Bó, y J. C. Chébez. 1995. Lista patrón de los nombres comunes de las aves argentinas. *Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Argentina*.
- Oliveira-Filho, A. T., y L. A. M. Fontes. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil and the Influence of climate. *Biotropica* 32:793-810.

- Petit, L. J., y D. R. Petit. 2003. Evaluating the importance of human-modified lands for neotropical bird conservation. *Conservation Biology* 17:687-694.
- Petit, L. J., D. R. Petit, D. G. Christian, y H. D. W. Powell. 1999. Bird communities of natural and modified habitats in Panama. *Ecography* 22:292-304.
- Radford, J. Q., A. F. Bennet, y J. G. Cheers. 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation* 124:317-337.
- Rahbek, C., y G. R. Graves. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:4534-4539
- Rangel, T. F. L. V. B., J. A. F. Diniz-Filho, y L. M. Bini. 2006. Towards an integrated computation toll for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology & Biogeography* 15:321-327.
- Renjifo, L. M. 2001. Effect of natural and anthropogenic landscapes matrices on the abundance of subandean bird species. *Ecological Applications* 11:14-31.
- Ribon, R., J. E. Simon, y G. T. De Mattos. 2003. Bird extinctions in Atlantic forest fragments of the Viçosa region, southeastern Brazil. *Conservation Biology* 17:1827-1839.
- Rice, R. A., y R. Greenberg. 2000. Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio* 29:167-173.
- Ricketts, T. H. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist* 158:87-99.
- Ridgely R. S., T. F. Allnutt, T. Brooks, D. K. McNicol, D. W. Mehlman, B. E. Youung, y J. R. Zook. 2003. Digital distribution maps of the birds of the western hemisphere, version 1.0. Arlington, Virginia, USA.
- Roback, P. J., y R. A. Askins. 2005. Judicious use of multiple hypothesis test. *Conservation Biology* 19:261-267.
- Rooney, T. P., J. D. Olden, M. K. Leach, y D. A. Rogers. 2006. Biotic homogenization and conservation priorities. *Biological Conservation* 127:282-291
- Saab, V. A. 1992. Impact of pastures development on winter bird communities in Beliza, central America. *The Condor* 94:66-71.
- Schmitz, O. J., P. A. Hamback, y A. P. Beckerman. 2000. Trophic Cascades in Terrestrial Systems: A Review of the Effects of Carnivore Removals on Plants. *The American Naturalist* 155:141-153.
- Shankar Raman, T. R. 2006. Effects of habitat structure and adjacent habitats on bird in tropical rainforest fragments and shaded plantations in the Western Ghats, India. *Biodiversity and Conservation* 15:1577-1607.

- Sodhi, N. S., L. P. Koh, D. M. Prawiradilaga, I. T. Darjono, D. D. Putra, y T. H. Ting Tan. 2005. Land use and conservation value for forest birds in Central Sulawesi (Indonesia). *Biological Conservation* 122:547-558.
- Soininen, J., R. McDonald, y H. Helmut. 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30:3-12.
- Steinitz, O., J. Heller, A. Tsoar, D. Rotem, y R. Kadmon. 2005. Predicting regional patterns of similarity in species composition for conservation planning. *Conservation Biology* 19:1978-1988.
- Stotz D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III, y D. A. Moskovits. 1996. *Neotropical Birds: Ecology and Conservation*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Tejeda-Cruz, C., y J. W. Sutherland. 2004. Bird responses to shade coffee production. *Animal Conservation* 7:169-179.
- Templeton, A. R., R. J. Robertson, J. Brisson, y J. Strasburg. 2001. Disrupting evolutionary processes: the effect of habitat fragmentation on collared lizards in the Missouri Ozarks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:5426.
- Tubelis, D. P., D. B. Lindenmayer, y A. Cowling. 2004. Novel patch-matrix interactions: patch width influences matrix use by birds. *Oikos* 107:634-644.
- Turner, M. G. 2006. Landscape ecology in North America: past, present, and future. *Ecology* 86:1967-1974.
- Turner M. G., R. H. Gardner, y R. V. O'Neill. 2001a. *Landscape Ecology in Theory and Practice: pattern and process*. Springer.
- Turner M. G., R. H. Gardner, y R. V. O'Neill. 2001b. *Landscape ecology ni theory and practice: pattern and process*. New York.
- Vandermeer, J., y R. Carvajal. 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *The American Naturalist* 158:211-220.
- Villard, M. A. 2002. Habitat fragmentation: major conservation issue of intellectual attractor? *Ecological Applications* 12:319-320.
- Watson, D. M. 2003. Long-term consequences of habitat fragmentation—highland birds in Oaxaca, Mexico. *Biological Conservation* 111:283-303.
- Wiegand, T., K. A. Moloney, J. Naves, y F. Knauer. 1999. Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: a spatially explicit perspective. *The American Naturalist* 154:605-627.
- Wiegand, T., E. Revilla, y K. A. Moloney. 2005. Effects of habitat loss and fragmentation on population dynamics. *Conservation Biology* 19:108-121.
- Wiens, J. A. 1976. Population responses to patchy environments. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 7:81-120.

- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3:385-397.
- Zurita, G. A., N. Rey, D. M. Varela, M. Villagra, y M. I. Bellocq. 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.