



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA, GENÉTICA Y EVOLUCIÓN

Análisis de la estructura del ensamble de aves de los montes de tala (*Celtis ehrenbergiana*) del este de la provincia de Buenos Aires

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Lic. Mariela V. Lacoretz

Director de tesis: Gustavo J. Fernández

Consejero de Estudios: Juan Carlos Reboreda

Lugar de trabajo: Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. IEGEBA

Buenos Aires, 5 de junio de 2018

Análisis de la estructura del ensamble de aves de los montes de tala (*Celtis ehrenbergiana*) del este de la provincia de Buenos Aires

Resumen

Uno de los principales objetivos de la ecología de comunidades de aves es identificar patrones de ensamblado de especies y estudiar aquellos procesos que los producen. El objetivo general de este trabajo es evaluar los factores que pueden estar involucrados en la estructuración del ensamble de aves de bosque de tala (*Celtis ehrenbergiana*) del sur de la Bahía de Samborombón (SBS). Los objetivos particulares son: (1) Describir el ensamble de aves de bosque y las características de la vegetación; (2) Evaluar si existe una relación entre el ensamble de aves de bosque y las características de la vegetación a diferentes escalas espaciales; y (3) Proponer de dónde provienen las aves de bosque de esta zona, con qué otros ensambles de aves están relacionados y qué procesos podrían dar cuenta de la estructura metacomunitaria de las aves de bosque del centro y norte de Argentina. Se determinó la composición de especies de aves y estructura de la vegetación en 145 puntos ubicados en bosques de tala correspondientes a tres subregiones del SBS y en 32 puntos de forestaciones exóticas. No se encontraron diferencias en la riqueza del ensamble de aves entre las subregiones aunque sí en su composición. A escalas más pequeñas, la riqueza, la abundancia y la composición de aves estuvieron asociadas a la superficie de bosque de tala y a las características de la estructura de la vegetación. Las forestaciones de exóticas tuvieron un ensamble de aves diferente al de los talaes, con una reducción de más del 50 % de la riqueza de aves. Finalmente, a partir de la lista de especies de aves obtenida en el SBS y 22 listas de aves de bosque del norte y centro de Argentina se determinó que el ensamble de aves del SBS constituye un subconjunto anidado de los ensambles de aves del Chaco, y que la variabilidad entre los ensambles podría ser explicada por la combinación de los procesos de dispersión y filtrado ambiental. Entender el proceso de formación y permanencia de los ensambles de aves requiere de un enfoque a múltiples escalas temporales y espaciales, desde tiempos ecológicos a históricos, de la escala local a la biogeográfica. En este estudio se destaca la influencia que poseen las características de la vegetación a distintas escalas espaciales sobre la estructura de los ensambles de aves de talar. Finalmente, se concluye que si desaparecen estos bosques nativos habría grandes pérdidas de biodiversidad de aves de bosque en sur de la Bahía de Samborombón.

Palabras clave: talaes, ecología de comunidades y metacomunidades, estructura de la vegetación, forestaciones, biogeografía.

Analysis of the bird assemblage structure of tala (*Celtis ehrenbergiana*) woodlands of the east of the Buenos Aires province

Abstract

One main goal in bird community ecology is to identify species assemblage patterns and the underlying processes. The general objective of this work is to evaluate the factors that determine the bird assemblage structure of the tala (*Celtis ehrenbergiana*) woodlands in the south of the Bahía de Samborombón (SBS). Specifically, the objectives are: (1) to describe the bird assemblage and vegetation characteristics; (2) to evaluate if there is a relationship between the forest bird assemblage and the vegetation characteristics at different spatial scales; and 3) to propose where the forest birds of this area come from, with what other assemblages of birds are related and what processes could account for the metacommunity structure of forest birds in central and northern Argentina. Bird species composition and vegetation structure were determined at 145 points in tala woodlands located in three SBS subregions, and in 32 points of exotic tree plantations. No differences were found in the bird richness between subregions, although differences in composition were found. At smaller scales, bird species richness, abundance and composition of bird assemblage were associated with woodland cover and with vegetation structure characteristics. Exotic tree plantations had a different bird assemblage than that of the talaes, with a reduction of more than 50% of the birds' richness. Finally, using bird species list obtained in SBS and 22 other published forest birds lists of the north and center Argentina, it was determined that the assemblage of birds of SBS constitutes a nested subset of the bird assemblages of the Chaco, and that the variability between assemblages could be explained by the combination of dispersion and environmental filtering processes. Understanding formation process and permanence of bird assemblages requires a multiple temporal and spatial scale approach, from ecological to historical times, from local to biogeographic spatial scales. In this study, the influence of vegetation characteristics at different spatial scales on the structure of the assemblages of birds is highlighted. Finally, it is concluded that if these native forests disappear there would be great losses of forest bird biodiversity in the south of Samborombón Bay.

Keywords: tala woodlands, metacommunity and community ecology, vegetation structure, exotic tree plantations, biogeography.

Agradecimientos

A la Universidad de Buenos Aires, al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y a The Rufford Foundation por financiar este proyecto.

Al Dr. Gustavo Fernández por haberme dado la oportunidad de realizar mi tesis de doctorado en su laboratorio y dirigirme en ella.

A Mario Beade, por abrirme tantas “tranqueras” y enseñarme, literalmente, cómo hacerlo. A todo el cuerpo de trabajadores del Parque Nacional Campos del Tuyú, por guiarme, alojarme y ayudarme en este largo camino.

A Daniel, Marita y Alicia, por su energía que se contagia, por abrirme las puertas del CERC. A la Municipalidad de La Costa, por permitirme utilizar las instalaciones del Vivero Municipal Cosme Argerich para alojarme durante las campañas de muestreo.

A los administradores y dueños de tantas estancias! Entre ellas El Divisadero, Los Naranjos, La Isolina y Los Ñandúes. En especial a Daniel, Susana, Titín y Raúl que siempre estuvieron dispuestos a rescatarme del barro, tomar unos mates y ayudarme a concretar mi trabajo.

A todos los voluntarios de campo! Sin ellos este trabajo no hubiese sido posible, en especial a Cecilia Zilli y Priscila D. Pintos por cargarse al hombro este proyecto con la misma intensidad que yo. También a Paula Ziella, Elisa Schneider, Tamara Acosta y Natalia Serfilippo, amigas y luego compañeras de campo.

A mis compañeras de laboratorio, por todo lo compartido, campañas, mates y compañía.

Al Dr. Víctor Cueto por leer la versión preliminar de esta tesis y aportarme valiosos comentarios.

A la Dra. Carmen Rolandi, al Dr. Alan Bush, a la Dra. Vanesa Fernández y a la Lic. Daniela Depalma por su contención y asesoría estadística.

A mis amigas, muchas de ellas ahora a la distancia pero siempre en el corazón.

A mis hermanites, Luisina y Pablo y mis padres, todos ellos! Norberto, Julia y Héctor, por confiar en mí y estar siempre dispuestos a ayudarme en lo que necesite.

A Kiwa, por bancarme en todas, por ser el mejor compañero que pudiera desear, por estar ahí siempre. Por no dejarme olvidar todo lo que crecí en el transcurso de este doctorado.

Índice

Capítulo I - Introducción General.....	6
Objetivos y organización de la tesis	8
Capítulo II - Sitio de Estudio	10
Talares bonaerenses	11
Talares bonaerenses del sur de la Bahía de Samborombón	16
Capítulo III - Caracterización del ensamble de aves y plantas leñosas de los talares del sur de la Bahía de Samborombón.....	21
Introducción	22
Métodos	23
Resultados	28
Discusión	42
Capítulo IV - Estructura del ensamble de aves de los bosques de tala del este de la provincia de Buenos Aires y su relación con la composición y configuración de la vegetación	46
Introducción	47
Métodos	49
Resultados	52
Discusión	65

Capítulo V - Comparación de la estructura del ensamble de aves en forestaciones exóticas y bosques nativos: implicancias en la preservación de las aves de talar en el sur de la Bahía de Samborombón	70
Introducción	71
Métodos	73
Resultados	76
Discusión	88
Capítulo VI - El ensamble de aves del talar y su relación biogeográfica con la metacomunidad de aves de bosque del norte y centro de Argentina.....	93
Introducción	94
Métodos	97
Resultados	103
Discusión	112
Capítulo VII - Discusión General	122
Bibliografía	125

Capítulo I

Introducción General

“When we observe the environment, we necessarily do so on only a limited range of scales; therefore, our perception of events provides us with only a low-dimensional slice through a high-dimensional cake”

Levin 1992

Uno de los principales objetivos de la ecología de comunidades es identificar patrones de diversidad, abundancia y composición de especies y estudiar aquellos procesos que los producen (Fukami 2010, Vellend 2010, Morin 2011, Götzenberger et al. 2012). Procesos distintos, operando en una o más escalas espaciales y temporales, pueden determinar la riqueza y composición de especies de una comunidad (Ricklefs 1987, Böhning-Gaese 1997, Lopez de Casenave et al. 2007, Morin 2011). En esta tesis se utilizan los términos “ensamble” (Fauth et al. 1996) y “comunidad” como sinónimos, refiriéndose ambos a un grupo de organismos de diferentes especies taxonómicamente emparentados que viven en un determinado tiempo y espacio.

A escalas pequeñas, la selección de hábitat puede funcionar como el filtro entre la comunidad que está desarrollándose y el acervo de especies que potencialmente pueden ser miembros de esa comunidad (Morin 2011). En particular en el caso de las aves, se sabe que existe una estrecha relación entre la selección del lugar donde residir hecha por las mismas y la composición y estructura de la vegetación (Rotenberry y Wiens 1980, Cody 1985, Wiens 1989a, Díaz 2006, Caprio et al. 2009). Estas características de la vegetación pueden determinar la distribución y abundancia de alimento, la presencia de refugios frente a predadores y la disponibilidad de sitios para nidificar (Cody 1985). Sin embargo, estas relaciones variarían según la escala evaluada (Rotenberry 1985, Wiens et al. 1987, Levin 1992, Cueto 2006).

Esta manera de estudiar a las comunidades centrándose en lo que ocurre en la comunidad local y en los procesos locales, ha sido la manera clásica de abordar la ecología de comunidades (Lawton 1999, Sutherland et al. 2013). En esta perspectiva, se jerarquiza la importancia de procesos determinísticos como la selección, considerada en sentido amplio, refiriéndose tanto a las interacciones entre las especies y el ambiente, como a las de las especies entre sí (Vellend 2010). También se ha referido a esto como el “eclipse de la historia” porque las explicaciones históricas y regionales fueron dejadas de lado (Ricklefs 2005 y citas allí).

Más recientemente, también se ha propuesto estudiar a las comunidades teniendo en cuenta su contexto histórico y biogeográfico, ya que procesos que ocurren a estas escalas más grandes, pueden jugar un papel importante en la definición de la estructura y ensamblado de las comunidades locales a partir de determinar el conjunto de especies (acervo) que pueden llegar a una región particular (Ricklefs y Schluter 1993, Caley y Schluter 1997, Robinson et al. 2000, Fukami 2010, Wiens 2011). Sumado a esta propuesta de cambio de escala, se agrega que no solo importarían los procesos de selección, sino también procesos estocásticos como la

dispersión (Hubbell 2001). El concepto de procesos que interactúan entre sí ocurriendo a distintas escalas y afectando a la composición y diversidad de comunidades locales constituye el eje central de la ecología de metacomunidades (Logue et al. 2011). Una metacomunidad se define como un conjunto de comunidades vinculadas o no por dispersión (Leibold y Mikkelsen 2002) y su estudio ha permitido integrar escalas espaciales propiciando el acercamiento entre la ecología y la biogeografía (Heino et al. 2017) e incluir procesos estocásticos (Vellend 2010).

Los estudios en ecología de comunidades y de metacomunidades son particularmente importantes si el sistema se encuentra amenazado, porque si se conocen los procesos determinantes de la composición y estructura de la comunidad, se pueden tomar medidas apropiadas de manejo (Montalvo et al. 1997, Palmer et al. 1997, Morin 2011). Los talaes bonaerenses (bosques dominados por *Celtis ehrenbergiana*) han sido sometidos a un proceso continuo de degradación, siendo deforestados para comercializar la madera como leña, abrir áreas de pastoreo, extraer conchilla o implantar bosques exóticos (Arturi y Goya 2004, Mérida y Athor 2006). Estos bosques pertenecen a la región pampeana y corresponden a una formación boscosa xeromórfica espinosa, siendo la principal comunidad boscosa nativa de la provincia de Buenos Aires (Parodi 1940, Goya et al. 1992, Stupino et al. 2004). Los mismos poseen además de una gran biodiversidad, un elevado valor cultural relacionado con los primeros asentamientos de colonos en Buenos Aires, y sin embargo, no se encuentran presentes en el imaginario colectivo (Mérida y Athor 2006). Las consecuencias de su manejo irracional han sido la desaparición de grandes superficies de bosque siendo actualmente escasa la superficie de este hábitat no intervenida (Stupino et al. 2004). Si bien estos bosques se encuentran bajo amenaza, el ensamble de aves de bosque y las características de la vegetación no han sido estudiados en el sur de la Bahía de Samborombón.

Objetivos y organización de la tesis

El objetivo general de este trabajo es evaluar los factores que pueden estar involucrados en la estructuración del ensamble de aves de bosque de los talaes del sur de la Bahía de Samborombón. Los objetivos particulares son: (1) Describir el ensamble de aves de bosque y las características de la vegetación; (2) Evaluar si existe una relación entre el ensamble de aves de bosque y las características de la vegetación a diferentes escalas espaciales; (3) Proponer de dónde provienen las aves de bosque de esta zona, con qué otros ensambles de aves están relacionados y qué procesos podrían dar cuenta de la estructura metacomunitaria de las aves de bosque del centro y norte de Argentina.

En primer lugar, se hará una descripción de los bosques de tala de la provincia de Buenos Aires, puntualizando en la zona del sur de la Bahía de Samborombón (Capítulo II). Luego, se describirá la estructura y composición de la vegetación leñosa y se caracterizará al ensamble de aves de los talares de la región del sur de la Bahía de Samborombón (Capítulo III). Asimismo, se evaluará la relación entre la abundancia, riqueza y composición del ensamble de aves de los talares y las características de la vegetación a escala local y de paisaje (Capítulo IV) y entre tipos de bosque distintos (i.e., talar vs forestaciones de árboles exóticos; Capítulo V). Se intentará además, determinar si las forestaciones de árboles exóticos pueden servir para preservar la estructura del ensamble de aves de bosque en el sur de la Bahía de Samborombón (Capítulo V). Finalmente, se determinará el acervo biogeográfico de las especies de aves correspondiente a los talares, mediante la propuesta de hipótesis acerca de las afinidades biogeográfica entre comunidades de aves de bosque del norte-centro de Argentina. Asimismo, se establecerá el patrón metacomunitario y se intentará determinar la asociación del patrón con distintos procesos determinísticos y/o estocásticos capaces de moldear la estructura y variabilidad de las comunidades (Capítulo VI). Este estudio abarca distintas escalas espaciales (Fig. 1.1.), no sólo describiendo los patrones de diversidad de especies de aves, sino también teniendo como objetivo dar cuenta de los mecanismos subyacentes a estos patrones.

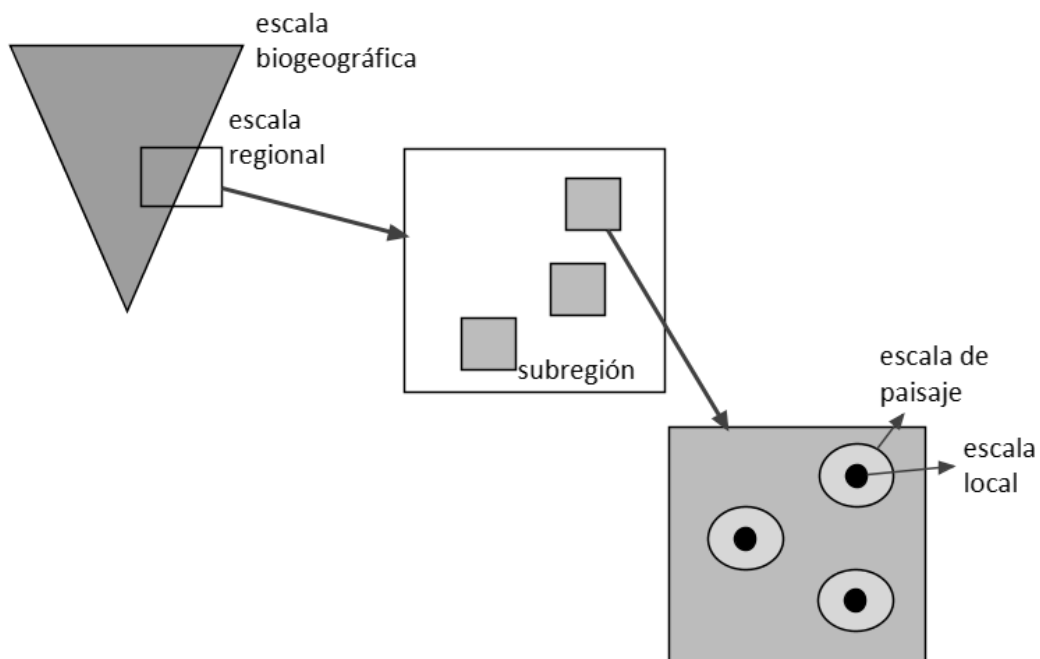


Fig. 1.1. Esquema de las escalas consideradas en este estudio. El triángulo representa la Argentina, el rectángulo negro sobre éste delimita el sur de la Bahía de Samborombón.

Capítulo II

Sitio de Estudio

“Pero para entender mejor por qué los talas nos piden una oportunidad y qué cosas nos dicen, qué mejor que convertirse en uno de ellos y recitar....”

Chebez 2006

Talares bonaerenses

Los bosques de tala o talares bonaerenses son bosques dominados por *Celtis ehrenbergiana* que constituyen la principal comunidad boscosa nativa de la provincia de Buenos Aires (Goya et al. 1992). Sin embargo, su estado de conservación es crítico, dado que han sufrido una fuerte reducción en su distribución que lo está conduciendo a su desaparición (Goya et al. 1992, Arturi y Goya 2004).

Distribución actual e histórica

Los talares están presentes sólo en una franja estrecha a lo largo de la costa de la provincia de Buenos Aires (Parodi 1940, Torres Robles 2009). Se extienden desde San Nicolás, en la barranca paranaense, bordeando la ribera platense y la costa atlántica hasta la laguna de Mar Chiquita (Parodi 1940). Dentro de la ecorregión Pampa, se ubican en dos complejos distintos, la Pampa Ondulada y la Pampa Deprimida (Matteucci 2012). En la Fig. 2.1. se muestran la ubicación de los talares y las diferentes ecorregiones de la provincia de Buenos Aires.

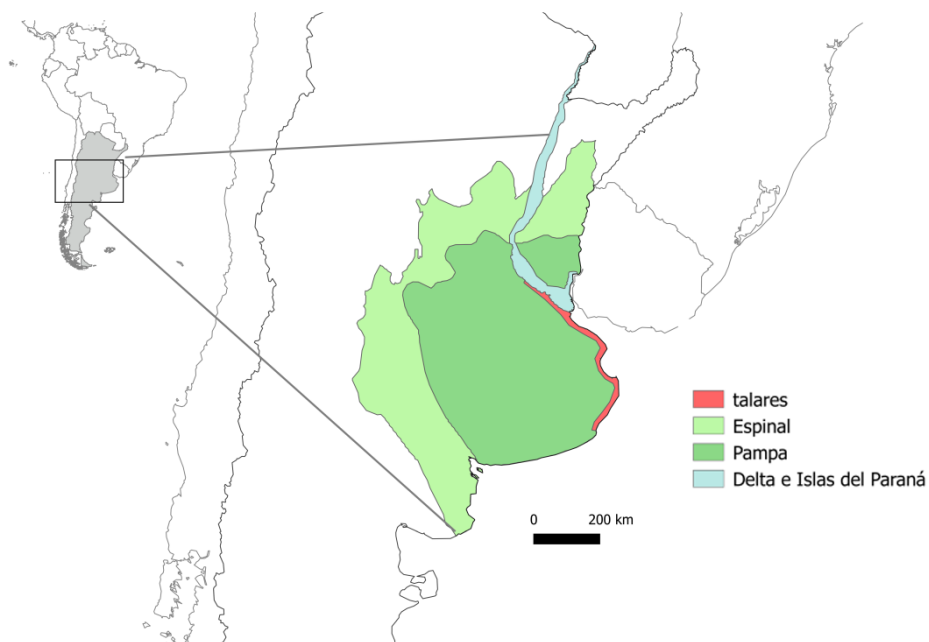


Fig. 2.1. Distribución de las ecorregiones del Espinal, Pampa y Delta e Islas del río Paraná. Los talares están presentes sólo en la provincia de Buenos Aires. Mapa adaptado de Burkart (1999).

De acuerdo con datos de 1940 (Parodi 1940), los talares se distribuían ampliamente sobre la costa de Buenos Aires (Fig. 2.2.). Sin embargo, teniendo en cuenta la evidencia histórica, su distribución debió ser aún más extensa antes de 1940, considerando que los talares fueron usados como fuente de energía y madera por los primeros asentamientos de la provincia desde finales del siglo XIX (Parodi 1940, Arturi y Goya 2004, Torres Robles 2009).



Fig. 2.2. Distribución histórica y esquemática de los talares bonaerenses. Los puntos indican áreas con presencia de talares. Mapa adaptado de Parodi (1940).

Desde el siglo XVI se han desarrollado en las riberas de los grandes ríos de la cuenca del Plata las zonas más pobladas del país, ligadas a los puertos de exportación de materias primas y comercio exterior. A partir de mediados del siglo XX, también aumentaron las zonas urbanas en la costa marítima de Buenos Aires debido al incremento del turismo (Dadon y Matteucci 2006). Buenos Aires es la provincia más poblada de Argentina (INDEC 2010), residiendo en su franja costera la mayor parte de la población (Dadon y Matteucci 2006) y encontrándose allí la mayoría de sus áreas urbanas como puede observarse en las imágenes nocturnas de la región (Fig. 2.3.). Donde las ciudades crecieron, los talares desaparecieron casi completamente, sobre todo en la zona norte de la provincia de Buenos Aires (Goya et al. 1992). Su progresiva degradación desde el asentamiento de los primeros colonos, se debió a que los talares han sido deforestados para extraer leña o conchilla, abrir áreas de pastoreo o

implantar bosques exóticos (Arturi y Goya 2004, Mérida y Athor 2006). La consecuencia de esto ha sido la desaparición de grandes superficies de bosque, la fragmentación y disminución del tamaño de los parches siendo escasa actualmente la superficie de bosques no intervenidos y mucho menos extensa que la distribución original (Stupino et al. 2004; Fig. 2.4.). Si se compara, por ejemplo, la superficie cubierta por talares entre 1960 y 2007 en la Pampa Ondulada, los mismos han sido reducidos en un 55% (Matteucci 2012). Sin embargo, no es posible calcular exactamente cuánto se redujeron con respecto a su superficie original.

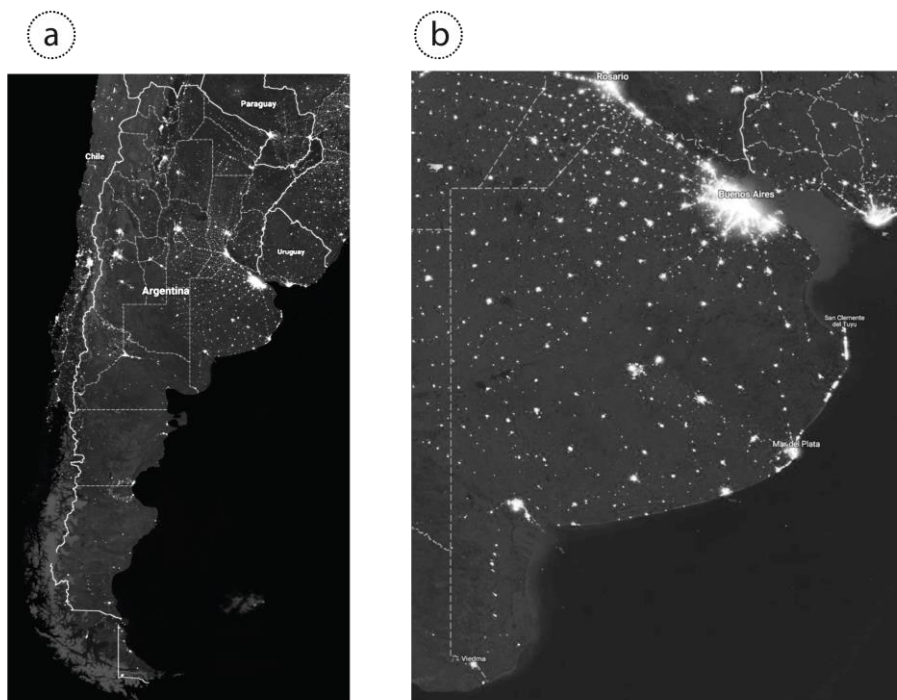


Fig. 2.3. Luces nocturnas de Argentina (a) y de la Provincia de Buenos Aires (b). Las luces indican zonas con mayor urbanización, el área más poblada de la Argentina es la costa de Buenos Aires (NASA's Earth Observatory 2012).



Fig. 2.4. Distribución actual de los talares de la provincia de Buenos Aires según OPDS (Organismo Provincial para el Desarrollo Sostenible). Los sectores negros corresponden a las áreas de protección máxima propuestas, los sectores grises oscuro a las áreas propuestas de protección intermedia (según la Ley Provincial 14888 de 2017). Fuente: <http://sig.gobierno.gba.gov.ar/sig/ideba/>; <http://www.opds.gba.gov.ar/BNSite/index.php/paginas/ver/mapa>.

En un intento por proteger los bosques de tala relictuales, la Provincia de Buenos Aires elaboró su Ley provincial de bosques (Ley Provincial 14888; 2017), en el cumplimiento de la Ley Nacional 26.331. Este proceso implicó la categorización de los bosques nativos presentes en la provincia, la identificación de áreas prioritarias para la conservación y la elaboración de estrategias de manejo y conservación de este ambiente.

Fitogeografía

Existen tres posturas acerca de la ubicación fitogeográfica de los talares bonaerenses. Por un lado, Parodi (1940) y Burkart (1947, 1957) los ubican en el Parque Mesopotámico, aunque el primero observe en su trabajo que existen también especies características del Monte y Parque Chaqueño. Por otro lado, Cabrera (1949) junto a Frenguelli (1941), Arturi y Goya (2004) y Torres Robles (2009) coinciden en asociar a los talares con el Espinal, que a su

vez ha sido considerado como un “Chaco empobrecido” por compartir muchas especies con el Chaco (Cabrera 1953, 1971, Lewis et al. 2004). Sin embargo, en publicaciones posteriores a su trabajo de 1951, Cabrera los clasifica dentro de distintos Distritos e incluso Provincias (Dominio > Provincia > Distrito > Subdistrito). Inicialmente, Cabrera (1951, 1953, 1968) clasifica a los talares dentro del Distrito del Tala, Provincia del Espinal, Dominio Chaqueño. En publicaciones posteriores, Cabrera (1971) los considera una prolongación del Distrito del Algarrobo, para luego (Cabrera 1976), asignarles un propio Subdistrito del Tala dentro del Distrito del Algarrobo siempre dentro de la Provincia del Espinal, Dominio Chaqueño. Finalmente, en 1980 el mismo Cabrera (Cabrera y Willink 1980) lo clasifica como una comunidad edáfica de la Provincia Pampeana. En esta tesis se consideran a los talares como parte de la ecorregión Pampeana tal como es sugerido por Matteucci et al. (2012).

Clasificación en tipos de talares

Los talares se encuentran en zonas no inundables y se desarrollan sobre suelos más sueltos y permeables que en los que se encuentran los pastizales pampeanos (Cabrera 1939, Parodi 1940, Vervoorst 1967, Arturi y Goya 2004). Crecen en partes altas, cuya superficie en general es reducida, siendo la importancia del suelo evidente dado que, bajo el mismo clima, se desarrollan bosques y pastizales en la región (Arturi y Goya 2004, Torres Robles 2009). La distribución espacial del sustrato donde se asientan los talares está relacionada con la distribución discontinua y restringida del bosque (Arturi y Juárez 1997).

Según Parodi (1940) los talares se asientan sobre distintos tipos de sustrato positivos: talares que crecen en barrancas y superficies accidentadas, cuyo suelo posee generalmente conglomerado de tosca que aflora; talares en suelo compacto, ondulado, cubierto de gramíneas, con tosca en el subsuelo; talares que crecen en médanos muertos, cuyo suelo vegetal es muy delgado y frágil; y por último, los que habitan sobre espesos depósitos de conchillas de origen marino. Si bien estas formaciones pueden intercalarse en una misma zona (Parodi 1940), en líneas generales los de barranca se ubican en el norte de la distribución de los talares, desde San Nicolás hasta el Riachuelo, mientras que los de conchilla y médanos se encuentran en el centro sur de su distribución, es decir, en la costa del Río de La Plata desde Quilmes, pasando por las costa de la Bahía de Samborombón hasta la costa atlántica (Cabrera 1949, Torres Robles 2009).

Vegetación

La composición de la vegetación del talar cambia de norte a sur, disminuyendo la riqueza de plantas vasculares hacia el sur. Esta variación geográfica, podría estar asociada a cambios en el clima, del sustrato, de la vegetación circundante y el uso de la tierra (Torres Robles y Arturi 2009). Los talares pueden tener predominancia de *C. ehrenbergiana*, de *Scutia buxifolia* o presentar codominancia de ambas especies (Goya et al. 1992). Puede encontrarse como especies acompañantes a *Jodina rhombifolia*, *Schinus longifolius*, *Sambucus australis* y *Phytolacca dioica* (Arturi 1997, Arturi y Goya 2004, Torres Robles y Arturi 2009).

En los talares del norte, incluyendo los de Isla Martín García, y los de la costa del Río Paraná, tienen especies arbóreas y arbustivas exclusivas o poco compartidas con el resto, encontrándose especies típicas de bosques ribereños y del Espinal (Torres Robles y Arturi 2009). Entre las especies típicas de los bosques ribereños subtropicales de Argentina se encuentran *Blepharocalyx salicifolius*, *Allophylus edulis* y *Celtis iguanaea* (Arturi 1997, Torres Robles y Arturi 2009). Además, entre los árboles y arbustos más característicos de estos talares se encuentran especies típicas del Espinal como *Prosopis alba*, *Schaefferia argentinensis*, *Chiropetalum griseum*, *Geoffroea decorticans*, *Acanthosyris spinescens* y *Schinus johnstonii*. Otras especies arbustivas presentes son *Pavonia sepium* y *Cephalanthus glabratus* (Torres Robles y Arturi 2009). Entre las especies de herbáceas que caracterizan al grupo de talares de barranca se encuentran hierbas como *Doryopteris concolor*, *Justicia axillaris*, *Rivnia humilis* e *Iresine diffusum* (Torres Robles y Arturi 2009).

La composición de los talares de las localidades de Magdalena y Punta Indio es similar a los talares del norte pero sin las especies de los bosques fluviales y a su vez se diferencian de los talares del sur (Castelli y General Madariaga) por algunas especies trepadoras (Torres Robles y Arturi 2009).

Talares bonaerenses del sur de la Bahía de Samborombón

El sitio de estudio del presente trabajo se encuentra en los partidos de General Lavalle y La Costa, en los talares del sur de la Bahía de Samborombón, en la Pampa Deprimida (Fig. 2.5.). El estudio abarcó el Parque Nacional Campos del Tuyú y estancias privadas tales como “El Divisadero”, “La Isolina”, “Los Naranjos” y “Los Ñandúes” entre otras, pertenecientes al partido de General Lavalle. El área se caracteriza por un mosaico de pajonales húmedos, pastizales de lomadas, cuerpos de agua y talares en las partes más elevadas. En esta región los montes de tala se encuentran aislados constituyendo un ambiente altamente heterogéneo

rodeado por una matriz de pastizales en muchos casos fuertemente pastoreados (Vervoort 1967; Fig. 2.6., Fig. 2.7.).

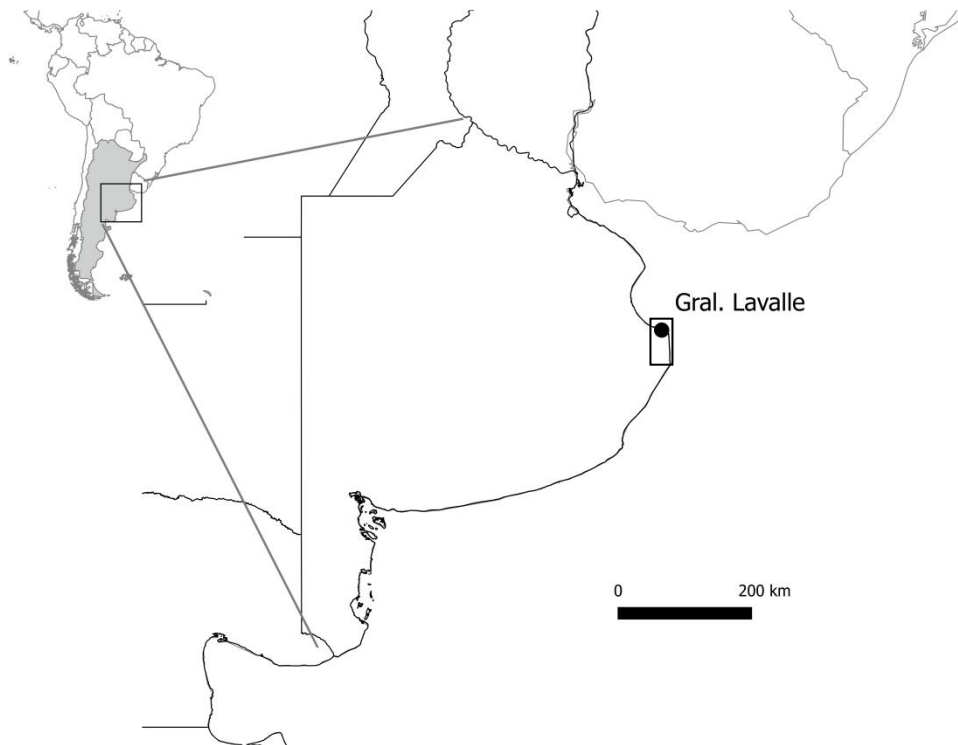


Fig. 2.5. Ubicación del sitio de estudio, se marca la localidad de General Lavalle y con un rectángulo el área incluida en el estudio.

En esta zona, los talares se desarrollan sobre cordones de conchilla y médanos fijos. El área en la que se desarrolló este estudio incluye zonas protegidas como el Refugio de Vida Silvestre Bahía de Samborombón (que ha sido denominada sitio RAMSAR -Ramsar site nº 885), el Refugio de Vida Silvestre Laguna Salada Grande y el Parque Nacional Campos del Tuyú. Sin embargo, la mayor parte del área está destinada principalmente a la cría de ganado.



Fig. 2.6. Montes de tala del SE de la provincia de Buenos Aires.



Fig. 2.7. Detalle del sur de la Bahía de Samborombón el SE de la provincia de Buenos Aires. Distribución de los bosques de tala (en rojo). Los polígonos grises delimitan las áreas urbanas, las líneas grises las rutas y caminos.

Clima

El clima es templado subhúmedo, la temperatura media anual de 15 °C, la media mensual del mes más frío es de 9 °C y del mes más cálido de 23 °C. (Vervoorst 1967, Matteucci 2012). Las heladas son frecuentes en invierno; hay un promedio de 200 días sin heladas y ningún año sin ellas (Matteucci 2012). La precipitación media anual es de 900 mm y se distribuyen a lo largo de todo el año, frecuentemente con excesos de lluvia en invierno y déficit en verano (Matteucci 2012).

Geomorfología

El área de estudio se localiza en la zona central más deprimida de la cuenca del Salado. Debido los bajos relieves, el gran aporte de sedimentos marinos y del Río de la Plata y su interacción con las fluctuaciones del nivel del mar luego de la última glaciación, surgieron las llanuras costeras y los cordones de conchilla (Violante et al. 2001). Estos cordones se ubican paralelos a la costa y evidencian las sucesivas posiciones de la línea de costa a medida que el mar fue retrocediendo hace aproximadamente 6000 años atrás (Cavallotto 2002). Esto quiere decir que los suelos en la zona de estudio se terminaron de formar durante el Holoceno que corresponde a la última etapa del Cuaternario y que comenzó hace 12000 años atrás aproximadamente. Los suelos más jóvenes, más cercanos a la costa de la Bahía de Samborombón, en las inmediaciones de Punta Rasa tienen una antigüedad de aproximadamente 1650 años, mientras que los más internos, a la altura de Santa Teresita datan de aproximadamente 5800 años atrás. Esto se debe a que la acumulación de sedimentos fue de sur a norte (Codignotto y Aguirre 1993; Fig. 2.8.). Los cordones tienen un ancho de aproximadamente 50 m y pueden tener hasta 5000 m de longitud (Arturi 1997).

Suelos

Los suelos correspondientes a las zonas bajas, en los intercordones, poseen escaso drenaje, permeabilidad lenta, elevada salinidad y alcalinidad, y escasa utilidad agrícola. En cambio en las zonas altas, en los cordones de conchillas, se observa mayor permeabilidad, con bajos tenores de salinidad y alcalinidad y elevada riqueza en calcio por el aporte de la conchilla (Moscatelli y Scoppa 1996).

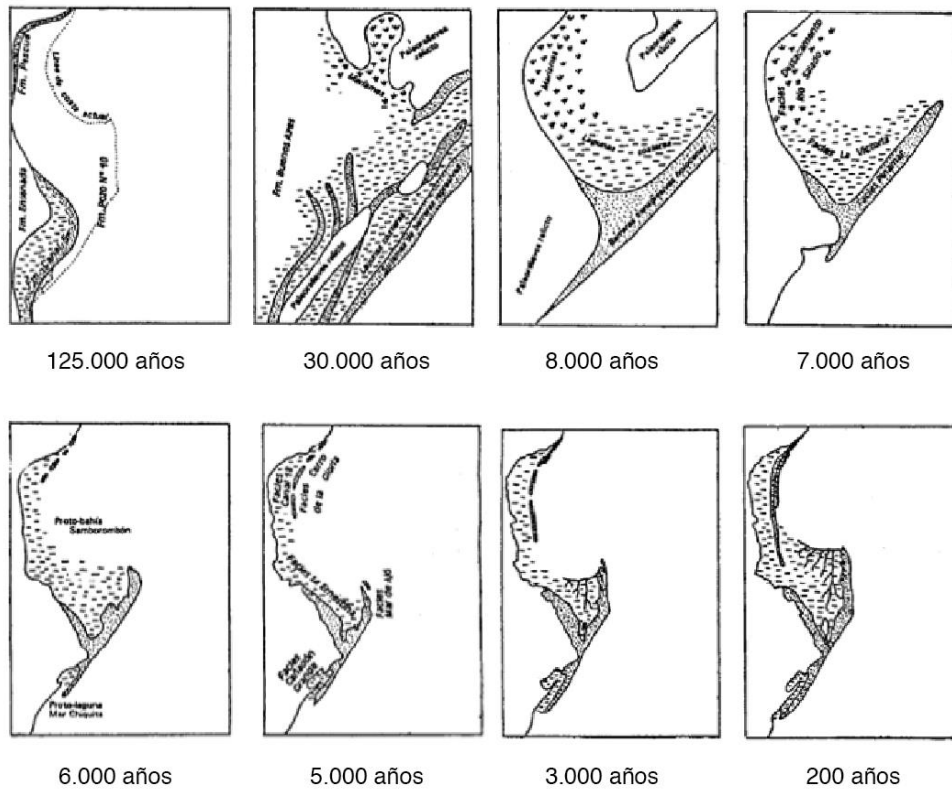


Fig. 2.8. Evolución geomorfológica de la Bahía de Samborombón. Modificado a partir de Violante et al. (2001).

Vegetación

En los bosques del sur de la Bahía de Samborombón, las especies arbóreas que predominan son *C. ehrenbergiana* y *Scutia buxifolia*, aunque también están presentes en menor medida *Sambucus australis*, *Schinus longifolius* y *Phytolacca dioica*. El estrato arbustivo está representado por *Jodina rhombifolia*, *Cestrum parqui*, *Solanum pseudocapsicum* y *Abutilon grandifolium*. Algunas de las enredaderas presentes son *Araujia sericifera*, *Passiflora caerulea* y *Muehlenbeckia sagittifolia*. En el estrato herbáceo están presentes *Phyla canescens*, *Dichondra sericea*, *D. microcalyx*, *Stenotaphrum secundatum*, *Tradescantia fluminensis*, *Bowlesia incana*, *Glandularia pulchella*, *Verbena bonariensis*, *Nothoscordum gracile*, *Oxalis conorrhiza*, *Conyza bonariensis* y *Senecio selloi*. Además, está presente la epífita *Tillandsia aeranthes*. Existen pocas especies de leñosas exóticas naturalizadas en la región, entre ellas la de mayor cobertura es *Celtis australis*. Otras especies exóticas como *Ligustrum lucidum* presentan una baja cobertura.

Capítulo III

Caracterización del ensamble de aves y plantas leñosas de los talares del sur de la Bahía de Samborombón

“Parece mentira que una formación tan significativa y cercana a miles de habitantes y estudiosos haya merecido unas pocas referencias, casi accidentales, en la literatura y ahora, en pleno florecimiento de las preocupaciones ambientales, mínimos esfuerzos para su conservación. Probablemente conspiraron para esa situación la contrastante diversidad de paisajes del país, con magníficas bellezas naturales y desafíos conservacionistas, que volcó el interés a otras regiones o la falsa creencia en que ya no había nada para salvar del paisaje que encontraron Pedro de Mendoza o Juan de Garay”

Chebez 2006

Introducción

Los talares de la provincia de Buenos Aires (bosques dominados por *Celtis ehrenbergiana* están seriamente amenazados a pesar de que son los principales bosques nativos de la provincia (Goya et al. 1992, Arturi y Goya 2004, Mérida y Athor 2006; ver Capítulo II). En el norte de Buenos Aires, principalmente en la Reserva de Biosfera del Parque Costero del Sur y en la Reserva privada El Destino, se han concentrado la mayoría de los trabajos sobre la estructura del bosque (e.g., Goya et al. 1992, Ribichich y Protomastro 1998, Arturi y Goya 2004, Stupino et al. 2004, García Cortéz et al. 2009, Torres Robles y Arturi 2009) y la ecología de aves de este ambiente (Mason 1985, Cueto y Lopez de Casenave 2002, Tuero et al. 2007, Marateo et al. 2009, Scardamaglia y Reborada 2014, Palacio 2016). Con respecto a los ensambles de aves de bosque, hay listas de especies disponibles a lo largo de la costa norte de Buenos Aires (Bodrati et al. 2006, Fernández 2006, Isacch et al. 2006, Pagano y Mérida 2009, Zamorano et al. 2009, Godoy et al. 2012). Desde el norte de la provincia hasta al menos Magdalena, al igual que lo que sucede con la riqueza de plantas (Ver Capítulo II), existe una reducción de la riqueza de aves de talar (Marateo et al. 2009). Dentro de los trabajos sobre ensambles de aves más relevantes realizados en esta zona cabe destacar los estudios de Cueto y Lopez de Casenave (2000a, 2000b, 2002) y el de Horlent et al. (2003).

Los talares del sur de la Bahía de Samborombón presentan una estructura naturalmente discontinua debido al origen del suelo en donde se asientan y además tienen un cierto grado de fragmentación y reducción de área de bosque debido a desmontes (Ver Capítulo II, Goya et al. 1992). La Ley de Bosques (Ley Nacional 26331) destinada a proteger a los bosques nativos de las distintas provincias, ha sido recientemente decretada en la provincia de Buenos Aires (Ley 14888) e incluye solo sectores de protección intermedia (amarillos) para el sur de la bahía (Ver Capítulo II, Fig. 2.4.). Los talares de esta región no han sido estudiados en cuanto a su estructura y composición de la vegetación, ni en función del ensamble de aves presente. Dado el contexto de extrema vulnerabilidad en el que se encuentran los talares actualmente es necesario generar estudios de base en los que se realicen relevamientos de vegetación y fauna en esta zona.

Los objetivos de este Capítulo entonces son: (1) describir la estructura y composición de la vegetación leñosa, y caracterizar al ensamble de aves de los talares de la región del sur de la Bahía de Samborombón; (2) comparar estas características entre subregiones con distinta historia de desarrollo del suelo.

Métodos

Sitio de estudio

El presente trabajo se realizó en los talares del sur de la Bahía de Samborombón dentro del Parque Nacional Campos del Tuyú y en estancias privadas pertenecientes al partido de General Lavalle (ver Capítulo II; Fig. 3.1.).

Dentro de esta región se delimitaron arbitrariamente tres subregiones, denominadas en este trabajo G, I y R (Fig. 3.1.). Cada subregión comprende un área de 36 km² (cuadrado de 6x6 km), presentando distinta cantidad de área cubierta por bosque. La subregión R está ubicada en el área comprendida entre la ruta provincial 11 y la costa de la bahía. Los talares en esta zona están asentados en cordones de conchilla, en general reducidos en tamaño y alargados en forma, y con una antigüedad estimada de menos de 2000 años (ver Capítulo II). Los talares están en general rodeados de pastizales bajos inundables y cangrejales (Fernández et al. 2004). La subregión I se ubicó al sur de la ruta 11 y los talares muestran también una forma alargada pero se asientan en tierras más altas y de mayor antigüedad por estar más lejos de la costa actual (ver Capítulo II). Finalmente, la subregión G corresponde a los talares del interior, los cuales se estima poseen una mayor antigüedad (aproximadamente 6000 años) y una extensión mayor. Éstos se ubican en zonas más altas y están asentados probablemente sobre médanos muertos (Codignotto y Aguirre 1993; Fig. 2.8.).

Relevamiento de Vegetación y Aves

Utilizando imágenes satelitales provenientes de Google Earth se mapeó la superficie cubierta por bosque nativo de la región y se determinó cuánta de ésta correspondía a cada subregión.

Para obtener la cobertura horizontal y la estructura vertical de la vegetación se dispusieron un total de 145 puntos de muestreo, 47 correspondientes a la subregión G, 39 a la I y 59 a la R (Fig. 3.1.). Los puntos fueron ubicados aleatoriamente sobre transectas que recorrían longitudinalmente los parches de bosque y separados entre sí al menos por 150 m. En cada punto se estableció una parcela de 20 m de radio. En 8 posiciones, distribuidas al azar dentro de cada parcela, se contaron la cantidad de toques de la vegetación realizados con una vara a intervalos de 1 m (modificado a partir de Cueto y Lopez de Casenave 2000a, Matteucci y Colma 2002), determinándose las especie de leñosas en cada caso.

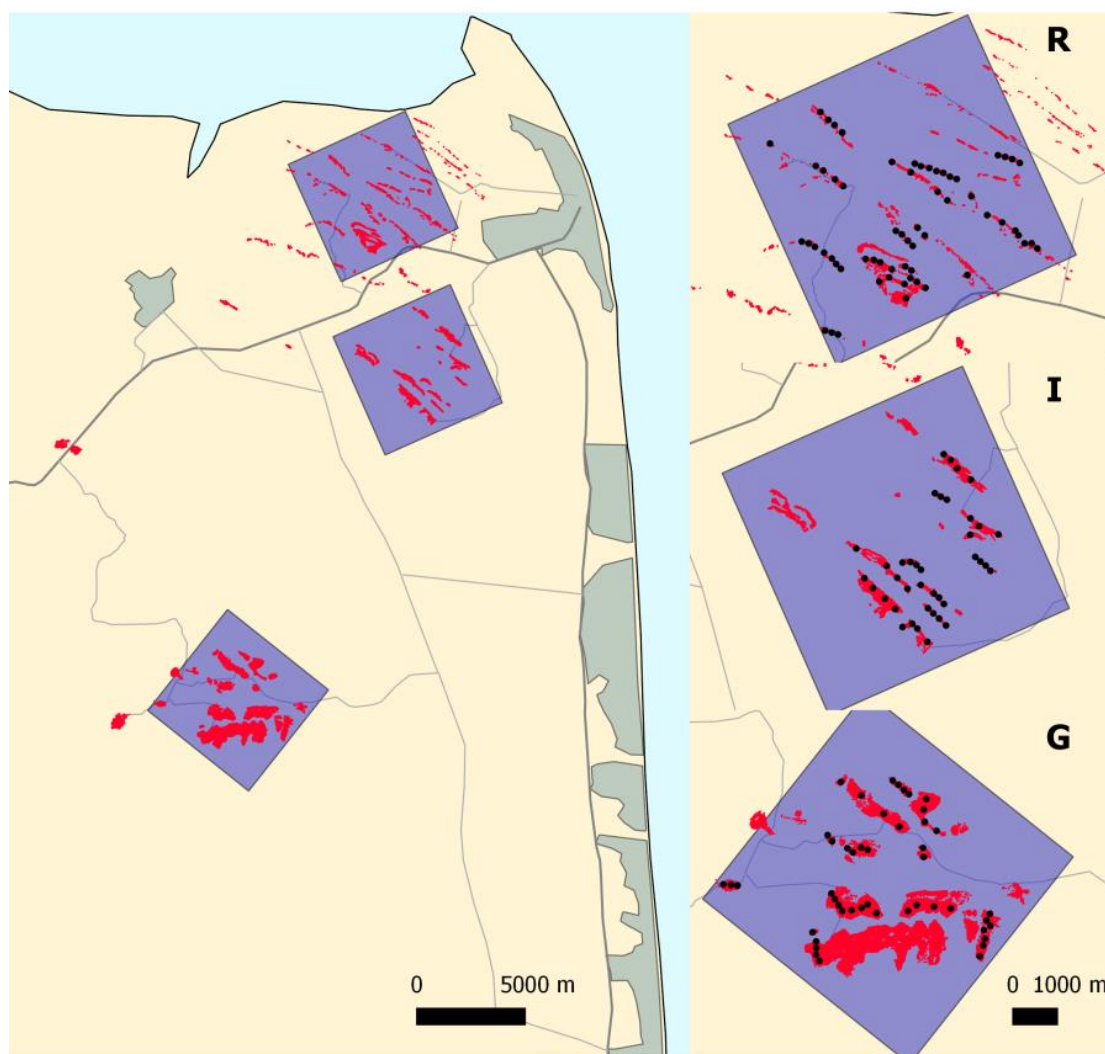


Fig. 3.1. Distribución de los bosques de tala (en rojo) en el SE de la provincia de Buenos Aires. En gris los complejos urbanos. Los cuadrados azules delimitan las subregiones estudiadas (G, I y R), y se muestra un detalle de los puntos de muestreo incluidos en este estudio (n = 145) en negro.

Durante las primaveras de los años 2011 a 2013, en los mismos puntos donde se efectuaron los muestreos de vegetación, se realizaron censos de aves. Los censos fueron puntos de radio fijo (20 m), haciéndose registros durante 10 min desde la llegada del observador al punto. Los censos fueron realizados por un único observador (ML), sólo por la mañana (6:00 a 10:00 hs), evitando días de lluvia y/o ventosos (Bibby et al. 1998). Cada punto fue visitado dos veces en total, en dos años distintos, que pueden o no haber sido consecutivos. Durante los censos se realizaron grabaciones con un grabador digital TASCAM

DR-5 (TEAC Corporation, EUA) para la posterior identificación de especies no reconocidas al momento del censo.

Las especies de aves observadas en los conteos fueron clasificadas como especialistas o generalistas de acuerdo a los hábitats que pueden ocupar. Se definió como aves especialistas de bosque a aquellas especies que sólo pueden ser encontradas en ambientes boscosos y como generalistas a aquellas especies de aves que están presentes en bosques pero también pueden habitar otros ambientes (i.e., áreas rurales, pastizales, palustres). Esta clasificación fue realizada a partir de una recopilación de datos bibliográficos (del Hoyo et al. 1992-2013, Narosky y Di Giacomo 1993, Narosky e Yzurieta 2003, Azpiroz 2012).

Análisis de datos

Para la región del sur de la Bahía de Samborombón y para cada subregión (Fig. 3.1.), se determinaron ciertas características de la estructura de la vegetación a escala local (20m de radio), entre ellas, el porcentaje de cobertura medio de las distintas especies leñosas ($((\text{cantidad de puntos con presencia de "x" leñosa}/8)*100)$), la riqueza de especies leñosas (número de especies encontradas por punto), el porcentaje cubierto por bosque ($((\text{cantidad de puntos con presencia de leñosa}/8)*100)$), la cantidad de toques de la vegetación en la vertical (representaría la "riqueza" de intervalos de 1 m interceptados teniendo en cuenta los 8 puntos dentro de cada parcela), la altura media y máxima. En este trabajo se considera que la riqueza de especies leñosas y el número de toques en la vertical son medidas de heterogeneidad ambiental, una horizontal y la otra vertical, respectivamente. Además, se calculó la superficie cubierta por bosque en un radio de 100 m alrededor del punto de muestreo (escala de paisaje), aplicándose luego una transformación logarítmica para incorporarla a los análisis dada su marcada distribución asimétrica. Para todas las variables se indica el valor medio \pm su desvío estándar. Estas variables fueron comparadas entre subregiones realizándose análisis de la varianza de un factor con comparaciones de Tukey en caso de cumplirse los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas y análisis de Kruskal-Wallis con comparaciones múltiples a través de la prueba de Dunn y p-valores ajustados con el método de Benjamini-Hochberg en caso contrario (Zar 1984, Benjamini y Hochberg 1995). A partir de los toques de la vegetación a distintas alturas se construyó un perfil de la vegetación en el cual, en cada intervalo de altura, se determinó el porcentaje de los 145 puntos en el que ese intervalo de altura estuvo representado.

Para poder ordenar los puntos muestreados en función de las características de la vegetación, se realizó un análisis de componentes principales («PCA», según sus siglas en

inglés, «Principal Component Analysis»; Quinn y Keough 2002) teniendo en cuenta por cada punto las siguientes variables estandarizadas medidas dentro de los 20 m de radio: cobertura de *Scutia buxifolia*, *Jodina rhombifolia*, *C. ehrenbergiana* y gramíneas, la riqueza de leñosas, el porcentaje de cobertura de leñosas, la cantidad de toques de la vegetación en altura y la altura máxima y promedio de la vegetación. Se determinó la contribución relativa y la correlación de cada variable con los dos primeros componentes del PCA.

En cuanto a las características de la comunidad de aves, se determinó por un lado, la lista de especies de aves de la región. Por otro lado, se calculó la riqueza y la abundancia promedio por punto (ambos años) y además por punto y año a escala regional. En el primer caso, la riqueza promedio por punto resultó de las especies acumuladas en los dos años en los que fue visitado cada punto y la abundancia de la sumatoria de los individuos de todas las especies acumulados en dos años para cada punto, obteniéndose luego el promedio de todos los puntos. En el segundo caso, la variable respuesta se construyó con el dato de cada año tanto de riqueza como de abundancia por punto y luego se promediaron los datos de los puntos de ambos años (esta manera de calcular las variables respuesta las hace comparables con los resultados del Capítulo V).

Además, para cada subregión, se determinó la riqueza total a través de un análisis de rarefacción por individuos (Gotelli y Colwell 2011). Asimismo, se calculó la riqueza acumulada en dos años y la abundancia total (la suma de las abundancias de dos años) para cada punto y se compararon las subregiones a partir de un análisis de la varianza dado que se cumplía con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza. Por último, se calculó la riqueza y abundancia por año por punto y se comparó estas variables entre subregiones teniendo en cuenta el año en el que fuera tomado el dato. Se consideró al punto como un factor aleatorio dentro de un modelo lineal generalizado mixto (“GLMM”, según sus siglas en inglés, “generalized linear mixed model”), suponiendo una distribución de errores de Poisson y una función de enlace logarítmica (log), siendo las variables explicativas la subregión y el año (Zuur et al. 2013). Se informan para todas las variables respuesta los valores medios y sus desvíos.

Por otro lado, se estableció si existían diferencias entre las subregiones con respecto a su composición de especies de aves a través de un PERMANOVA (Anderson 2005), aplicando la transformación de Hellinger y utilizando la distancia euclídea. En la transformación de Hellinger, los datos de la matriz de abundancia de sitios por especie son relativizados a su valor por sitio, dividiendo cada valor por la sumatoria del sitio y luego calculando la raíz cuadrada de estos valores resultantes (Legendre et al. 2005). Previo al análisis se comprobó que se cumpla el

supuesto de homogeneidad multivariada entre subregiones, que es un análogo multivariado de la prueba de Levene, utilizando 999 permutaciones (Anderson y Walsh 2013). Además, se representó la distribución de los puntos correspondientes a cada subregión a través de un ordenamiento indirecto, el análisis de coordenadas principales (“PCoA” o “MDS” según sus siglas en inglés, “Principal Coordinates Analysis” o “Multidimensional Scaling”), en el que se corrigieron los autovalores negativos. Tanto a escala regional como para cada subregión se realizaron gráficos de rango-abundancia.

Se utilizó el índice IndVal (por sus significado en inglés “Indicator Value”; Dufrene y Legendre 1997) con el fin de detectar especies indicadoras de cada una de las subregiones. Se consideró a una especie como buena indicadora si se encuentra principalmente en una sola de las subregiones, estando presente en casi todos los puntos de censo dentro de esa subregión. El índice IndVal está basado sólo en comparaciones de abundancia y ocurrencia de cada especie por separado, o sea que su valor no se ve afectado por las abundancias de otras especies y, además, el método es robusto entre grupos con distinta cantidad de sitios. La significación del valor de indicación de cada especie es obtenida por un proceso de aleatorización (Borcard et al. 2011). Una especie fue designada como indicadora si poseía un IndVal significativo (p -valor <0.05) y mayor a 0.7 y detectora si, en cambio, su índice se ubicaba entre 0.4 y 0.7 (adaptado a partir de Verdú et al. 2011).

Programas y paquetes estadísticos utilizados

A través del programa QGIS versión 2.18.0 (QGIS Development Team 2016) se calculó el área cubierta de bosque nativo en el sitio de estudio a partir de imágenes del Google Earth y se determinó en cada punto en un radio de 100m la superficie cubierta de bosque utilizando la función buffer de distancia fija.

El resto de los análisis fueron ejecutados con el programa R versión 3.4.1 (R Core Team 2017). El PCA se realizó con la función “prcomp” del paquete “stats” (R Core Team 2017). La contribución relativa de cada variable a los componentes se obtuvo con la función “fviz_contrib” y la correlación de cada variable con los componentes con la función “get_pca_var” del paquete “factoextra” (Kassambara y Mundt 2017). La transformación de Hellinger (matriz de sitios por especies de aves) y la estandarización (matriz de sitios por características de la vegetación) se realizaron ambas con la función “decostand”, junto a éstas, el PERMANOVA (función “adonis”) y el supuesto de homogeneidad multivariada (función “betadisper”) se hicieron con el paquete “vegan” (Oksanen et al. 2017). El PCoA (función “cmdscale”), el análisis de varianza (función “aov”), la comparación de Tukey (función

“TukeyHSD”) y el análisis de Kruskal-Wallis (función “kruskal.test”) se realizaron con el paquete “stats” (R Core Team 2017). La prueba de Dunn para comparaciones múltiples en caso de que la prueba de Kruskal-Wallis fuera significativa fue realizada con la función “dunnTest” del paquete “FSA” (Ogle 2015). El GLMM fue realizado con la función “glmer” del paquete lme4 (Bates et al. 2014) y los contrastes con el paquete “multcomp”, función “glht” (Hothorn et al. 2008). El análisis de rarefacción por individuos se ejecutó con la función “iNEXT” del paquete con el mismo nombre (Hsieh et al. 2016). El IndVal fue estimado con la función “indval” del paquete “labdsv” (Roberts 2016).

Resultados

Estructura de la vegetación

A escala regional, la cobertura de bosque nativo abarca 525 ha repartidos en aproximadamente 50 parches de montes (Fig. 3.1.). Las especies leñosas presentes en la región fueron: *C. ehrenbergiana*, *S. buxifolia*, *J. rhombifolia*, *Phytolacca dioica*, *Celtis australis*, *Sambucus australis*, *Schinus longifolius* y *Colletia spinosissima*. Las especies leñosas con mayor cobertura fueron *C. ehrenbergiana*, *S. buxifolia* y *J. rhombifolia*, el resto de las especies estuvieron poco representadas (Fig. 3.2.). La riqueza de leñosas por punto fue 1.92 ± 0.87 especies. La mayor parte de la cobertura vegetal leñosa corresponde a especies nativas, encontrándose a *C. australis* sólo en el 3% de los puntos muestreados. La cobertura de bosque media en un radio de 100 m fue de $9982.3 \pm 7715.31 \text{ m}^2$ (siendo la superficie de un círculo de 100 m de radio igual a 31400 m^2) y el porcentaje de cobertura media de bosque en un radio de 20 m de $64.4 \pm 28.1 \%$ (Fig. 3.3.). El perfil de la vegetación muestra una gran cobertura a nivel del suelo, y también entre los 2 y 7m (Fig. 3.4.). En general, puede observarse que el estrato arbustivo está menos representado (Fig. 3.4.). El número promedio de toques por punto fue 7.29 ± 1.89 toques, mientras que la altura máxima media fue de $6.7 \pm 1.97 \text{ m}$ y la altura media de $3.84 \pm 1.17 \text{ m}$ (Fig. 3.5.).

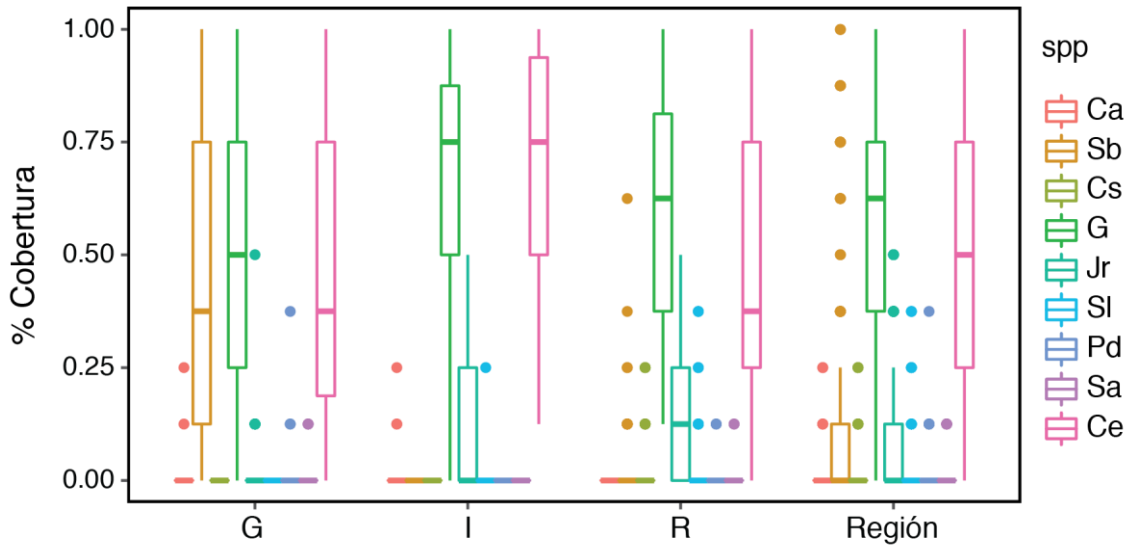


Fig. 3.2. Cobertura de platas leñosas y gramíneas de la región del sur de la Bahía de Samborombón y las subregiones (G, I y R). Ca: *Celtis australis*, Sb: *Scutia buxifolia*, Cs: *Colletia spinosissima*, G: Gramíneas, Jr: *Jodina rhombifolia*, Sl: *Schinus longifolius*, Pd: *Phytolacca dioica*, Sa: *Sambucus australis* y Ce: *Celtis ehrenbergiana*. Se representan las medianas, el rango intercuartil y los valores atípicos para cada caso.

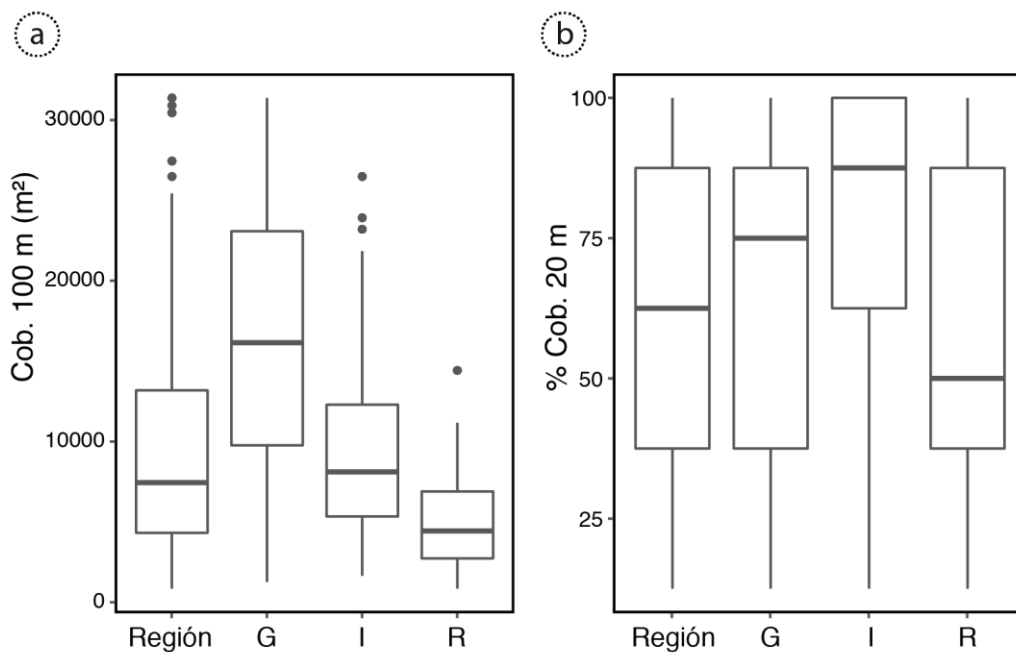


Fig. 3.3. Cobertura de bosque en un radio de 100 m en m^2 (a) y porcentaje de cobertura de bosque en un radio de 20 m (b) para la región del sur de la Bahía de Samborombón y las subregiones (G, I y R). Se representan las medianas, el rango intercuartil y los valores atípicos para cada caso.

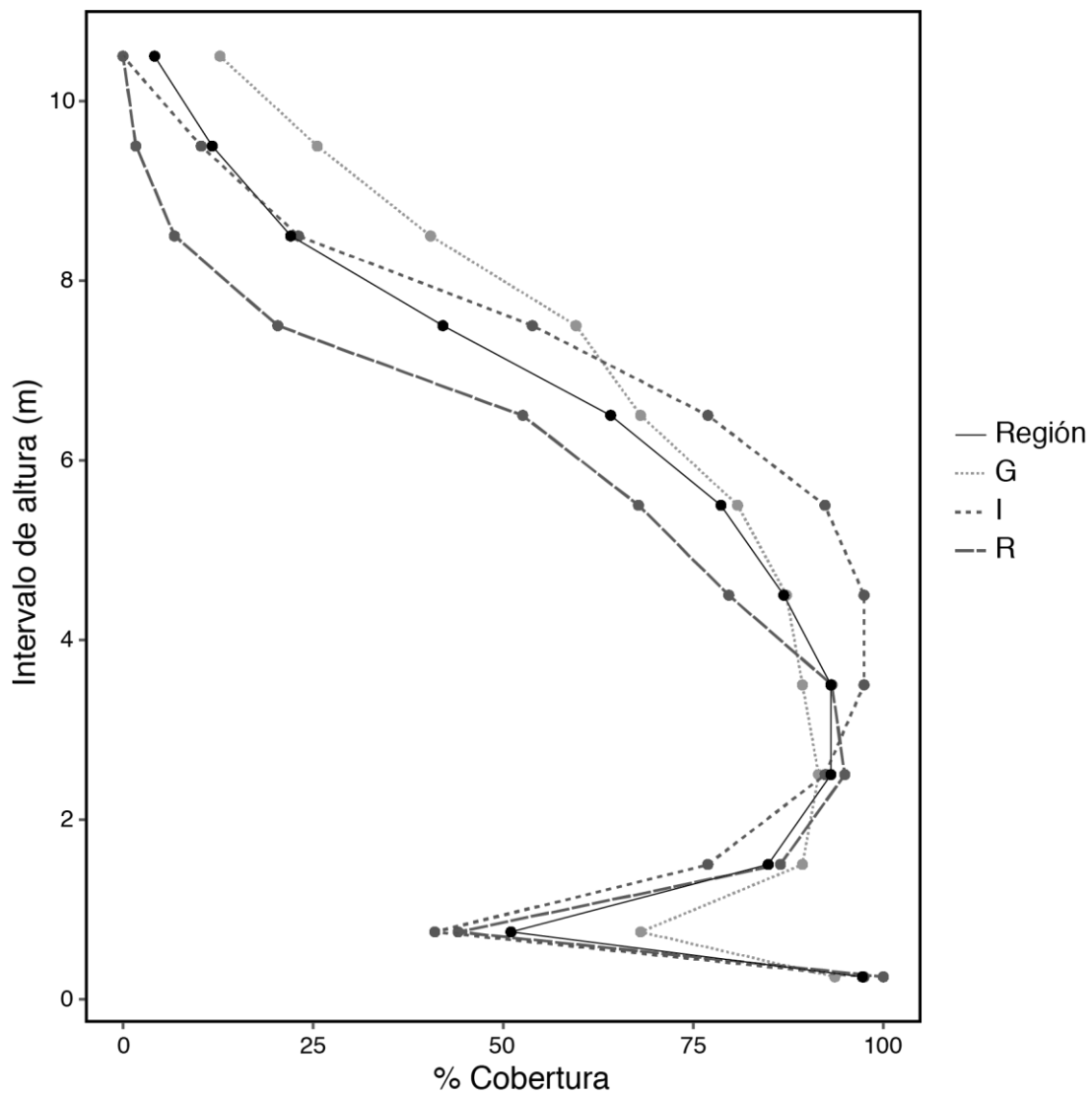


Fig. 3.4. Perfil de altura en m de la vegetación para la región del sur de la Bahía de Samborombón y las subregiones (G, I y R).

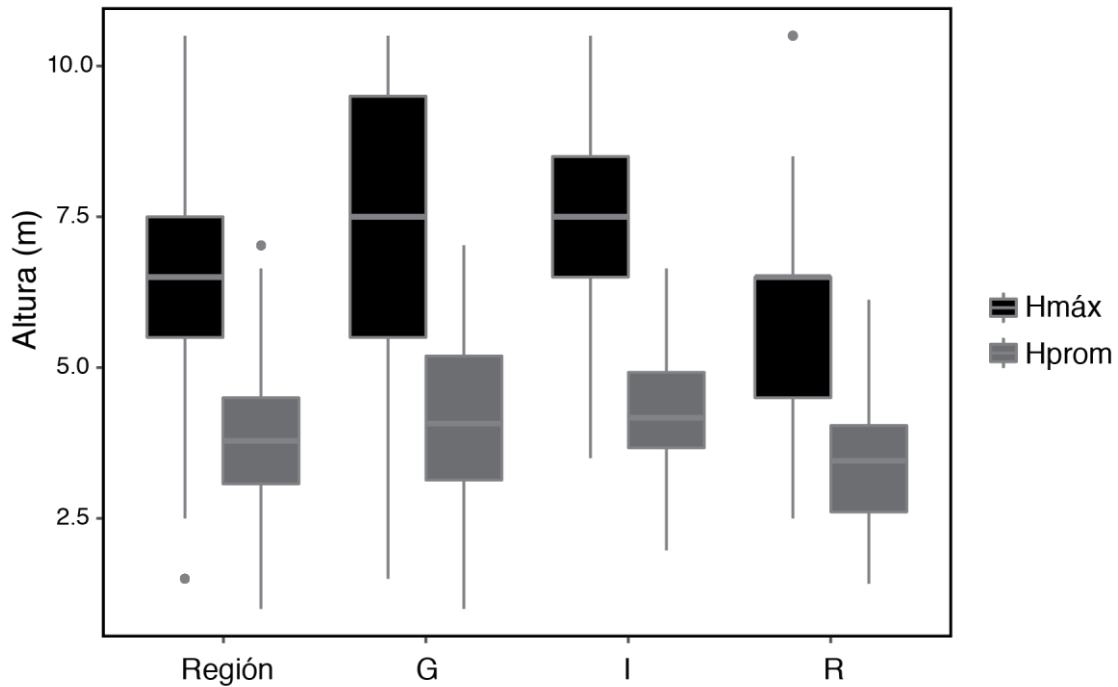


Fig. 3.5. Altura máxima (Hmáx) y promedio (Hprom) en m para la región del sur de la Bahía de Samborombón y las subregiones (G, I y R). Se representan las medianas, el rango intercuartil y los valores atípicos para cada caso.

Las subregiones mostraron diferencias en la cobertura de bosque, siendo de 342 ha de bosque en G, 86 ha en I y sólo 55 ha en R. Las especies leñosas encontradas en G fueron *C. ehrenbergiana*, *S. buxifolia*, *J. rhombifolia*, *P. dioica*, *C. australis*, *S. australis*; en I *C. ehrenbergiana*, *J. rhombifolia*, *C. australis*, *S. longifolius*; y en R *C. ehrenbergiana*, *S. buxifolia*, *J. rhombifolia*, *P. dioica*, *C. australis*, *S. australis*, *S. longifolius* y *C. spinosissima*. *C. ehrenbergiana* y *S. buxifolia* fueron codominantes en G, mientras que *C. ehrenbergiana* fue dominante en R e I (Fig. 3.2.). La cobertura de *C. ehrenbergiana* fue mayor en la subregión I con respecto a las subregiones G y R (Kruskal-Wallis $X^2 = 21.4$, gl = 2, p-valor < 0.001, comparaciones pareadas: G-I: $Z = -4.35$, p-valor < 0.001; G-R: $Z = -0.81$, p-valor = 0.4; I-R: $Z = 3.79$, p-valor < 0.001; Fig. 3.2.). La cobertura de *S. buxifolia* fue mayor en la subregión G con respecto a las subregiones I y R (Kruskal-Wallis $X^2 = 77.4$, gl = 2, p-valor < 0.001, comparaciones pareadas: G-I: $Z = 7.99$, p-valor < 0.001; G-R: $Z = 7.19$, p-valor < 0.001; I-R: $Z = -1.57$, p-valor = 0.11; Fig. 3.2.) mientras que la cobertura de *J. rhombifolia* fue menor en G que en el resto (Kruskal-Wallis $X^2 = 20.5$, gl = 2, p-valor < 0.001, comparaciones pareadas: G-I: $Z = -3.62$, p-valor < 0.001; G-R: $Z = -4.16$, p-valor < 0.001; I-R: $Z = -0.14$, p-valor = 0.8; Fig. 3.2.). La cobertura de gramíneas fue levemente mayor en

la subregión I que en la G (Kruskal-Wallis $X^2 = 6.01$, $gl = 2$, p -valor = 0.049, comparaciones pareadas: G-I: $Z = -2.41$, p -valor= 0.046, G-R: $Z = -1.55$, p -valor= 0.17, I-R: $Z = 1.06$, p -valor = 0.28, Fig. 3.2.). La riqueza de plantas leñosas por punto puede observarse en la tabla 3.1.

	Riqueza de leñosas	Nro toques
Subregión		
G	2.00 ± 0.81	8.06 ± 2.14
I	1.59 ± 0.59	7.59 ± 1.39
R	2.07 ± 1.01	6.47 ± 1.64
Regional	1.92 ± 0.87	7.29 ± 1.89

Tabla 3.1. Características de heterogeneidad de la vegetación horizontal (riqueza de leñosas) y vertical (número de toques) de los bosques de tala para la región del sur de la Bahía de Samborombón y las subregiones (G, I y R). Se expresa la media ± su desvío estándar.

La cobertura media de bosque en un radio de 100 m difirió entre subregiones ($F_{2,142} = 42.67$, p -valor < 0.001; Fig. 3.3.), siendo la superficie cubierta mayor en G, luego en I y finalmente en R (Tukey HSD. I-G dif= -0.56, p -valor = 0.001, R-G dif= -1-19, p -valor < 0.001, R-I dif= -0.68, p -valor < 0.001). El porcentaje de cobertura de bosque en un radio de 20 m difirió entre subregiones (Kruskal-Wallis $X^2 = 10.9$, $gl = 2$, p -valor = 0.004; Fig. 3.3.), teniendo I una mayor cobertura que R (G-I: $Z = -1.32$, p -valor = 0.18; G-R: $Z = 1.95$, p -valor = 0.075; I-R: $Z = 3.23$, p -valor = 0.003).

El perfil de la vegetación es similar entre las subregiones, sin embargo, G presenta una tendencia a tener un mayor estrato arbustivo y una mayor cobertura en las alturas superiores. La subregión I poseería las mayores coberturas entre los 2 y 6 m y R entre los 2 y los 4 m, teniendo muy baja cobertura a partir de los 7 m (Fig. 3.4.). El número de toques por punto medio en cada subregión se encuentra en la tabla 3.1. La altura máxima media difirió significativamente entre las subregiones ($F_{2,142} = 10.36$, p -valor < 0.001; Fig. 3.5.), siendo en R menor que en I y G (Tukey I-G dif= -0.06, p -valor = 0.98; R-G: dif= -1.45, p -valor < 0.001, R-I: dif= -1.39, p -valor = 0.001). La altura media sigue el mismo patrón que la máxima encontrándose diferencias entre subregiones ($F_{2,142} = 7.55$, p -valor < 0.001; Fig. 3.5.), siendo en R menor que en I y G (Tukey I-G dif= 0.22, p -valor = 0.61, R-G: dif= -0.61, p -valor = 0.016, R-I: dif= -0.84, p -valor = 0.001).

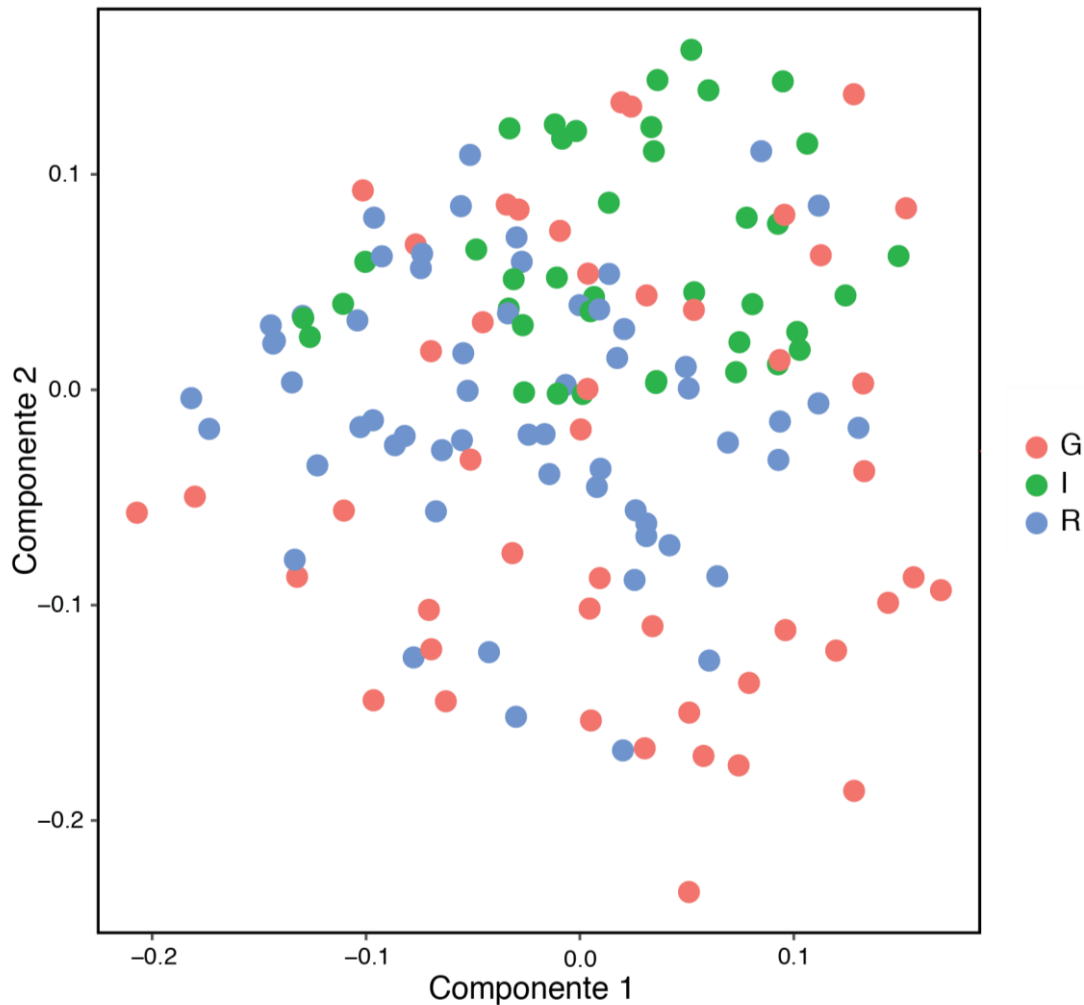


Fig. 3.6. Ordenamiento de 145 puntos de muestreo de vegetación de acuerdo a distintas variables estructurales y de composición mediante un análisis de componentes principales (PCA). Se muestran los dos primeros componentes del ordenamiento (Explicación del componente 1: 46.23%, componente 2: 16.94%, total 63.16%). Los puntos de colores representan sitios de muestreo de las 3 subregiones (G, I y R).

En el análisis de componentes principales (Fig. 3.6.), teniendo en cuenta las correlaciones de las variables de vegetación y los componentes del PCA (Tabla 3.2.) y la contribución de cada variable a los componentes (Fig. 3.7.), pudo determinarse que el componente 1 está principalmente asociado positivamente al porcentaje de cobertura de bosque en 20 m de radio, a la cantidad de toques en la vertical, la altura máxima, promedio y la cobertura de *C. ehrenbergiana* y negativamente a la cobertura de gramíneas. En cambio, el componente 2 está asociado negativamente con la cobertura de *S. buxifolia* y la riqueza de leñosas y positivamente con la cobertura de gramíneas y la altura promedio. Los puntos del

paisaje I se ubican principalmente hacia los valores positivos del componente 2, no habiendo un patrón definido para los puntos pertenecientes a las subregiones R y G.

	Componente 1	Componente 2
% Cob. <i>C. ehrenbergiana</i>	0.76	0.35
% Cob. <i>S. buxifolia</i>	0.30	-0.69
% Cob. <i>J. rhombifolia</i>	0.37	-0.14
% Cob. Gramínea	-0.60	0.47
Hprom	0.78	0.42
Hmáx	0.84	0.29
Nro. de toques	0.85	0.05
% Cob. 20m	0.88	-0.08
Riqueza de leñosas	0.43	-0.64

Tabla 3.2. Correlaciones entre las distintas características de la vegetación y los dos primeros componentes del PCA. Todas las variables están referidas a un radio de 20 m alrededor del punto de muestreo. % Cob: porcentaje de cobertura. Hprom: altura promedio, Hmáx= altura máxima, Nro. de toques: número de toques, % Cob. 20 m: porcentaje de cobertura de bosque.

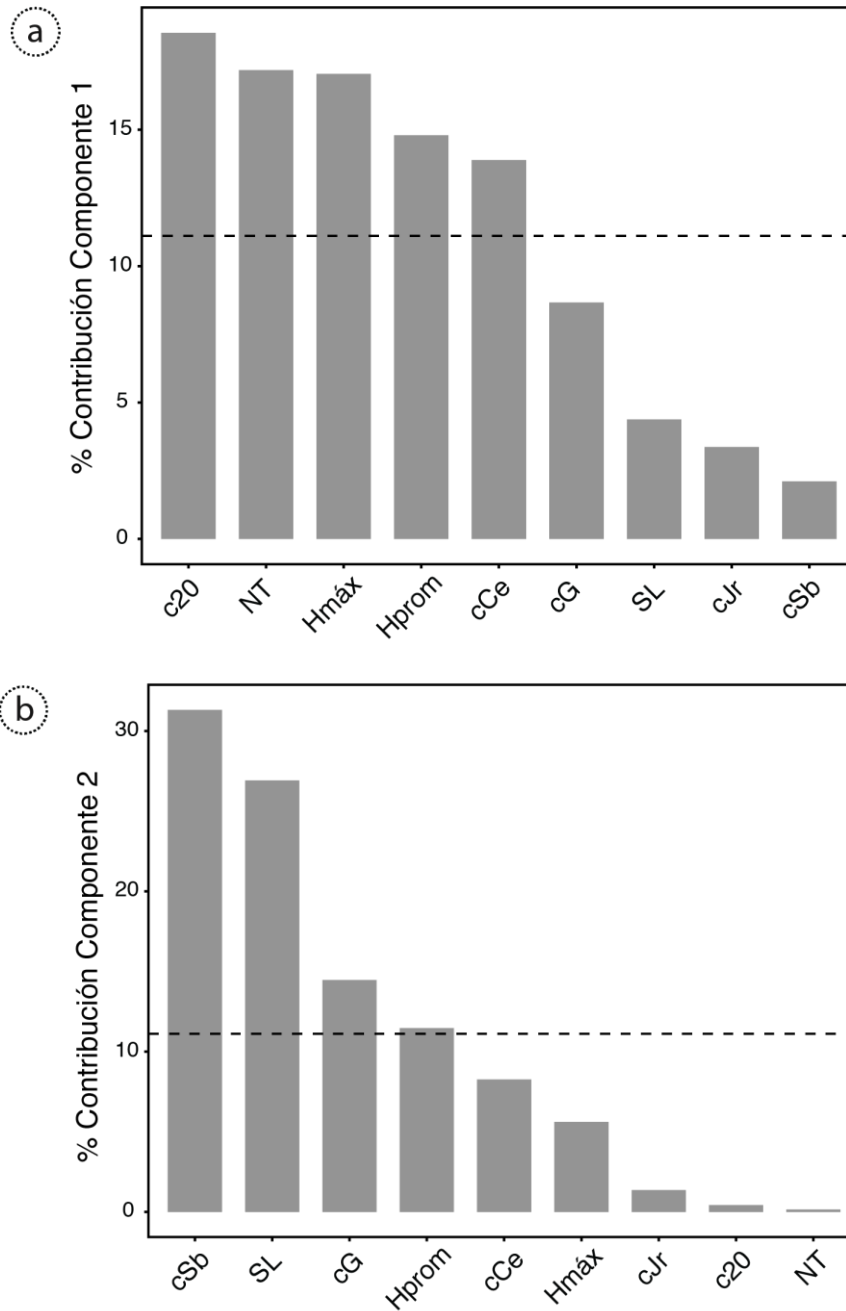


Fig. 3.7. Contribución de las variables a los componentes del PCA, componente 1 (a) y componente 2 (b). La línea punteada indica la contribución esperada promedio. Si la contribución de las variables es uniforme, el valor esperado será de $1/nro.$ de variables. Para un determinado componente, una variable con contribución mayor a la esperada por la línea de corte puede ser considerada como importante para ese componente. cG: % cobertura de gramíneas, cCe: % cobertura de *C. ehrenbergiana*, cJr: % cobertura de *J. rhombifolia*, cSb: % cobertura de *S. buxifolia*, c20: % Cobertura de bosque, Hprom: altura promedio, Hmáx= altura máxima, NT: número de toques, SL: riqueza de leñosas. Todas las variables están referidas a un radio de 20 m alrededor del punto de muestreo.

Estructura del ensamble de aves

A escala regional fueron detectadas durante el estudio 53 especies de aves, de las cuales 8 no estuvieron incluidas en los censos, pero sí han sido observadas de manera ocasional por fuera de los mismos (Tabla 3.3). También se registró de manera ocasional la especie exótica *Sturnus vulgaris* (estornino pinto).

En los censos se registraron un total de 3671 individuos, correspondientes a 45 especies, 39 de las cuales fueron consideradas para los análisis posteriores, ya que cumplían con estar presentes en más del 2 % de los puntos de censo (Tabla 3.3). La riqueza promedio por punto fue de 13.52 ± 3.29 especies y la riqueza promedio por punto por año de 9.28 ± 2.83 especies. La abundancia promedio por punto fue 25.94 ± 6.91 y la abundancia promedio por punto por año fue de 12.96 ± 3.46 individuos. Las especies más abundantes fueron a escala regional *Zonotrichia capensis*, *Troglodytes aedon* y *Elaenia parvirostris* (Fig. 3.8.). En todos los casos se indica el valor medio \pm desvío estándar.

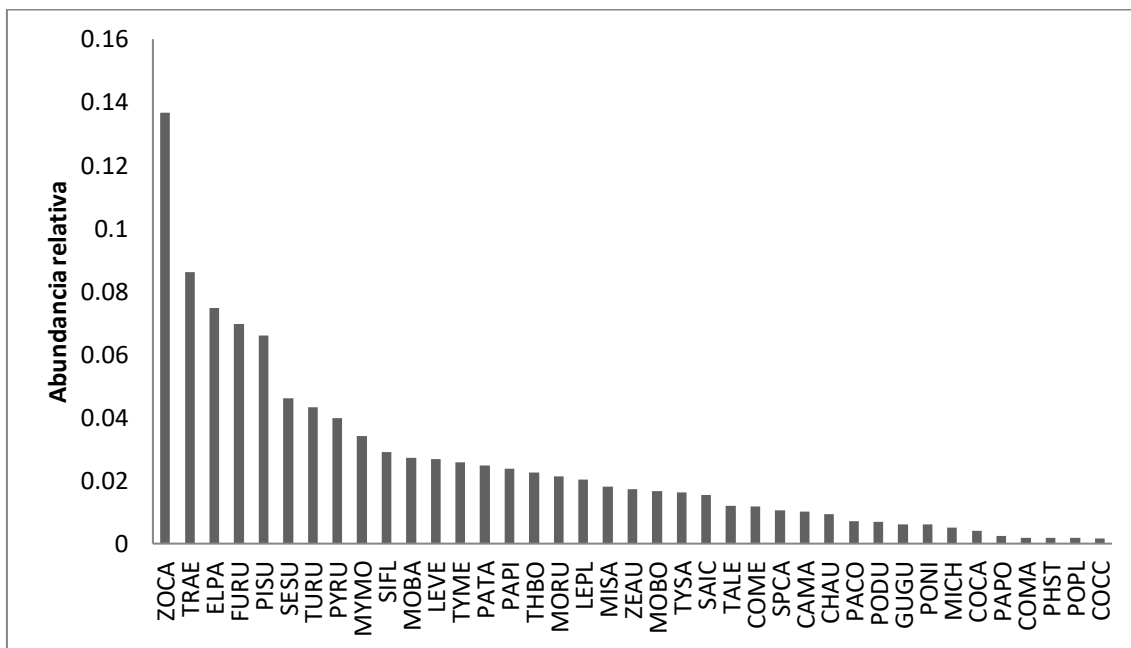


Fig. 3.8. Abundancia relativa de las distintas especies presentes en la región del sur de la Bahía de Samborombón. Ver código de las especies en la Tabla 3.3.

Orden	Familia	Nombre común	Nombre en inglés	Nombre científico	Código	Obs.
Accipitriformes	Accipitridae	Milano Blanco	White-tailed Kite	<i>Elanus leucurus</i>	ELLE	*
Accipitriformes	Accipitridae	Taguató Común	Roadside Hawk	<i>Rupornis magnirostris</i>	BUMA	**
Apodiformes	Trochilidae	Picaflor Común	Glittering-bellied Emerald	<i>Chlorostilbon lucidus</i>	CHAU	G
Apodiformes	Trochilidae	Picaflor Bronceado	Gilded Hummingbird	<i>Hylocharis chrysura</i>	HYCH	*
Apodiformes	Trochilidae	Picaflor Garganta Blanca	White-throated Hummingbird	<i>Leucochloris albicollis</i>	LEAL	*
Columbiformes	Columbidae	Yerutí Común	White-tipped Dove	<i>Leptotila verreauxi</i>	LEVE	E
Columbiformes	Columbidae	Paloma manchada	Spot-winged Pigeon	<i>Patagioenas maculosa</i>	COMA	G
Columbiformes	Columbidae	Paloma Picazuro	Picazuro Pigeon	<i>Patagioenas picazuro</i>	PATA	G
Columbiformes	Columbidae	Torcaza	Eared Dove	<i>Zenaida auriculata</i>	ZEAU	G
Cuculiformes	Cuculidae	Cucillo canela	Dark-billed Cuckoo	<i>Coccyzus melacoryphus</i>	COCC	E
Cuculiformes	Cuculidae	Pirincho	Guira Cuckoo	<i>Guira guira</i>	GUGU	G
Falconiformes	Falconidae	Carancho	Southern Caracara	<i>Caracara plancus</i>	POPL	G
Falconiformes	Falconidae	Chimango	Chimango Caracara	<i>Milvago chimango</i>	MICH	G
Passeriformes	Emberizidae	Chingolo	Rufous-collared Sparrow	<i>Zonotrichia capensis</i>	ZOCA	G
Passeriformes	Fringillidae	Cabecita Negra Común	Hooded Siskin	<i>Sporagra magellanica</i>	CAMA	G
Passeriformes	Furnariidae	Leñatero	Firewood-gatherer	<i>Anumbius annumbi</i>	ANAN	**
Passeriformes	Furnariidae	Hornero	Rufous Hornero	<i>Furnarius rufus</i>	FURU	G
Passeriformes	Furnariidae	Coludito Copetón	Tufted Tit-Spinetail	<i>Leptasthenura platensis</i>	LEPL	E
Passeriformes	Furnariidae	Espinero Pecho Manchado	Freckle-breasted Thornbird	<i>Phacellodomus striaticollis</i>	PHST	G
Passeriformes	Hirundinidae	Golondrina Tijerita	Barn Swallow	<i>Hirundo rustica</i>	HIRU	*
Passeriformes	Hirundinidae	Golondrina Parda	Brown-chested Martin	<i>Progne tapera</i>	PRTA	*
Passeriformes	Hirundinidae	Golondrina Ceja Blanca	White-rumped Swallow	<i>Tachycineta leucorrhoa</i>	TALE	G
Passeriformes	Icteridae	Tordo Músico	Grayish Baywing	<i>Agelaioides badius</i>	MOBA	G
Passeriformes	Icteridae	Tordo Renegrido	Shiny Cowbird	<i>Molothrus bonariensis</i>	MOBO	G
Passeriformes	Icteridae	Tordo pico corto	Screaming Cowbird	<i>Molothrus rufoaxillaris</i>	MORU	G
Passeriformes	Icteridae	Pecho Amarillo Común	Brown-and-yellow Marshbird	<i>Pseudoleistes virescens</i>	PSVI	**
Passeriformes	Mimidae	Calandria Grande	Chalk-browed Mockingbird	<i>Mimus saturninus</i>	MISA	G
Passeriformes	Parulidae	Pitiayumí	Tropical Parula	<i>Setophaga pitiayumi</i>	PAPI	E
Passeriformes	Poliptilidae	Tacuarita Azul	Masked Gnatcatcher	<i>Poliptila dumicola</i>	PODU	E
Passeriformes	Thraupidae	Cardenal	Red-crested Cardinal	<i>Paroaria coronata</i>	PACO	E
Passeriformes	Thraupidae	Naranjero	Blue-and-yellow Tanager	<i>Pipraeidea bonariensis</i>	THBO	E
Passeriformes	Thraupidae	Sietevestidos	Black-and-rufous Warbling-Finch	<i>Poospiza nigrorufa</i>	PONI	G
Passeriformes	Thraupidae	Jilguero Dorado	Saffron Finch	<i>Sicalis flaveola</i>	SIFL	G
Passeriformes	Thraupidae	Corbatita Común	Double-collared Seed-eater	<i>Sporophila caeruleascens</i>	SPCA	G
Passeriformes	Tityridae	Anambé Común	White-winged Becard	<i>Pachyrhamphus polychopterus</i>	PAPO	E
Passeriformes	Troglodytidae	Ratona Común	House Wren	<i>Troglodytes aedon</i>	TRAE	G
Passeriformes	Turdidae	Zorzal Chalchalero	Creamy-bellied Thrush	<i>Turdus amaurochalinus</i>	TUAM	*
Passeriformes	Turdidae	Zorzal Colorado	Rufous-bellied Thrush	<i>Turdus rufiventris</i>	TURU	G
Passeriformes	Tyrannidae	Fiofio Pico Corto	Small-billed Elaenia	<i>Elaenia parvirostris</i>	ELPA	E
Passeriformes	Tyrannidae	Pico de Plata	Spectacled Tyrant	<i>Hymenops perspicillatus</i>	HYPE	**
Passeriformes	Tyrannidae	Picabuey	Cattle Tyrant	<i>Machetornis rixosa</i>	MARI	**
Passeriformes	Tyrannidae	Benteveo Común	Great Kiskadee	<i>Pitangus sulphuratus</i>	PISU	G
Passeriformes	Tyrannidae	Churrinche	Vermilion Flycatcher	<i>Pyrocephalus rubinus</i>	PYRU	G
Passeriformes	Tyrannidae	Suirirí Amarillo	Yellow-browed Tyrant	<i>Satrapa icterophrys</i>	SAIC	E
Passeriformes	Tyrannidae	Piojito Gris	Sooty Tyrannulet	<i>Serpophaga nigricans</i>	SENI	*
Passeriformes	Tyrannidae	Piojito Común	White-crested Tyrannulet	<i>Serpophaga subcristata</i>	SESU	G
Passeriformes	Tyrannidae	Suirirí Real	Tropical Kingbird	<i>Tyrannus melancholicus</i>	TYME	G
Passeriformes	Tyrannidae	Tijereta	Fork-tailed Flycatcher	<i>Tyrannus savana</i>	TYSA	G
Pelecaniformes	Ardeidae	Chiflón	Whistling Heron	<i>Syrigma sibilatrix</i>	SYSI	**
Piciformes	Picidae	Carpintero Campestre	Campo Flicker	<i>Colaptes campestris</i>	COCA	G
Piciformes	Picidae	Carpintero Real Común	Green-barred Woodpecker	<i>Colaptes melanochloros</i>	COME	G
Psittaciformes	Psittacidae	Cotorra	Monk Parakeet	<i>Myiopsitta monachus</i>	MYMO	G
Strigiformes	Tytonidae	Lechuza de Campanario	Barn Owl	<i>Tyto alba</i>	TYAL	*

Tabla 3.3. Lista de especies. Las especies observadas en el área de estudio ocasionalmente pero no en los censos se indican con “*”; las especies incluidas en los censos pero con muy baja abundancia son indicadas con “**”. Las especies incluidas en los análisis de este Capítulo fueron clasificadas en generalistas de bosque (G) o especialistas de bosque (E).

Considerando las subregiones, la riqueza determinada por rarefacción no difirió significativamente entre las mismas, siendo la riqueza estimada de 37.37 para G, 38 para I y 37.6 para R (Fig. 3.9.). La riqueza acumulada promedio por punto (ambos años) fue de 13.85 ± 3.14 para G, 14.18 ± 3.37 para I y 12.83 ± 3.28 para R ($F_{2,142} = 2.35$, p-valor= 0.1). La abundancia acumulada promedio por punto (ambos años) $G=27.48 \pm 7.26$, $I=26.20 \pm 7.30$, $R = 24.52 \pm 6.15$ ($F_{2,142} = 2.49$, p-valor= 0.09). En ambos casos, no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las variables evaluadas entre subregiones. La riqueza por año por punto promedio fue de 9.68 ± 2.78 para G, 9.64 ± 2.91 para I y 8.72 ± 2.74 para R y la abundancia por punto por año promedio fue para G de 13.74 ± 4.79 , para I 13.10 ± 4.41 y para R 12.26 ± 3.96 . En ambos casos, tampoco se encontraron diferencias significativas en ninguna de las variables respuesta evaluadas teniendo en cuenta las variables explicativas subregión y año. En todos los casos se indica el valor medio \pm desvío estándar.

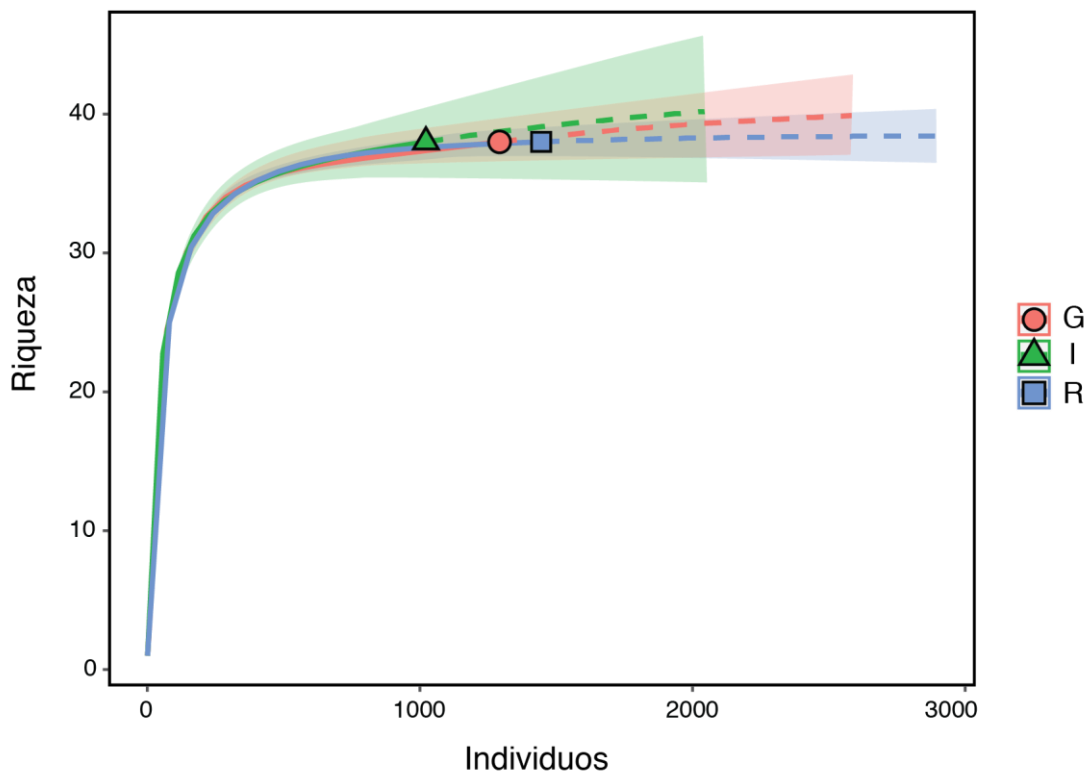


Fig. 3.9. Rarefacción por individuos correspondiente a las subregiones G, I y R. Las líneas continuas indican interpolación, las punteadas extrapolación.

La estructura de la comunidad de aves difirió significativamente entre las subregiones (Permanova, $F_{2, 142} = 5.6$, p-valor < 0.001; Fig. 3.10.), y en cada una de las comparaciones (Permanova G-I, $F_{1,84} = 6.7$, p-valor < 0.001, Permanova R-I, $F_{1,96} = 3.4$, p-valor < 0.001, Permanova R-G, $F_{1,104} = 6.8$, p-valor < 0.001) cumpliéndose el supuesto de homogeneidad de varianzas multivariadas ($F_{2,142} = 0.036$, p-valor = 0.98; Fig. 3.11.). Estos resultados no se deben a diferencias en riqueza, sino a la diferencia en

abundancia relativa de las especies entre subregiones (Fig. 3.9, Fig. 3.12.). Se determinó la existencia de especies detectoras en dos de las subregiones: *Patagioenas picazuro* y *Elaenia parvirostris* para G y *Tyrannus melancholicus* para la I (Tabla 3.4.).

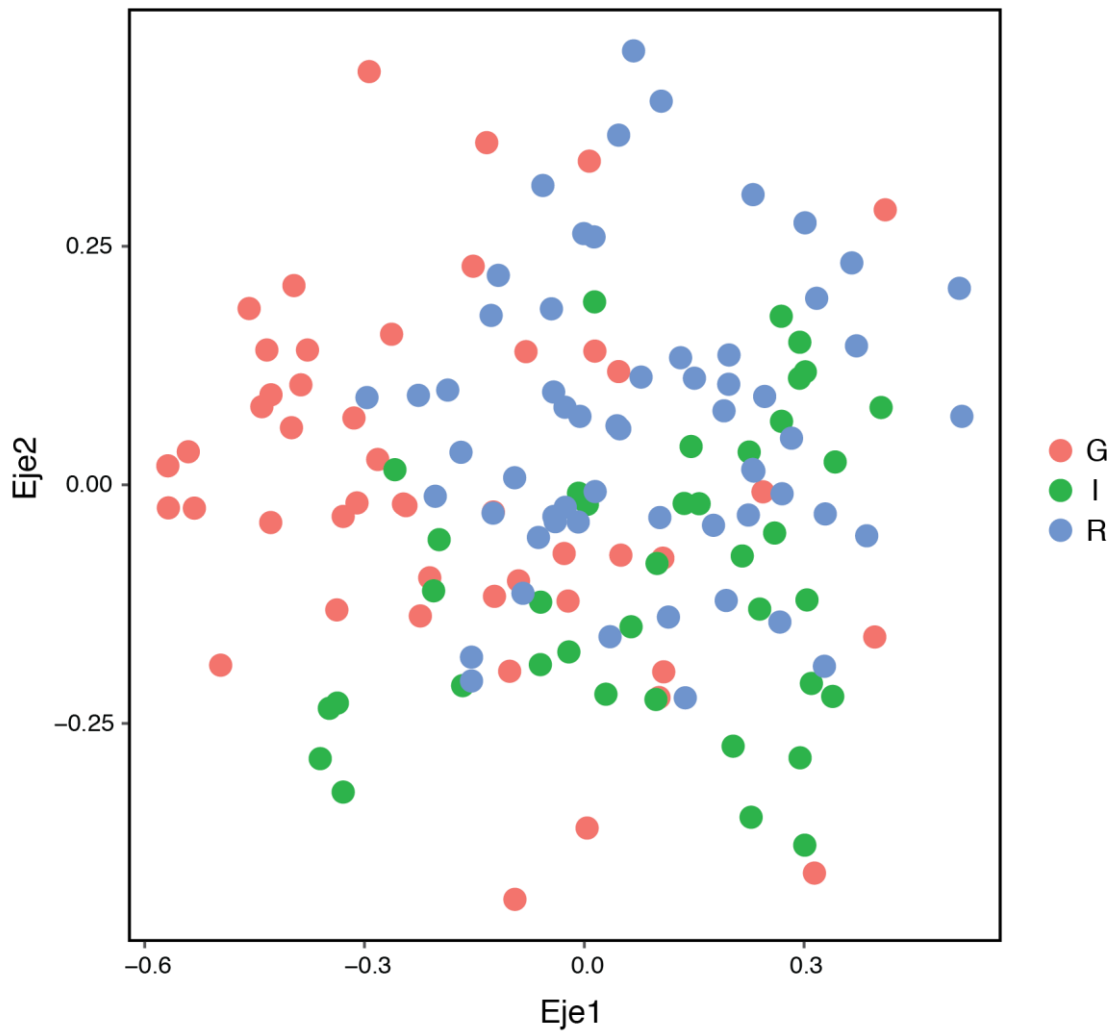


Fig. 3.10. Análisis de coordenadas principales (PCoA) de la composición del ensamble de aves de 145 puntos de muestreo en bosques de tala. Los dos primeros ejes explican un 22.2% de la variabilidad. Los puntos de colores representan sitios de muestreo de las 3 subregiones (G, I y R).

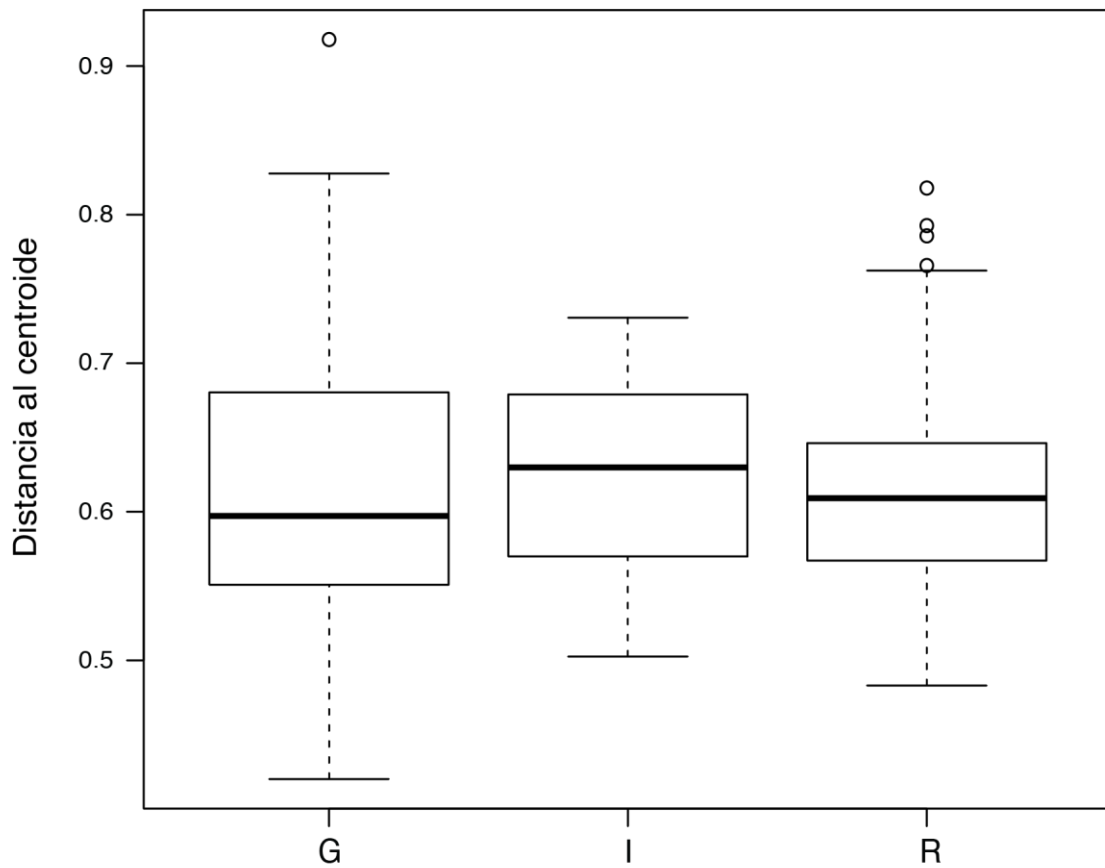
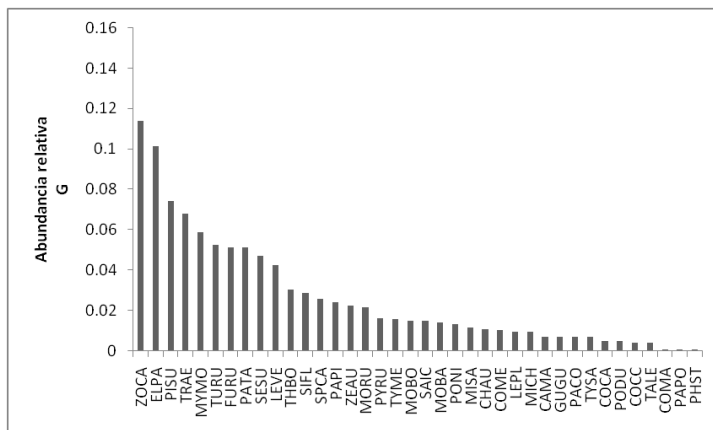
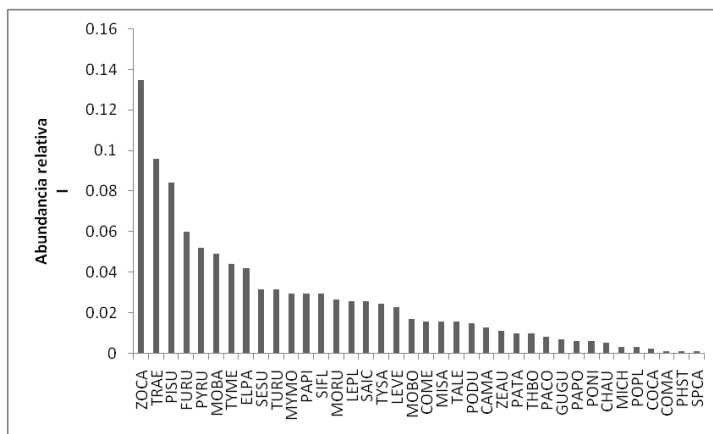


Fig. 3.11. Distancia al centroide de cada subregión (G, I y R), a partir de los grupos formados en un análisis de coordenadas principales (PCoA). De esta manera, se evalúa la homogeneidad de varianzas multivariadas, supuesto del análisis Permanova. Se representan las medianas, el rango intercuartil y los valores atípicos para cada caso.

a



b



c

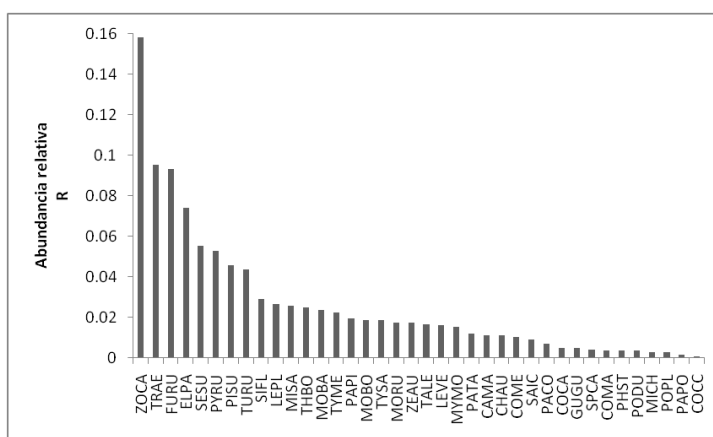


Fig. 3.12. Abundancia relativa de las distintas especies presentes en las subregiones G (a), I (b) y R (c). Ver códigos de especies en la Tabla 3.3.

Especie	IndVal	p-valor	Subregión
<i>Patagioenas picazuro</i>	0.52	0.001	G
<i>Elaenia parvirostris</i>	0.44	0.001	G
<i>Sporophila caerulescens</i>	0.38	0.001	G
<i>Turdus rufiventris</i>	0.35	0.015	G
<i>Leptotila verreauxi</i>	0.32	0.002	G
<i>Myiopsitta monachus</i>	0.25	0.017	G
<i>Poospiza nigrorufa</i>	0.21	0.002	G
<i>Zenaida auriculata</i>	0.21	0.043	G
<i>Milvago chimango</i>	0.11	0.049	G
<i>Coccyzus melacoryphus</i>	0.09	0.018	G
<i>Tyrannus melancholicus</i>	0.43	0.001	I
<i>Pitangus sulphuratus</i>	0.33	0.037	I
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	0.29	0.027	I
<i>Agelaioides badius</i>	0.28	0.006	I
<i>Tyrannus savana</i>	0.23	0.012	I
<i>Satrapa icterophrys</i>	0.23	0.014	I
<i>Polioptila dumicola</i>	0.18	0.003	I
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	0.11	0.017	I
<i>Furnarius rufus</i>	0.39	0.004	R
<i>Zonotrichia capensis</i>	0.37	0.037	R

Tabla 3.4. Evaluación de la existencia de especies indicadoras y detectoras en talares del sur de la Bahía de Samborombón. Se presenta las especies con índice IndVal significativo para las tres subregiones (G, I y R). Una especie es considerada indicadora si posee un IndVal significativo (p -valor <0.05) y mayor a 0.7 y detectora si en cambio su índice se ubica entre 0.4 y 0.7.

Discusión

A escala regional, la vegetación de los talares del sur de la Bahía de Samborombón presenta un patrón discontinuo que se corresponde con las antiguas líneas de costa. Si se siguen estas líneas de relieve positivo, es posible deducir que la superficie cubierta de talar fue en el pasado mucho mayor que la actual (ver Capítulo II, Fig. 2.7.). Esto coincide con lo expresado por Mateucci (2012) para el norte de la provincia de Buenos Aires que supone que los talares debieron tener una mayor distribución que la actual a juzgar por la extensión de los cordones conchiles y de las barrancas. En general, la región muestra poca cobertura del estrato arbustivo y esto probablemente esté relacionado a la actividad ganadera que se desarrolla en la zona.

Las subregiones poseen características particulares de la vegetación. La superficie cubierta de bosque aumenta desde la costa hacia el interior, teniendo la subregión R la menor superficie y G la

máxima. Solamente la subregión G presenta una cobertura importante de *S. buxifolia*, habiendo en este único sitio una codominancia de *C. ehrenbergiana* y *S. buxifolia*. No es posible saber a partir de este estudio si la ausencia de *S. buxifolia*, tanto en R como I, se debe a un proceso de tala selectiva o si las condiciones del suelo (menos desarrollado hacia la costa) no permiten su crecimiento. Sin embargo, dada la alta capacidad de rebrote de *S. buxifolia* luego de ser talado observado en la subregión G (obs. personal), posiblemente su ausencia se deba a las diferencias edáficas entre subregiones. Asimismo, el resto de las leñosas acompañantes también cambian su abundancia entre subregiones. *J. rhombifolia*, está presente tanto en I como en R, pero disminuye drásticamente su cobertura en G.

El patrón de cobertura de bosque en un radio de 100 m difiere al obtenido en un radio de 20 m. A escala de paisaje aumenta la cantidad de bosque desde la costa hacia el interior, pero no así a escala local donde sólo fue mayor la cobertura en I con respecto a la subregión R no pudiéndose diferenciar ninguna de las dos de G. Por lo tanto, estas variables se comportan de manera no congruente, cambiando según la escala de análisis.

El perfil de la vegetación no varió sustancialmente entre subregiones, sin embargo, la subregión de mayor cercanía a la costa (R) presentó una menor altura de la vegetación que el resto. Es posible que esto se deba a un menor desarrollo del suelo en la subregión menos antigua en términos geológicos, a una explotación diferencial de los árboles más cercanos a las ciudades o también a la influencia más marcada de los vientos en las proximidades de la línea de costa que se ha visto puede ser un factor que modifique la altura de los árboles (Thomas et al. 2015).

El análisis de componentes principales basado en las características de la vegetación no reveló claras separaciones entre las subregiones, sino más bien un gradiente guiado en gran parte por el porcentaje de cobertura de leñosas en los 20 m de radio y la cantidad de toques de la vegetación en altura. Los puntos de muestreo de la subregión I quedaron ubicados en los cuadrantes superiores, caracterizados principalmente por la nula cobertura de *S. buxifolia* y una menor riqueza de especies de plantas leñosas (Fig. 3.6.).

A partir del relato de los pobladores del lugar, se pudo conocer la historia de manejo de ciertos sectores de bosque. Algunos de estos sitios fueron sometidos a tala rasa en el pasado, incluso uno de los parches de bosque fue talado a tala rasa sucesivas veces y los tocones de *S. buxifolia* envenenados para evitar su rebrote. A pesar de estos esfuerzos, el monte rebrotó, lo que evidencia la alta resiliencia de estos bosques. Los parches con esta historia de manejo, se caracterizan por la presencia casi exclusiva de *S. buxifolia*, los mismos tienen una forma de vida arbustiva, no pudiéndose distinguir un fuste principal, haciendo imposible medir el diámetro a la altura del pecho (DAP). Estos montes son de baja altura y, si poseen varios años de rebrote, son prácticamente impenetrables. Esto coincide con lo

encontrado por Cueto y Lopez de Casenave (2000a) en donde la vegetación de un bosque explotado en relación a uno conservado era dominada por *S. buxifolia* con una muy baja cobertura de *C. ehrenbergiana*. Por lo tanto, la presencia exclusiva de *S. buxifolia* en esta región, marcaría un sitio en el que probablemente hubo tala rasa en el pasado. Este tipo de puntos quedaron principalmente ubicados en el cuadrante inferior izquierdo del PCA (Fig. 3.6.).

Por otro lado, en el trabajo de Cueto y Lopez de Casenave (2000a) se evidenció que la vegetación de un bosque explotado era más baja comparada con uno conservado, por lo que se asoció un mayor grado de conservación con la altura del bosque. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que en el caso particular del sur de la Bahía de Samborombón, la altura de los árboles podría estar relacionada con el tipo de suelo o el régimen de vientos y no necesariamente con la presencia pasada de tala selectiva y el rebrote de las especies. De todas formas, si además se tiene en cuenta lo mencionado anteriormente sobre las características de los bosques sometidos a tala rasa, se puede concluir que los puntos de bosque ubicados en el extremo inferior izquierdo del PCA, caracterizados por una baja altura, baja cobertura de *C. ehrenbergiana* y alta cobertura de *S. buxifolia* presentan el estado de conservación más pobre en cuanto a su vegetación de la región.

La región del sur de la Bahía de Samborombón presenta una riqueza de aves menor que la encontrada en bosques de tala del norte. En Magdalena se registraron 66 especies (Cueto y Lopez de Casenave 2000b, Horlent et al. 2003, Zamorano et al. 2009) y en Escobar 63 (Fernández 2006) en ambos casos sin tener en cuenta las especies rapaces. Aquí se registraron 48 especies no rapaces lo cual marca una pérdida o reducción del número de especies presentes en los talaes. La riqueza de aves total y por punto, así como la abundancia de aves por punto no varió entre las subregiones ni entre años. La identidad de las especies presentes en las distintas subregiones se mantuvo entre las mismas, siendo *Z. capensis* la especie más abundante en todos los casos. La mayor diferencia pareciera radicar en la abundancia relativa de las especies entre subregiones. Se identificaron especies detectoras, *P. picazuro* y *E. parvirostris* para la subregión G y *T. melancholicus* para la I, aunque ninguna estuvo lo suficientemente asociada como para ser considerada indicadora. Del total de especies de aves no rapaces registradas el 20.8% fue considerada especialista de bosque.

Si bien los montes de tala en esta región presentan distintos grados de disturbio, su estado de conservación en general es bueno ya que no se han detectado, en gran parte de los casos, árboles recientemente talados ni especies exóticas. Esto coincide con lo presentado en las conclusiones de la comisión de “Áreas prioritarias para la conservación de talaes” (Mérida y Athor 2006), que consideró que el estado de conservación de los talaes es “bueno” o “muy bueno” en las estancias La Isolina (actualmente subdividida en distintas estancias), El Palenque y Los Ingleses (correspondiente a la

subregión G) y en la Bahía de Samborombón, partido de General Lavalle (correspondiente a las subregiones R e I). Sin embargo, existen amenazas, dado que se encontró un foco de *C. australis* en la subregión I y en los años posteriores a los censos se comenzó a detectar la presencia de *Sturnus vulgaris* en la zona (Carro et al. 2014).

Este trabajo constituye el primero en describir el ensamble de aves y las características de la vegetación leñosa de los talares del sur de la Bahía de Samborombón. Los resultados encontrados demuestran que existe una gran diversidad de flora y fauna en el sitio y que posee un alto valor de conservación. Sin embargo, dadas las características de la región, con poco relieve positivo y su cercanía a centros urbanos, estos talares se encuentran expuestos a amenazas, siendo vulnerables frente a la ganadería, el desmonte y la introducción e invasión por especies exóticas. En este trabajo, se evidenció que existen diferencias en estructura y composición de la vegetación y también en la composición de los ensambles de aves entre las tres subregiones. Si bien hay más superficie de bosque cubierta en la subregión G, por ejemplo, hay especies de aves que se encuentran más representadas en I, o ciertas especies de leñosas que sólo están cerca de la costa y no en el interior. Dadas estas diferencias, ante una eventual propuesta de área de reserva estricta, debería tenerse en cuenta la heterogeneidad espacial de esta región.

Capítulo IV

Estructura del ensamble de aves de los bosques de tala del este de la provincia de Buenos Aires y su relación con la composición y configuración de la vegetación

“Bárbaros, dirán (nuestros hijos), que han desnudado la tierra después de haber vegetado en ella inútilmente, de las plantas más preciosas que la naturaleza bienhechora había hecho producir, envidiosos de que os sobreviviesen estos soberbios vegetales, no quiso vuestra mano exterminadora dejar en pie una sola planta que arguyese vuestra desidia e ignorancia”

Cita de Hipólito Vieytes, 1804, extraída de Brailosvsky y Foguelman 1991

Introducción

La composición y configuración de la vegetación tienen una gran influencia sobre las aves (Rotenberry y Wiens 1980, Cody 1985, Wiens 1989a, Skowno y Bond 2003, Díaz 2006, Caprio et al. 2009, Lacoretz et al. 2012), dado que constituye el principal elemento de su hábitat (Lee y Rotenberry 2005 y citas allí). Las características de la vegetación pueden determinar la disponibilidad de alimento, de sitios de nidificación y percha, así como también la presencia de refugio frente a depredadores (Cody 1985, Wiens et al. 1987). Si bien ha existido una disputa sobre si lo más influyente es la composición (e.g., Hildén 1965, Wiens 1969, Rotenberry y Wiens 1980) o las características fisonómicas de la vegetación (Smith 1977, Rotenberry y Wiens 1980, Hino 1985), muchos concuerdan que la importancia de éstas depende de la escala de análisis (Rotenberry 1985, Wiens et al. 1987, MacNally 1990) siendo posible que ambas sean influyentes (Bersier y Meyer 1994).

A escala local, mayores riquezas y abundancias de especies de aves han sido asociados con árboles más viejos (y por lo tanto más altos) y a mayores coberturas de la vegetación (Poulsen 2002), así como también a una mayor heterogeneidad de la misma (Fleishman et al. 2003), debido a un aumento de los microhábitats disponibles (hipótesis de heterogeneidad ambiental, Tews et al. 2004 y citas allí). A su vez, a escala de paisaje se espera que estos atributos comunitarios aumenten con la superficie cubierta por hábitat (cantidad de hábitat), debido al efecto del área muestreada (en inglés, "sample area effect") por el cual a mayores cantidades de hábitat habrá más abundancia y por lo tanto más riqueza de especies (hipótesis de cantidad de hábitat o en inglés "hábitat amount hypothesis", Fahrig 2013).

La composición del ensamble de aves también se espera que varíe con las características de la vegetación a escala local (Rotenberry 1985, Fleishman et al. 2003, Hasui et al. 2007) y de paisaje (Major et al. 2001, Ikin et al. 2014). A distintas escalas, si consideramos que la selección de hábitat es un proceso jerárquico, los individuos utilizarían claves particulares del ambiente para decidir dónde establecerse (Johnson 1980, Jones 2001). En este contexto, es posible que las distintas especies de aves, una vez seleccionado el ambiente a habitar, elijan distintas características de la vegetación, como cuánto de ese ambiente es suficiente para desarrollar un territorio, y dentro de éste las características del sitio de nidificación, alimentación o percha (teoría jerárquica o en inglés "hierarchy theory", O'Neill 2005 y citas allí). Estos usos diferenciales del ambiente, conllevarían diferencias en composición al evaluar a un nivel comunitario en sitios con distinta estructura y composición de la vegetación.

Por lo tanto, para entender la estructuración de los ensambles de aves en cuanto a la abundancia de individuos, su número de especies y composición, no sólo importarían las características de la vegetación a escala local (composición y estructura), sino que también podría tener relevancia el

contexto en el cual se evalúa el ensamble a una escala más amplia (Leyequién et al. 2010, Ikin et al. 2014, Carrara et al. 2015). Si bien este tipo de estudios suele realizarse en sistemas fragmentados (e.g., Major et al. 2001, Andrade-Núñez y Aide 2010, Chambers et al. 2016), no hay muchos ejemplos en sistemas naturalmente heterogéneos a nivel comunitario (pero ver, Harrison et al. 2006, Miller et al. 2015).

Los ensambles de aves de bosques de tala (bosques dominados por *Celtis ehrenbergiana*) han sido estudiados a escala local (Cueto y Lopez de Casenave 2000a) y de paisaje (Horlent et al. 2003), en el norte de la Bahía de Samborombón. Cueto y Lopez de Casenave (2000a) encontraron que la riqueza de aves era mayor en un parche de bosque conservado comparado con uno explotado y que esto estaba relacionado con una mayor altura de la vegetación en el primero. Asimismo, estos autores encontraron diferencias en la composición entre ambos tipos de parches. Por otra parte, Horlent et al. (2003) hallaron que el área de bosque que rodeaba al punto de censo no se correlacionaba significativamente con la riqueza de aves, aunque sí con la composición de las mismas. Más allá de la importancia de estos resultados, la idea de que la estructura del ensamble de aves del talar pueda estar afectada por procesos que están actuando a distintas escalas hace que sea necesario evaluar la importancia de los mismos en forma conjunta, integrando estas escalas espaciales. A su vez, a pesar del buen estado de conservación que poseen los talares del sur de la Bahía de Samborombón (ver Capítulo III), los ensambles de aves de bosque no han sido estudiados en función de las características de la vegetación. Dado que los talares están fuertemente amenazados es necesario conocer cómo se relacionan con el ensamble de aves de bosque para poder proponer medidas de manejo adecuadas.

El objetivo de este Capítulo es estudiar la relación entre la abundancia, la riqueza y la composición del ensamble de aves de los talares del sur de la Bahía de Samborombón y las características de la vegetación a escala local y de paisaje en forma conjunta. Se espera que a escala local, una mayor altura de la vegetación, mayor porcentaje de cobertura de bosque y mayor heterogeneidad de la vegetación estén asociados a una mayor riqueza y abundancia de aves. A su vez, se espera que a mayor cantidad de hábitat a escala de paisaje sean mayor la riqueza y la abundancia. Por último, se espera que la composición también varíe según la estructura del bosque a escala local y de paisaje.

Métodos

Sitio de estudio

El presente trabajo se realizó los bosques de tala del sur de la Bahía de Samborombón ubicados en el Parque Nacional Campos del Tuyú y en estancias privadas del partido de General Lavalle (ver Capítulo II; Fig. 3.1.).

Relevamiento de Vegetación

En un total de 145 puntos distribuidos en las subregiones R, I y G (ver Capítulo III; Fig. 3.1.) se obtuvo la cobertura horizontal y la estructura vertical de la vegetación en un radio de 20 m alrededor del punto (escala local) y la superficie cubierta de bosque alrededor del punto en un radio de 100 m (escala de paisaje). Con las variables estructurales locales, se realizó un análisis de componentes principales ("PCA" según sus siglas en inglés, "Principal Component Analysis"; ver Capítulo III).

Relevamiento de Aves

Durante la primavera de los años 2011-2013, en los mismos puntos donde se efectuaron los muestreos de vegetación, se realizaron censos de aves. Los censos fueron puntos de radio fijo (20 m), evitando días lluvia y ventosos (Bibby et al. 1998), realizándose un total de dos visitas por punto, en dos años distintos, que pueden o no haber sido consecutivos (ver Capítulo III).

Análisis de datos

A partir de los datos obtenidos de los censos de vegetación y de aves detallados en el Capítulo III (n=145), se analizó la relación existente entre el ensamble de aves y la estructura de la vegetación. Para reducir el número de variables estructurales de la vegetación a escala local y evitar incorporar variables colineales a los modelos explicativos (Freckleton 2011) se utilizaron los dos primeros componentes del PCA (ver Capítulo III) como variables explicativas para los subsiguientes análisis. A escala de paisaje se tuvo en cuenta la variable superficie cubierta de bosque alrededor del punto en un radio de 100 m.

Se evaluó la asociación entre las variables riqueza y abundancia y las características de la vegetación a escala de paisaje y local a través de modelos lineales generalizados ("GLM", según sus siglas en inglés, "generalized linear model"). La abundancia resultó de la suma de ambas visitas al punto y la riqueza del número acumulado de especies encontradas en las dos visitas, no se evaluó estas variables por año ya que en el Capítulo III no resultó importante. Entonces, se evaluó la abundancia con un modelo lineal generalizado suponiendo una distribución de errores binomial negativa ya que se encontró una sobredispersión significativa, y en el caso de la riqueza se aplicó un GLM suponiendo una

distribución de errores de Poisson (Zuur et al. 2013). En ambos ajustes se utilizó la función de enlace logarítmica (log). Las variables explicativas fueron el área cubierta por bosque en un radio de 100 metros transformada al logaritmo (dado su distribución marcadamente asimétrica) y los dos primeros componentes del PCA que resumieron las variables altura máxima de la vegetación, altura promedio de la vegetación, cobertura de *Scutia buxifolia*, *Jodina rhombifolia*, *C. ehrenbergiana* y gramíneas, el porcentaje de cobertura de leñosas en un radio de 20 m, la cantidad de toques de la vegetación en altura y la riqueza de leñosas (estas últimas dos indican heterogeneidad vertical y horizontal del ambiente, ver Capítulo III). Dentro de las variables explicativas se agregó el término cuadrático del área cubierta por bosque en un radio de 100 metros dado que esta variable no se relaciona linealmente con las variables respuesta (Apéndice 4.1). Debido a las diferencias de unidades de las variables explicativas, las mismas fueron estandarizadas (Zuur et al. 2009), y en el caso particular de la variable área cubierta por bosque en un radio de 100 metros, esta variable fue estandarizada y luego elevada al cuadrado (Schielzeth 2010). No se incluyó la variable explicativa “subregión” ya que no se obtuvieron diferencias significativas entre subregiones tanto para riqueza como para abundancia (ver Capítulo III).

La importancia de las variables explicativas fue determinada en el marco de la teoría de la información, examinando distintas hipótesis de manera simultánea e identificando el mejor modelo a través de criterios de información (i.e., inferencia de múltiples modelos; Anderson et al. 2000, Burnham y Anderson 2002, Grueber et al. 2011). El criterio de información utilizado al comparar modelos fue el de Akaike corregido por tamaño de muestras pequeño (AICc; Hurvich y Tsai 1989). Los modelos incluyeron todas las combinaciones posibles de variables a escala local (componente 1, componente 2) y de paisaje (cobertura de bosque en un radio de 100 m y su término cuadrático que fue solamente agregado en conjunto con el término lineal). Dado que el “peso” del mejor modelo, para ambas variables respuesta, fue menor a 0.9 se procedió a realizar el método de modelo promedio (Grueber et al. 2011), en el que se tiene en cuenta la incerteza de la selección de modelos para obtener una estimación de parámetros más robusta (Burnham y Anderson 2002). En este método, se calculan los parámetros estimados a partir de un promedio ponderado, siendo los más importantes los modelos que contribuyen con mucha información acerca de la varianza de la variable respuesta. Se promediaron aquellos modelos que poseyeran un delta AICc menor a 4 con respecto al mejor modelo. El método del promedio natural (“natural average” en inglés) se utilizó para calcular los estimadores de los parámetros para cada variable explicativa (Burnham y Anderson 2002). En el modelo final se incluyeron aquellas variables predictoras cuyos intervalos de confianza para sus estimadores promedio no incluyeran al cero con una confianza del 95% (Burnham y Anderson 2002). Para el modelo con menor AICc, se calculó el pseudo R^2 que puede ser interpretado como la reducción relativa de devianza debido a las variables predictoras (Heinzi y Mittlböck 2003).

Para dichos modelos, se pusieron a prueba los supuestos de homogeneidad de varianza y distribución normal de los residuos. La colinealidad fue evaluada a través de los factores de inflación de la varianza (“VIF”, por sus siglas en inglés, “variance inflation factor”), el máximo VIF ingresado en los GLM fue de 1.6. Todas las variables consideradas fueron, por lo tanto, estadísticamente independientes y no se invalidan los supuestos por causa de la multicolinealidad (Zuur et al. 2013). Asimismo, para descartar la existencia de dependencia espacial entre los puntos de muestreo, se evaluó la presencia de autocorrelación espacial en los residuos de los modelos finales para ambas variables respuesta a través de un correlograma spline (Cliff y Ord 1981, Bjørnstad y Falck 2001, McAlpine et al. 2006, Rhodes et al. 2009).

Con el fin de determinar la asociación entre la composición de especies por punto y las características de la vegetación a escala de paisaje y local, se realizaron dos análisis multivariados. En ambos casos, la matriz de sitios por especies fue modificada con la transformación de Hellinger que consiste en dividir a cada abundancia por la sumatoria de las abundancias de las especies presentes en el sitio al que pertenece ese dato y luego calcular la raíz cuadrada (Legendre et al. 2005). A su vez, las variables de estructura de la vegetación, es decir, el logaritmo de la cantidad de bosque en un radio de 100 m, la altura máxima de la vegetación, la altura promedio de la vegetación, la cobertura de *S. buxifolia*, *J. rhombifolia*, *C. ehrenbergiana* y gramíneas, el porcentaje de cobertura de leñosas en un radio de 20 m, la cantidad de toques de la vegetación en altura y la riqueza de leñosas, fueron estandarizadas para su posterior utilización en ambos análisis multivariados.

En primer lugar, se evaluó esta asociación a través de un análisis de redundancia (“RDA”, según sus siglas en inglés, “redundancy analysis”; Quinn y Keough 2002). El RDA es un análisis de ordenamiento cercano al PCA, ya que ambas técnicas muestran la distancia euclídea entre objetos en los biplots. La diferencia radica en que en el RDA el ordenamiento es directo, o sea que está restringido por las variables explicativas, en este caso las variables de estructura de la vegetación. Se calculó el R^2 y el R^2 ajustado, ya que el primero se considera sesgado (Peres-Neto et al. 2006, Borcard et al. 2011). El análisis de permutación para evaluar la importancia de los ejes del ordenamiento en la explicación de la varianza se realizó con 1000 permutaciones.

En segundo lugar, se realizó un árbol de regresión multivariado (“MRT”, según sus siglas en inglés, “multivariate regression tree”), que consiste en un análisis de clasificación directo. La descripción en detalle de este análisis puede encontrarse en el trabajo de De’ath (2002). El MRT produce una clasificación que minimiza la relación entre la sumatoria de la suma de cuadrados dentro del grupo de todos los grupos y la suma de cuadrados del error. Sin embargo, esto muchas veces resulta en un árbol con muchas ramas que sobreparametriza los datos, y por lo tanto se requiere algún tipo de “poda” del

árbol. Por esta razón, se realiza una validación cruzada para encontrar el tamaño de árbol óptimo basado en el error relativo (“CVRE”, según sus siglas en inglés, “cross-validated relative error”). El CVRE es la relación entre la dispersión no explicada por el árbol y la dispersión total de las variables respuesta. El árbol elegido puede ser aquel con el menor CVRE, o el árbol con menos ramas dentro de un desvío estándar del de menor CVRE. En este trabajo se muestran ambos resultados. Esta validación fue repetida 100 veces para evaluar la consistencia de las soluciones. Una vez obtenidos estos dos árboles, los resultados para cada rama fueron evaluados a través de una prueba IndVal (Dufrene y Legendre 1997) en búsqueda de especies indicadoras o detectoras (ver Capítulo III).

Programas y paquetes estadísticos utilizados

Los análisis fueron realizados con el programa R versión 3.4.1 (R Core Team 2017). La estandarización de las variables explicativas y la transformación de Hellinger de la matriz de composición de especies fueron realizadas con la función “decostand” del paquete “vegan” (Oksanen et al. 2017). Los modelos GLM con distribución binomial negativa se hicieron con la función “glm.nb” del paquete “MASS” (Venables y Ripley 2002) y los GLM con distribución de errores de Poisson a través de la función “glm” del paquete “stats” (R Core Team 2017). Se realizó inferencia de múltiples modelos con el paquete MuMIn (Barton 2018). Se construyó una tabla de selección de modelos a partir de la función “model.sel”. Se seleccionaron aquellos modelos con delta AIC menor a 4 a través de la función “get.models”. Se realizó un promedio de los coeficientes de los modelos previamente seleccionados, promediando el estimador sólo en los modelos que está presente, con la función “model.avg” (si el estimador no está presente en un modelo, no se considera el cero en el cálculo del promedio). Se determinó el intervalo de confianza del 95% para los parámetros del modelo a través de la función “confint” del paquete “stats” (R Core Team 2017). Se estimaron los pseudo R^2 a partir de la función “Dsquared” del paquete “modEvA” (Barbosa et al. 2017). Se calcularon los vif a partir de la función “vif” del paquete “car” (Fox y Weisberg 2011). Para producir los correlogramas se utilizó la función “spline.correlog” del paquete “ncf” (Bjornstad 2016).

El RDA se realizó con la función “rda” y el análisis de permutación con la función “anova.cca” ambas del paquete “vegan” (Oksanen et al. 2017). El MRT se realizó con la función “mvpart” del paquete del mismo nombre (De’Ath 2014), y el análisis IndVal con la función “indval” del paquete “labdsv” (Roberts 2016).

Resultados

La abundancia de aves por punto estuvo significativamente asociada a las variables estructurales y de composición de la vegetación a escala local y a la cantidad de hábitat a escala de paisaje (Tabla 4.1.,

Tabla 4.2). Hubo 2 modelos con un $\Delta AIC < 4$ (Tabla 4.1). Los estimadores promedio del modelo final están presentados en la Tabla 4.2. El pseudo R^2 para el mejor modelo fue de 0.28. Dado que ambos componentes del PCA fueron incluidos, la abundancia estaría asociada positivamente con el porcentaje de cobertura de bosque en 20 m de radio, la cantidad de toques en la vertical, la altura máxima y promedio, la cobertura de *C. ehrenbergiana* y la cobertura de gramíneas y negativamente con la cobertura de *S. buxifolia* y la riqueza de leñosas (ver Capítulo III). Esta relación sería independiente de la disposición espacial de los puntos relevados dado que los residuos del modelo no estuvieron autocorrelacionados espacialmente (Fig.4.1.a.).

Modelo	Intercepto	c100	c100 ²	Cp 1	Cp 2	gl	logLik	AICc	delta	peso
GLM.abu.nb.all	3.31	0.07	-0.06	0.05	0.05	6	-463.41	939	0	0.669
GLM.abu.nb.all5	3.31	0.10	-0.06		0.06	5	-465.42	941	1.85	0.265
GLM.abu.nb.all4	3.31	0.05	-0.07	0.06		5	-466.99	944	4.99	0.055
GLM.abu.nb.pai	3.32	0.09	-0.07			4	-469.95	948	8.75	0.008
GLM.abu.nb.all1	3.25	0.08		0.05	0.06	5	-470.27	951	11.54	0.002
GLM.abu.nb.all3	3.25	0.12			0.07	4	-472.32	953	13.5	0.001
GLM.abu.nb.all2	3.25	0.06		0.06		4	-475.01	958	18.87	0
GLM.abu.nb.loc	3.25			0.10	0.05	4	-475.33	959	19.52	0
GLM.abu.nb.loc1	3.25			0.10		3	-477.75	962	22.24	0
GLM.abu.nb.pai1	3.25	0.10				3	-478.17	963	23.09	0
GLM.abu.nb.loc2	3.26				0.05	3	-486.00	978	38.73	0
GLM.abu.nb.null	3.26					2	-488.12	980	40.9	0

Tabla 4.1. Modelos candidatos tenidos en cuenta para explicar la variación de abundancia entre puntos. AIC corresponde a las siglas en inglés de Akaike information criteria. c100: Cobertura de bosque en 100 m de radio, c100²: Cobertura de bosque en 100 m de radio elevado al cuadrado, Cp 1: componente 1 y Cp 2: componente 2, primeros dos componentes provenientes del PCA realizado en el Capítulo III. gl: grados de libertad.

Parámetro	Estimador	Desvío estándar	Intervalo de confianza		Importancia relativa
Intercepto	3.307	0.025	3.259	3.356	
Componente 1	0.048	0.024	0.001	0.095	0.72
Componente 2	0.056	0.020	0.016	0.096	1
c100	0.080	0.028	0.025	0.135	1
c100 ²	-0.063	0.017	-0.096	-0.030	1

Tabla 4.2. Coeficientes del modelo promedio, su desvío estándar y el intervalo de confianza del 95% de los predictores de la abundancia de aves por punto. c100: Cobertura de bosque en 100 m de radio, c100²: Cobertura de bosque en 100 m de radio elevado al cuadrado, componente 1 y componente 2: primeros dos componentes provenientes del PCA realizado en el Capítulo III.

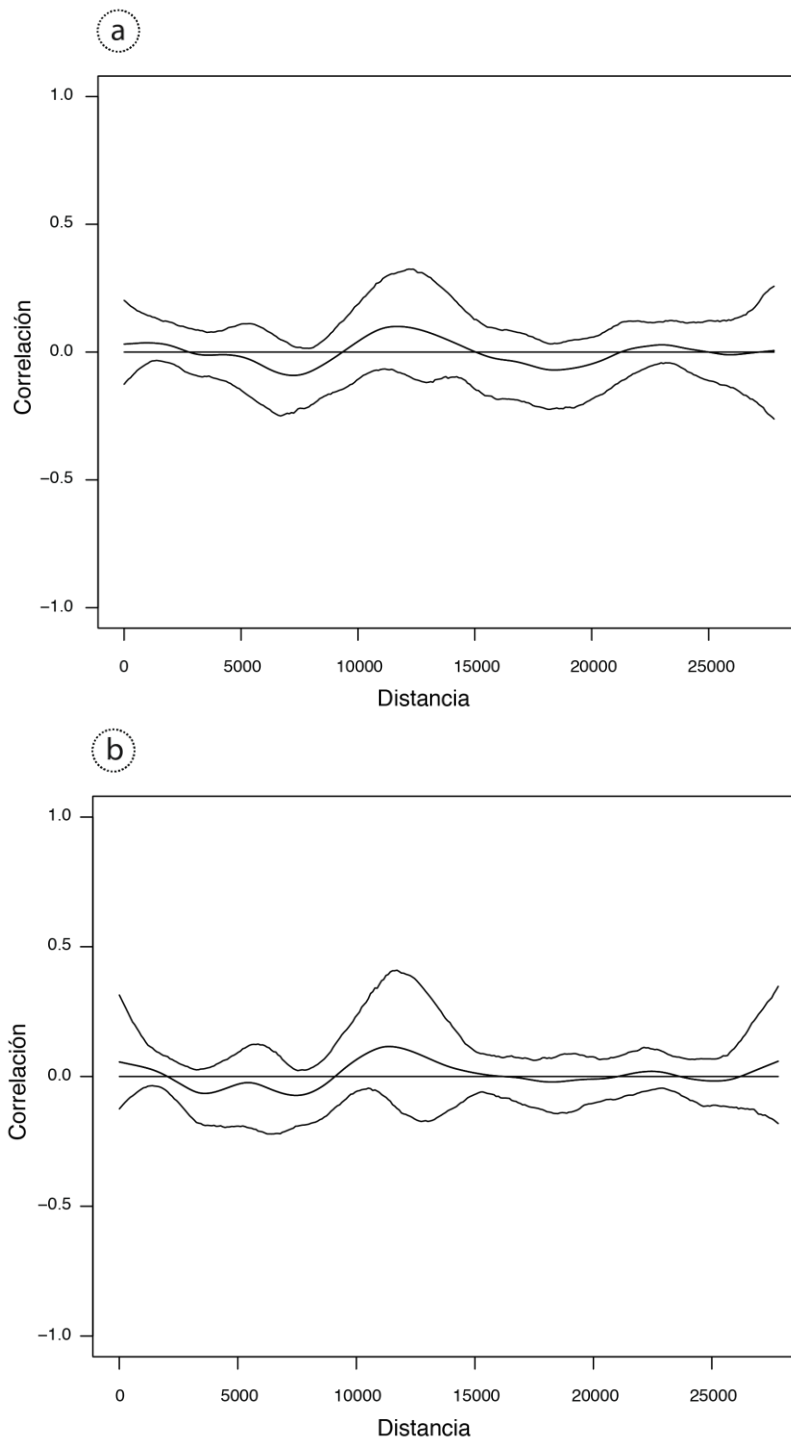


Fig. 4.1. Correlograma de los residuos del modelo final para las variables abundancia (a) y riqueza (b) de aves de talar.

Asimismo, la riqueza de especies de aves por punto también estuvo significativamente asociada a las variables estructurales y de composición de la vegetación a escala local y a la cantidad de hábitat a escala de paisaje (Tabla 4.3, Tabla 4.4). Hubo 4 modelos con un $\Delta AIC < 4$ (Tabla 4.3). Los estimadores

promedio del modelo final están presentados en la Tabla 4.4. El pseudo R^2 para el mejor modelo fue de 0.34. En este caso, sólo el componente 2 del PCA fue incluido en el modelo, por lo que la riqueza se asociaría positivamente principalmente con la altura promedio y la cobertura de gramíneas y negativamente con la cobertura de *S. buxifolia* y la riqueza de leñosas (Ver Capítulo III). Esta relación sería independiente de la disposición espacial de los puntos relevados dado que los residuos del modelo no estuvieron autocorrelacionados espacialmente (Fig.4.1.b.).

Modelo	Intercepto	c100	c100^2	Cp 1	Cp 2	gl	logLik	AICc	delta	peso
GLM.riq_all5	2.68	0.08	-0.09		0.06	4	-361.23	731	0	0.53
GLM.riq_all	2.68	0.06	-0.09	0.03	0.05	5	-360.70	732	1.09	0.308
GLM.riq_pai	2.69	0.06	-0.10			3	-364.17	735	3.76	0.081
GLM.riq_all4	2.69	0.04	-0.09	0.04		4	-363.11	735	3.76	0.081
GLM.riq_all3	2.60	0.10			0.07	3	-370.88	748	17.19	0
GLM.riq_all1	2.60	0.08		0.03	0.07	4	-370.23	749	18.01	0
GLM.riq_loc	2.60			0.08	0.05	3	-373.64	754	22.71	0
GLM.riq_all2	2.60	0.05		0.05		3	-374.24	755	23.9	0
GLM.riq_pai1	2.60	0.08				2	-375.64	755	24.62	0
GLM.riq_loc1	2.60			0.08		2	-375.97	756	25.28	0
GLM.riq_loc2	2.60				0.05	2	-379.46	763	32.27	0
GLM.riq_null	2.60					1	-381.82	766	34.92	0

Tabla 4.3. Modelos candidatos tenidos en cuenta para explicar la variación de riqueza entre puntos ordenados por AICc. AIC corresponde a las siglas en inglés de Akaike information criteria. c100: Cobertura de bosque en 100 m de radio, c100^2: Cobertura de bosque en 100 m de radio elevado al cuadrado, Cp 1: componente 1 y Cp 2: componente 2, primeros dos componentes provenientes del PCA realizado en el Capítulo III. gl: grados de libertad.

Parámetro	Estimador	Desvío estandar	intervalo de confianza		Importancia relativa
Intercepto	2.682	0.029	2.624	2.739	
Componente 2	0.055	0.024	0.008	0.102	0.84
c100	0.069	0.030	0.010	0.128	1
c100^2	-0.089	0.021	-0.131	-0.048	1
Componente 1	0.031	0.029	-0.025	0.088	0.39

Tabla 4.4. Coeficientes del modelo promedio, su desvío estándar y el intervalo de confianza del 95% de los predictores de la riqueza de aves por punto. c100: Cobertura de bosque en 100 m de radio, c100^2: Cobertura de bosque en 100 m de radio elevado al cuadrado, componente 1 y componente 2: primeros dos componentes provenientes del PCA realizado en el Capítulo III.

La composición de especies de aves por punto estuvo relacionada con las diferentes características de la vegetación a escala local y a la cantidad de hábitat a la escala de paisaje (Fig. 4.2., Fig.4.4., Fig.4.6.).

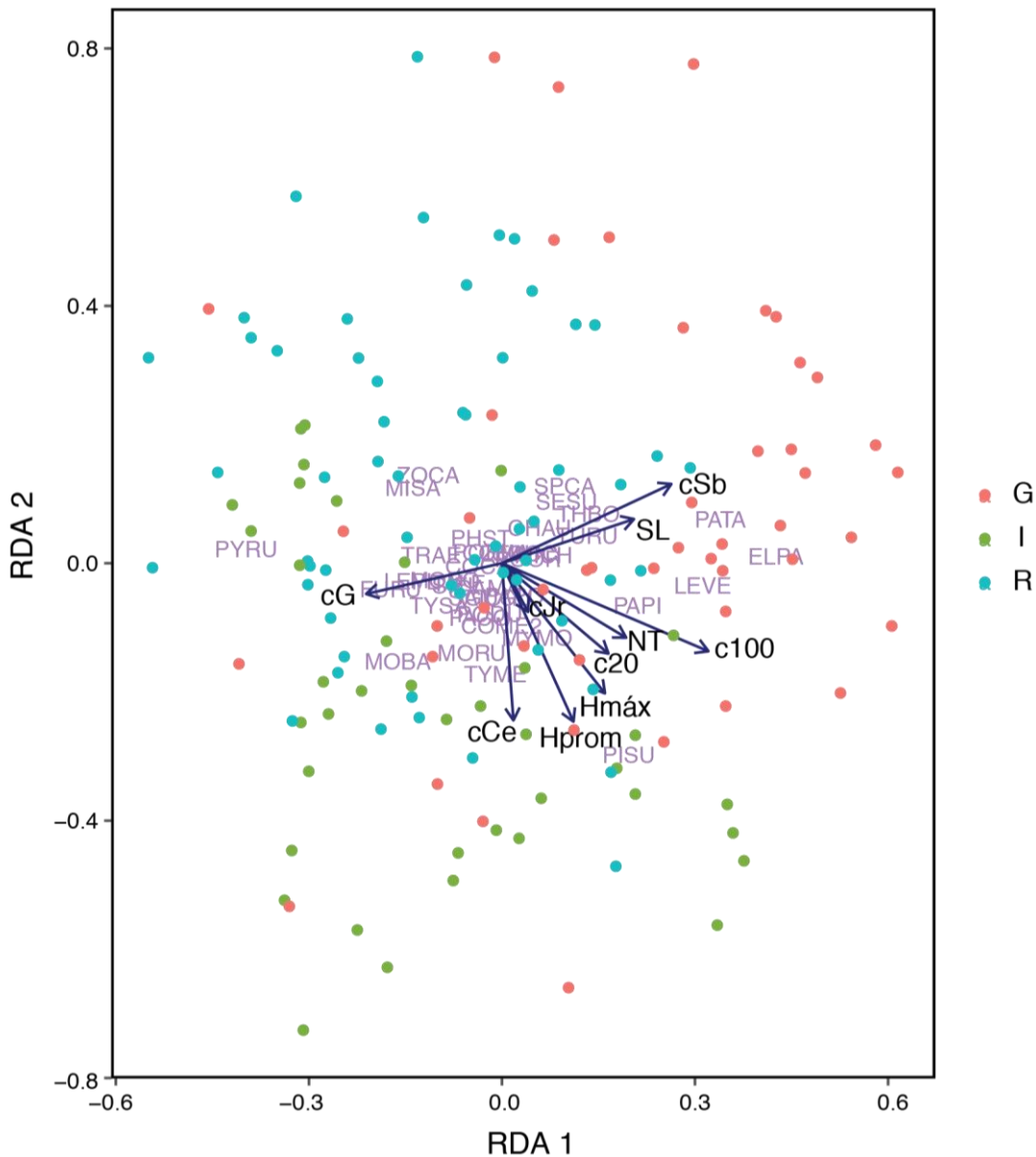


Fig. 4.2. Resultados del análisis de redundancia (RDA) basado en las abundancias de las especies de aves y las características de la vegetación a escala local y de paisaje. Los puntos de colores representan sitios de muestreo de las 3 subregiones (G, I y R), las letras las especies de aves (ver códigos de especies en la Tabla 3.3), las flechas las variables explicativas. Variables medidas en un radio de 20 m: cG: % cobertura de gramíneas, cCe: % cobertura de *C. ehrenbergiana*, cJr: % cobertura de *J. rhombifolia*, cSb: % cobertura de *S. buxifolia*, c20: % Cobertura de bosque, Hprom: altura promedio, Hmáx= altura máxima, NT: número de toques, SL: riqueza de leñosas. c100: Cobertura de bosque en 100 m de radio.

El RDA mostró la existencia de una fuerte asociación de la variable cobertura de bosque en 100 m de radio y cobertura de *S. buxifolia* con el eje 1, y una asociación negativa entre cobertura de *C. ehrenbergiana* y altura promedio del punto con el eje 2 (Fig. 4.2., Tabla 4.5.). Los 5 primeros ejes del RDA explicaron más varianza de la esperada en el análisis de permutación (Tabla 4.6.). Las variables de estructura explican un 20,53% de la variabilidad de la comunidad de aves, siendo el R² ajustado igual a 14,6%. De esto, el 72.7% está explicado con los dos primeros ejes del RDA, quedando un 15% de la variabilidad explicada, o un 10.6% si se considera el R² ajustado. Dada la alta explicación de los primeros dos ejes (72.7%) y para facilitar la interpretación de los resultados, sólo se analizaron éstos en detalles.

Variables	RDA1	RDA2
% Cob. <i>C. ehrenbergiana</i>	0.05	-0.68
% Cob. <i>S. buxifolia</i>	0.73	0.34
% Cob. <i>J. rhombifolia</i>	0.11	-0.21
% Cob. Gramínea	-0.59	-0.13
Hprom	0.31	-0.69
Hmáx	0.45	-0.56
Nro. de toques	0.54	-0.32
% Cob. 20m	0.46	-0.39
Riqueza de leñosas	0.57	0.19
Cob. 100m	0.89	-0.38

Tabla 4.5. Correlaciones de las características de la vegetación con los dos primeros ejes del RDA. Variables medidas en un radio de 20 m: cG: % cobertura de gramíneas, cCe: % cobertura de *C. ehrenbergiana*, cJr: % cobertura de *J. rhombifolia*, cSb: % cobertura de *S. buxifolia*, c20: % Cobertura de bosque, Hprom: altura promedio, Hmáx= altura máxima, NT: número de toques, SL: riqueza de leñosas. c100: Cobertura de bosque en 100 m de radio.

Eje	gl	Varianza	F	p-valor
RDA1	1	0.048	18.76	0.001
RDA2	1	0.016	6.39	0.001
RDA3	1	0.007	2.84	0.001
RDA4	1	0.004	1.65	0.01
RDA5	1	0.004	1.51	0.03
RDA6	1	0.003	1.07	0.36
RDA7	1	0.002	0.79	0.78
RDA8	1	0.002	0.70	0.88
RDA9	1	0.001	0.54	0.98
RDA10	1	0.001	0.38	1
Residual	134	0.340		

Tabla 4.6. Análisis de permutación para los ejes del RDA.

Las especies que estuvieron más asociadas al eje 1 fueron *Elaenia parvirostris*, *Patagioenas picazuro*, *Leptotila verreauxi* y *Setophaga pitiayumi* positivamente y *Pyrocephalus rubinus* negativamente. Con el eje 2 estuvieron relacionadas positivamente *Zonotrichia capensis*, *Sporophila caerulescens* y *Mimus saturninus* y negativamente *Pitangus sulphuratus* y *Tyrannus melancholicus* (Fig. 4.2.).

En el análisis MRT se obtuvieron dos árboles principales, siendo el primero el árbol más simple dentro de un desvío estándar del de menor CVRE (2 ramas) y el segundo el árbol con menor CVRE (5 ramas; Fig. 4.3.).

El árbol obtenido, siguiendo el criterio del más simple que está dentro de un desvío del que tiene menor CVRE, separó a los sitios en dos grupos (Fig. 4.4., Fig. 4.5.), siendo dividido por la variable cobertura de bosque en 100 m de radio. Las especies más asociadas a cada grupo en el primer árbol están representadas en la Tabla 4.7.

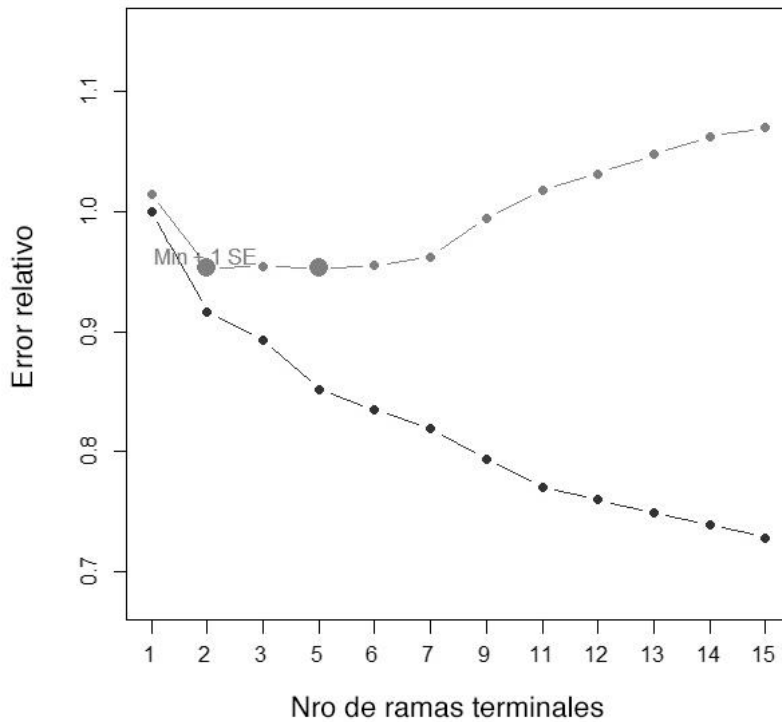


Fig. 4.3. Determinación de la cantidad de ramas de los árboles de regresión multivariados (MRT). Error relativo (en negro) y error relativo con validación cruzada (CVRE; en gris). Se muestran los dos tipos de árboles seleccionados con puntos de mayor tamaño, el primero corresponde al árbol más simple dentro de un desvío estándar del de menor CVRE (2 ramas) y el segundo el árbol con menor CVRE (5 ramas).

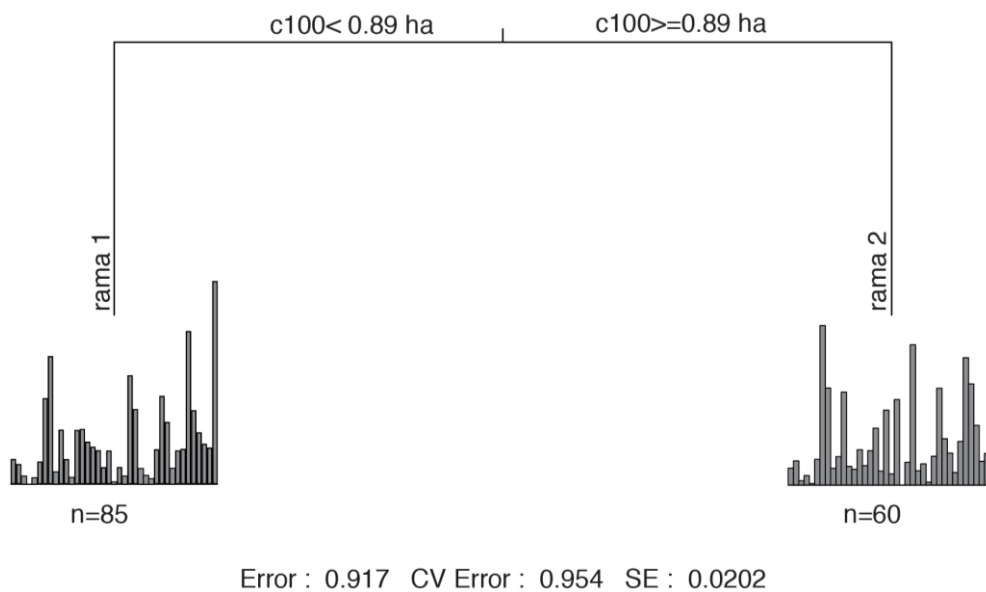


Fig. 4.4. Árbol de regresión multivariado (MRT) de dos ramas, incluyendo la composición de especies de aves (abundancia relativa) de cada rama. c100: Cobertura de bosque en 100 m de radio. n: cantidad de puntos de muestreo incluidos en cada rama.

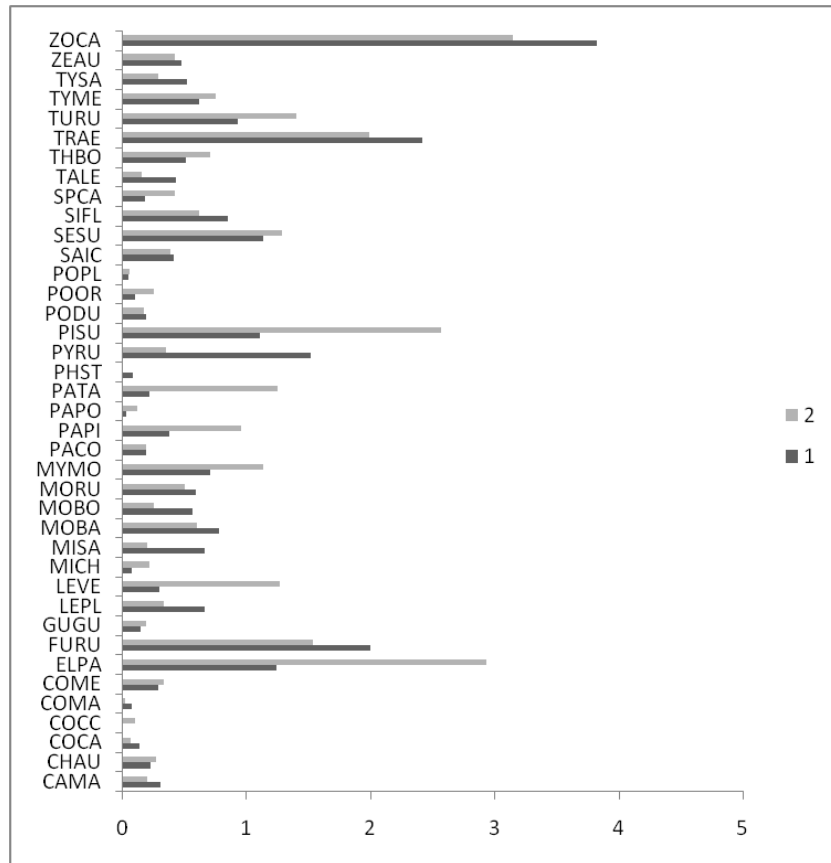


Fig. 4.5. Detalle de las abundancias promedio de las especies de aves por rama encontrados en el primer MRT. Rama 1: n=85, rama 2: n=60. Ver códigos de especies en la Tabla 3.3.

Especie	Rama	IndVal	p-valor
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	1	0.63	0.001
<i>Zonotrichia capensis</i>	1	0.55	0.004
<i>Furnarius rufus</i>	1	0.48	0.037
<i>Mimus saturninus</i>	1	0.34	0.002
<i>Leptasthenura platensis</i>	1	0.30	0.027
<i>Molothrus bonariensis</i>	1	0.24	0.036
<i>Tachycineta leucorrhoa</i>	1	0.23	0.012
<i>Elaenia parvirostris</i>	2	0.68	0.001
<i>Leptotila verreauxi</i>	2	0.61	0.001
<i>Pitangus sulphuratus</i>	2	0.61	0.001
<i>Patagioenas picazuro</i>	2	0.58	0.001
<i>Turdus rufiventris</i>	2	0.48	0.005
<i>Setophaga pitiayumi</i>	2	0.47	0.001
<i>Sporophila caerulescens</i>	2	0.19	0.029
<i>Poospiza nigrorufa</i>	2	0.15	0.033
<i>Milvago chimango</i>	2	0.13	0.039
<i>Coccyzus melacoryphus</i>	2	0.10	0.007
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	2	0.10	0.039

Tabla 4.7. Especies de aves con índice IndVal significativo para los 2 grupos generados en el primer MRT. Una especie es considerada indicadora si posee un IndVal significativo (p-valor<0.05) y mayor a 0.7 y detectora si en cambio su índice se ubica entre 0.4 y 0.7.

El segundo árbol generado correspondió al criterio alternativo, que consiste en seleccionar el árbol con menor CVRE. El mismo formó 5 grupos (Fig. 4.6., Fig. 4.7.) y de igual manera caso la división principal continuó siendo la cobertura de bosque en 100 m de radio. De los grupos de puntos con menos cantidad de bosque, se generaron dos grupos dependiendo de la riqueza de leñosas que poseyeran los sitios. La última división de esta rama separó del grupo con menor riqueza de leñosas, los puntos con presencia de *C. ehrenbergiana* de los que no poseían esta especie de leñosa. El segundo grupo (rama 2), representó sitios abiertos pero con presencia de *C. ehrenbergiana*, siendo *P. rubinus* su especie detectora (Tabla 4.8). Estos puntos estuvieron principalmente ubicados en las subregiones R e I, representando un 45,5% del total de los puntos (Tabla 4.9).

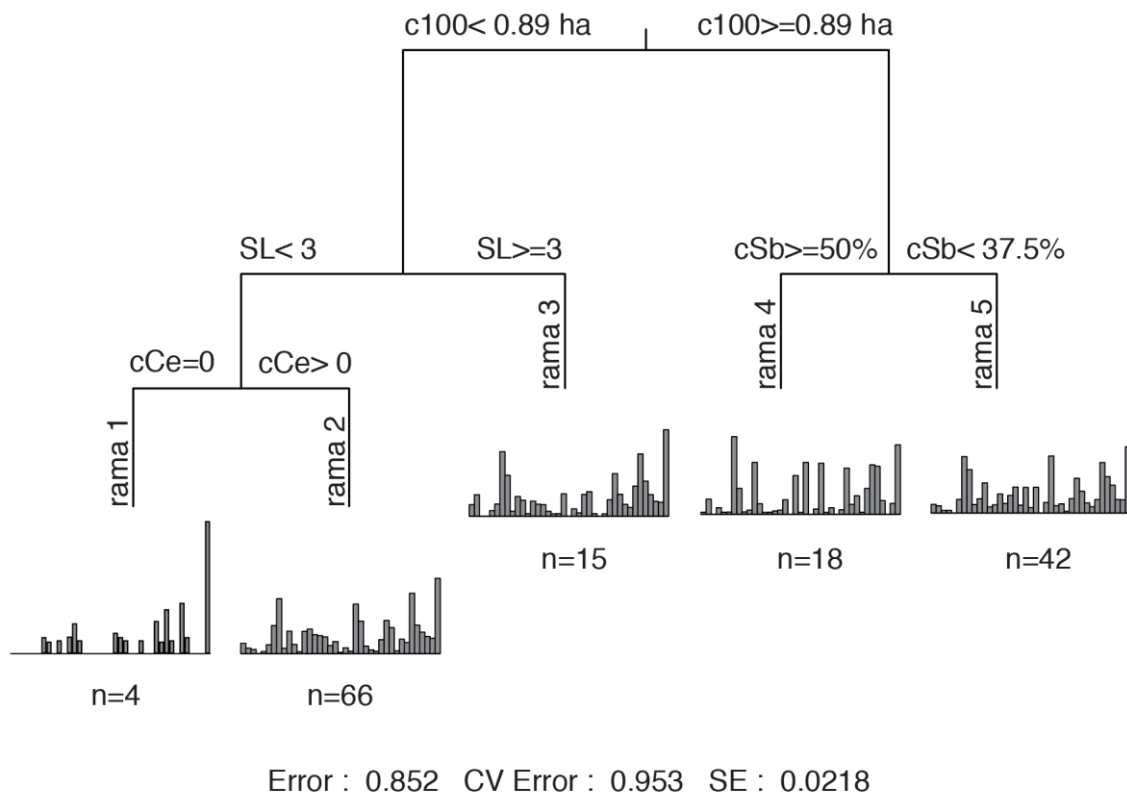


Fig. 4.6. Árbol de regresión multivariado (MRT) de 5 ramas, incluyendo la composición de especies de aves (abundancia relativa) de cada rama. c100: Cobertura de bosque en 100 m de radio, SL: riqueza de leñosas, cCe: % cobertura de *C. ehrenbergiana*, cSb: % cobertura de *S. buxifolia*. n: cantidad de puntos de muestreo incluidos en cada rama.

El tercer grupo (rama 3) se ubicó en el centro del ordenamiento, constituyendo un grupo heterogéneo, ya que reúne aquellos puntos que además de *C. ehrenbergiana* tuvieron otras especies leñosas presentes. Para este grupo no hubo especies indicadoras ni detectoras asociadas. La rama con mayor cantidad de bosque a escala de paisaje, se subdividió por el porcentaje de *S. buxifolia* presente. En el grupo con mayor porcentaje de *S. buxifolia*, el grupo 4, quedaron agrupados los puntos de censo principalmente correspondientes al paisaje G (Tabla 4.9.), siendo representado por las especies detectoras *E. parvirostris*, *L. verreauxi* y *P. picazuro* (Tabla 4.8), consideradas las 2 primeras especialistas de bosque (Tabla 3.3). El resto de los puntos, agrupados en la rama 5, representan sitios con mucha cobertura de bosque en un radio de 100 metros, pero que pueden tener o no presencia de *S. buxifolia*. En este grupo quedan representados sitios de las tres subregiones, al igual que lo que ocurría en la rama 2 (Tabla 4.9). Si bien algunos de estos grupos comparten una ubicación espacial, otros son una mezcla de sitios de las tres subregiones (Tabla 4.9).

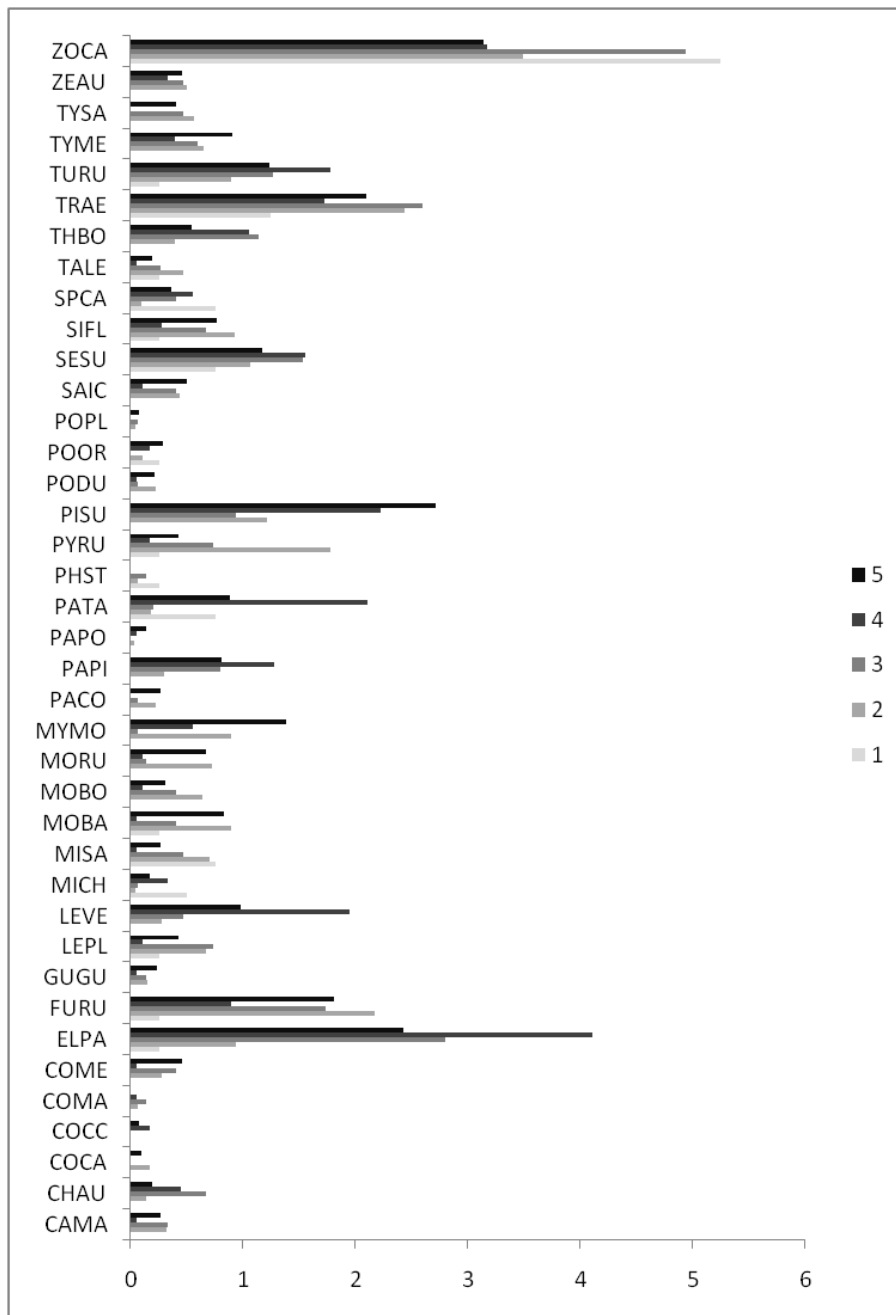


Fig. 4.7. Detalle de las abundancias promedio de las especies de aves por rama del segundo MRT. Rama 1: n=4, rama 2: n=66, rama 3: n=15, rama 4: n=18, rama 5: n=42. Ver códigos de especies en la Tabla 3.3.

Especie	Rama	IndVal	p-valor
<i>Zonotrichia capensis</i>	1	0.26	0.018
<i>Sporophila caerulescens</i>	1	0.26	0.037
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	2	0.46	0.001
<i>Leptotila verreauxi</i>	4	0.50	0.002
<i>Patagioenas picazuro</i>	4	0.46	0.009
<i>Elaenia parvirostris</i>	4	0.40	0.001
<i>Setophaga pitiayumi</i>	4	0.33	0.025
<i>Pitangus sulphuratus</i>	5	0.34	0.017

Tabla 4.8. Especies con índice IndVal significativo para los 5 grupos generados en el segundo MRT. Una especie es considerada indicadora si posee un IndVal significativo ($p\text{-valor} < 0.05$) y mayor a 0.7 y detectora si en cambio su índice se ubica entre 0.4 y 0.7.

Rama/Subregión	G	I	R	Total
1	3	0	1	4
2	7	22	37	66
3	1	0	14	15
4	17	0	1	18
5	19	17	6	42
Total	47	39	59	145

Tabla 4.9. Cantidad de puntos asociados a las ramas del segundo MRT con respecto a la subregión de pertenencia.

Discusión

Tanto la abundancia como la riqueza de aves estuvieron asociadas a las características de la vegetación a escala local y la cantidad de hábitat a escala de paisaje. En particular, la abundancia se asocia tanto a una mayor altura de la vegetación leñosa, bosques más densos vertical y horizontalmente, a una dominancia de *C. ehrenbergiana*, una menor riqueza de plantas leñosas y a una mayor cantidad de bosque a escala de paisaje. Estos bosques más densos y de mayor altura, probablemente posean una mayor disponibilidad de alimento y heterogeneidad estructural vertical (aunque no horizontal) lo que podría explicar la mayor cantidad de individuos presentes en este tipo de puntos. La riqueza aumenta, por otro lado, a una mayor cantidad de bosque a escala de paisaje pero también a una mayor altura de la vegetación y cobertura de gramíneas y a una menor cobertura de *S. buxifolia* y riqueza de leñosas. La riqueza podría explicarse no sólo por un aumento de la cantidad de hábitat disponible (Fahrig 2013), sino también por una mayor altura de la vegetación pero no se encontraron evidencias de que se asociara a una mayor heterogeneidad estructural. Para ambas variables respuesta la existencia de una asociación negativa con el cuadrado de la cantidad de hábitat en un radio de 100 m se obtiene porque la variable cantidad de hábitat fue transformada por logaritmo. Por esta razón, los valores muy altos y muy bajos (negativos) de cantidad de hábitat, resultan en valores altos del cuadrado de esta variable y los mismos se asocian a menores abundancias y riquezas (Apéndice 4.1).

En coincidencia con lo encontrado en este trabajo, se ha visto que la abundancia y la riqueza se relacionan con características del bosque a escala local (Poulsen 2002, Fleishman et al. 2003, Johnson et al. 2007) y de paisaje (Pearson 1993, Major et al. 2001, Flaspohler et al. 2010). Teniendo en cuenta los antecedentes particulares de los bosques de tala, a escala local, estos resultados también son congruentes con lo encontrado por Cueto y Lopez de Casenave (2000). En su trabajo, la densidad y riqueza de aves fueron mayores en un talar protegido que en uno explotado poseyendo este último una menor altura y cobertura de *C. ehrenbergiana* a escala local. A escala de paisaje, en este Capítulo se encontró una asociación significativa también con la superficie de talar, a diferencia del trabajo de Horlent et al. (2003), en el que no se halló tal relación teniendo en cuenta la comunidad en su totalidad.

La composición de especies por punto también estuvo relacionada con las diferentes variables estructurales de la vegetación a escalas de punto y de paisaje. El análisis de redundancia (RDA), reveló que las variables más importantes para explicar la variación de abundancia relativa de especies entre sitios fueron la cantidad de hábitat a escala de paisaje, el

porcentaje de cobertura de *S. buxifolia* y gramíneas y también la altura de la vegetación y el porcentaje de cobertura de *C. ehrenbergiana*. En el eje 1 estuvieron asociadas positivamente algunas de las especies especialistas de bosque como *E. parvirostris*, *L. verreauxi* y *S. pitayumi*. A través del análisis MRT se obtuvieron dos árboles que facilitan la comprensión acerca de qué sitios son más similares entre sí en cuanto a composición de especies y cómo estas diferencias pueden ser explicadas a través de distintas características de la estructura de la vegetación. En ambos árboles, la división principal separó a los sitios en función de la cantidad de bosque en un radio de 100 m. Por lo tanto, esta variable no sólo parece estar afectando la riqueza y la abundancia de especies, sino la composición de la comunidad de aves. Las especies especialistas detectoras, repiten el patrón encontrado en el RDA y se encuentran prioritariamente en sitios con alta cantidad de bosque alrededor del punto (Tabla 4.7.). Estas especies que presentan mayor abundancia en la rama 2 que en la 1 del primer árbol, responderían principalmente a las características de la vegetación a escala de paisaje. En el otro grupo quedan especies asociadas a bosques más abiertos como *P. rubinus* o *Z. capensis*. Los grupos generados en el segundo árbol responderían además a características de la vegetación a escala local ya que sus subdivisiones se relacionan con la composición de especies leñosas de los puntos.

Por lo tanto, las diferencias de composición del ensamble de aves quedaron asociadas a variaciones de las características de la vegetación en ambas escalas espaciales. Estas diferencias pueden deberse a que las distintas especies que constituyen los ensambles presentan diferentes requerimientos, lo que conllevaría a un uso diferencial de cierto tipo de bosque sobre otros. Por ejemplo, *P. rubinus* requeriría perchas bajas en espacios abiertos que le permitirían realizar sus vuelos elásticos para capturar insectos (Azpiroz 2012), y *S. pitayumi* y *E. parvirostris* seleccionan *S. buxifolia* para alimentarse frente a otras leñosas (Cueto y Lopez de Casenave 2002). A escala de paisaje, en el trabajo de Horlent et al. (2003) se encontró que la composición de especies variaba según la cantidad de bosque en un área de 4 ha alrededor del punto de censo, y se identificaron dos tipos de comunidades asociadas a esta diferencia. La primera, asociada a una mayor superficie cubierta de bosque, incluía como especies más abundantes a *E. parvirostris*, *Turdus rufiventris*, *Pachyramphus polychopterus*, *S. pitayumi* y *L. verreauxi*, y la segunda, asociada a una menor superficie de bosque a *Mimus saturninus*, *Anumbius annumbi*, *P. rubinus* y *Molothrus bonariensis* (Hortalent et al. 2003). Las especies asociadas son coincidentes a muchas de las encontradas como detectoras en los dos primeros grupos formados por el MRT (Tabla 4.8.), divididos por la superficie de bosque.

Es posible que la relación unimodal de la riqueza y abundancia con la cantidad de hábitat a escala de paisaje pueda ser explicada por estas diferencias en composición de estos dos ensambles de aves encontrados en este trabajo. A cantidades intermedias de hábitat a escala de paisaje es posible la presencia conjunta de las especies que utilizan tanto el bosque como el pastizal circundante (bosque tipo sabana) frente a las que utilizan solo el bosque. De esta manera, aumentaría la riqueza y la abundancia en esta condición. Esto es congruente a lo encontrado por Horlent et al. (2003), que propusieron la existencia de dos ensambles diferentes de aves con respuestas opuestas a la cantidad de hábitat. En ese trabajo se explica, que si bien existía una falta de asociación de la riqueza de la comunidad en su conjunto con la cantidad de bosque, al evaluar los ensambles por separado fueron capaces de detectar esta relación. Si bien en el MRT se distinguen dos grupos diferenciados, al observar los resultados del RDA puede verse que no es tan clara la división de estos dos grupos. En el RDA se observa un gradiente de cambio en composición de especies de aves desde los lugares con mayor cobertura de bosque en un radio de 100 m a los de menor cobertura.

En este estudio se siguió lo propuesto por el trabajo de Fahrig (2013), en el cual se enuncia la hipótesis de cantidad de hábitat. En ella se establece que lo que determina la riqueza de especies en un determinado lugar es la cantidad de área cubierta por hábitat a escala de paisaje alrededor de ese punto, desprendiéndose del concepto de parche y con él de las medidas de tamaño de parche y aislamiento. Sin embargo, es posible que la medida utilizada en este Capítulo como cantidad de hábitat a escala de paisaje, que fue la superficie cubierta por bosque en un radio de 100 m, no sea la más adecuada para muchas de las especies propias de los talares. Estos bosques, al tener una heterogeneidad natural, no producida al menos principalmente por fragmentación, tienen especies de aves asociadas que utilizan a la vez tanto el bosque como el pastizal circundante (e.g., *P. rubinus*, *Z. capensis*, *Furnarius rufus*). Los talares, entonces, no pueden ser considerados como islas en una matriz inhóspita, ya que hay que tener en cuenta que para algunas especies de aves el hábitat es la combinación de bosque y pastizal.

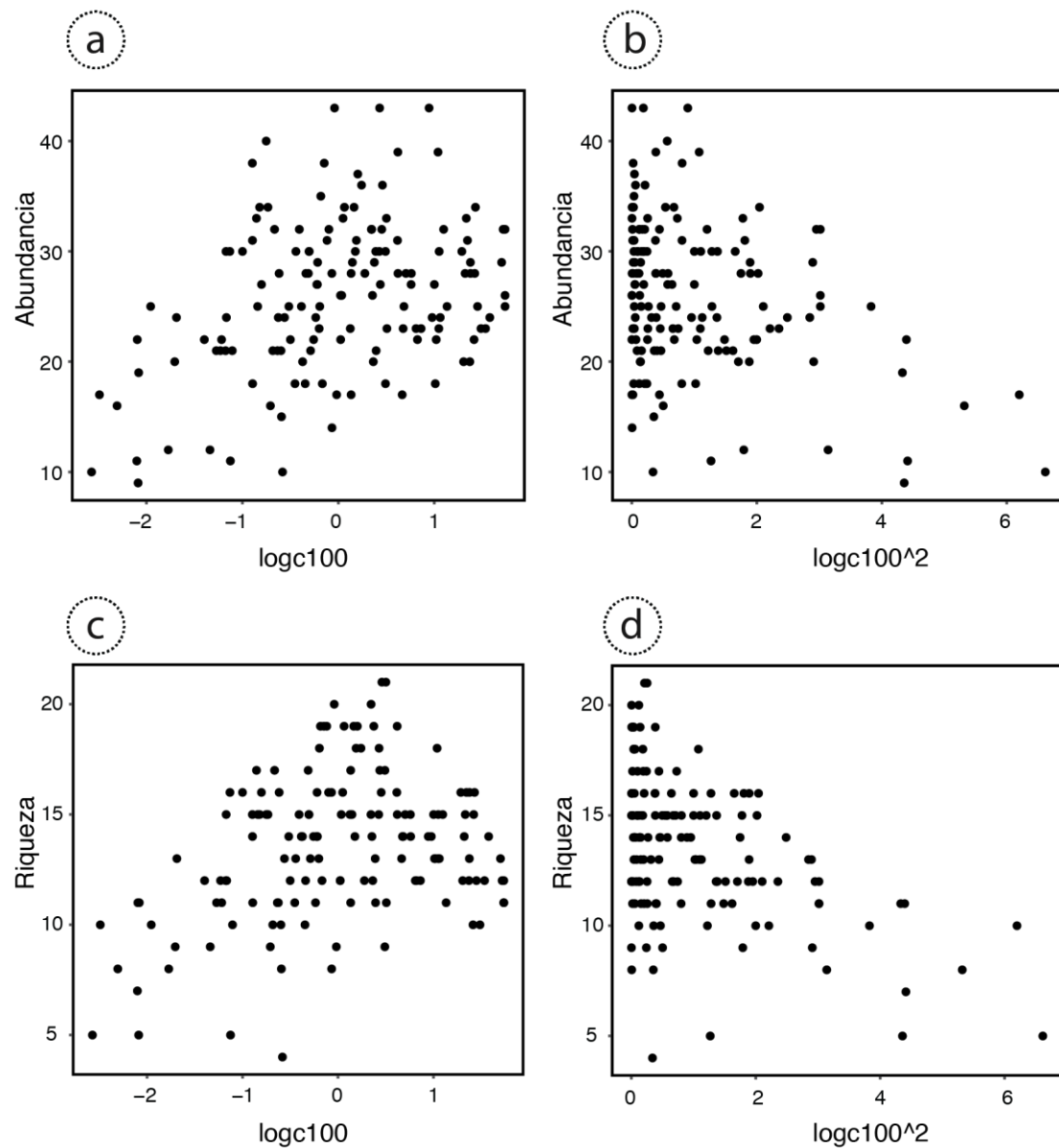
En síntesis, ambas escalas de análisis resultaron ser importantes para explicar la riqueza, abundancia y composición de especies de aves en los talares. Por ejemplo, si existiera gran cobertura de bosque pero no estuviera presente *C. ehrenbergiana*, se modificaría la riqueza, abundancia y composición de la comunidad de aves (ver también Capítulo V). Cualquier decisión de manejo basado en una sola clave o factor (como puede ser cantidad de hábitat o la composición vegetal) puede afectar a los ensambles de aves (como así también a

otros taxones). Por lo tanto, es importante evaluar las características locales y de paisaje simultáneamente a la hora de proponer medidas de manejo.

Dado que la persistencia de los talaes está en peligro, a la hora de priorizar áreas de bosque para su conservación, debe tenerse en cuenta que los requerimientos de hábitat de las distintas especies de aves no son los mismos. La riqueza, abundancia, y composición de especies de aves varía según la cantidad de hábitat y estructura de la vegetación. A la hora de proteger a las aves de los talaes remanentes no pueden elegirse los lugares aleatoriamente, sino que sería recomendable que se haga en función de que estén representados los distintos tipos de bosque con su ensamble de aves asociado. No debería protegerse cualquier área de bosque basándose sólo en su fisonomía sin entender las relaciones que la estructura, composición y disposición espacial del mismo tiene con otras especies.

Apéndice 4.1

Abundancia y riqueza de las especies de aves en función del logaritmo de la superficie cubierta por bosque de tala en un radio de 100 m alrededor del sitio de muestreo (a y c, respectivamente) y del cuadrado del logaritmo de la superficie cubierta por bosque en un radio de 100 m alrededor del sitio de muestreo (b y d, respectivamente).



Capítulo V

Comparación de la estructura del ensamble de aves en forestaciones exóticas y bosques nativos: implicancias en la preservación de las aves de talar en el sur de la Bahía de Samborombón

“Perverse outcomes almost always arise from human interventions in complex systems, in part because complex environmental problems are rarely solved with simple and narrowly focused solutions”

Lindenmayer 2009

Introducción

La selección de hábitat puede funcionar como el filtro entre la comunidad que está desarrollándose y el conjunto de especies que potencialmente pueden ser miembros de esa comunidad (Morin 2011). En el caso de las comunidades de aves, los miembros pueden seleccionar dónde residir usando distintas claves del ambiente como la composición y estructura de la vegetación (Cody 1985; ver Capítulo IV). Con distinta composición y estructura de la vegetación, pero en una misma ubicación geográfica y con un mismo conjunto de especies disponible, se espera que la estructura de la comunidad de aves sea diferente. Esto puede ser claro en ambientes muy contrastantes como un bosque y un pastizal o un arbustal (e.g., Willson 1974, Shochat et al. 2001) pero no tan evidente si se compara dos tipos de bosques entre sí, como por ejemplo, uno nativo y otro implantado. Las forestaciones de árboles exóticos pueden proveer, entonces, el contexto necesario para comparar atributos de las comunidades de bosque entre tipos distintos de vegetación (Sax 2002).

Esta comparación tiene implicancias en conservación, ya que, en los últimos años, debido a la disminución del bosque nativo y el crecimiento de las forestaciones, los investigadores se han interesado más en el papel de estas últimas en la preservación de la biodiversidad (Moore y Allen 1999, Lindenmayer y Franklin 2002, Carnus et al. 2006, Zurita et al. 2006, Brockerhoff et al. 2008, 2013, Lindenmayer 2009, Quine y Humphrey 2010). Aunque una gran parte de la biodiversidad mundial depende de la supervivencia de los bosques nativos (Brockerhoff et al. 2013), áreas substanciales de este hábitat se pierden globalmente cada año, principalmente en América del Sur (FAO 2010, Hansen et al. 2013), conduciendo a grandes pérdidas de biodiversidad (Brook et al. 2003, Lawrence et al. 2007). Paralelamente, en el mundo ha habido un incremento de las áreas con bosques implantados (FAO 2010). Esta situación ha hecho surgir la pregunta de si es posible, dado que las forestaciones ocupan grandes superficies y siguen en aumento, que las mismas puedan servir para preservar biodiversidad (Lindenmayer y Hobbs 2004). Por este motivo, se han desarrollado numerosas investigaciones que comparan la diversidad de distintos taxa en bosques nativos y forestaciones, con resultados a veces contrapuestos.

En algunos de dichos estudios no se han encontrado diferencias en la riqueza y diversidad de especies (e.g., Clout y Gaze 1984, Vergara y Simonetti 2004). En otros casos, no se han encontrado diferencias en riqueza o diversidad, aunque sí en la composición de los ensamblajes (Sax 2002). Por último, y los más frecuentes, son los trabajos en los cuales se reportaron diferencias significativas de la riqueza y diversidad, siendo mayores para el bosque

nativo (Disney y Stokes 1976, Driscoll 1977, Carlson 1986, Marsden et al. 2001, Aratrakorn et al. 2006).

El establecimiento de forestaciones en Argentina se ha incrementado promovido por la Ley Nacional 25.080 (Matteucci 2012). Sin embargo, las implicancias de esta acción sobre la biodiversidad no son claras. Por ejemplo, en el bosque atlántico, Zurita et al. (2006) encontraron que la riqueza de especies de aves fue un 50% más baja tanto en forestaciones de árboles nativos como exóticos comparado con la de bosques nativos. En Patagonia, el remplazo de *Nothofagus dombeyi* por forestaciones de coníferas generó impactos significativos en la biodiversidad, disminuyendo la riqueza de especies, la abundancia y diversidad, y generando modificaciones en la composición de los ensambles de plantas, escarabajos y aves (Paritsis y Aizen 2008). Sin embargo, Lantschner y Rusch (2007) hallaron que las plantaciones de coníferas presentaban una comunidad de aves similar al bosque de *Nothofagus antártica* en el NO Patagónico. Por otro lado, en un estudio realizado en el Chaco serrano, se encontró que en el bosque natural formado por *Lithraea ternifolia* no existían diferencias en cuanto a riqueza y abundancia de aves con respecto a forestaciones de especies exóticas, aunque la composición de especies era distinta (Cid y Caviedes-Vidal 2014). Los estudios mencionados, tanto en Argentina como en el resto del mundo, fueron llevados a cabo en grandes forestaciones, pero poco se sabe de lo que ocurre a escalas más pequeñas, en forestaciones de pocas hectáreas (Lindenmayer y Hobbs 2004, pero ver Cid y Caviedes-Vidal 2014).

El principal bosque nativo de la región pampeana es el talar, sin embargo, su superficie se ha reducido considerablemente con respecto a su distribución original (Mériada y Athor 2006; ver Capítulo II). En la zona ocupada por talares, existen también pequeñas forestaciones de árboles exóticos de *Pinus* sp., *Populus* sp. y *Eucalyptus* sp. que se encuentran en expansión, asentándose sobre pastizales y terrenos altos, algunos de los cuales fueron ocupados antiguamente por talares. Aunque los talares se encuentran en continua reducción, se desconoce si las forestaciones pueden cumplir un papel en la preservación de la diversidad de aves de los bosques nativos costeros. Sabiendo que la cantidad de hábitat es muy importante para definir la comunidad de aves (Capítulo IV, Horlent et al. 2003), y que las forestaciones son en general más extensas que los talares, es de interés preguntarse si las forestaciones de la región podrían servir como refugio de las aves de bosque de tala.

A una misma latitud y con un mismo potencial conjunto de especies de aves, el objetivo de este Capítulo es evaluar cómo se modifica la comunidad de aves de talar en

forestaciones de árboles exóticos. Además, se intentará determinar si las forestaciones de árboles exóticos pueden servir para preservar la estructura y composición de la comunidad de aves de bosque en el sur de la Bahía de Samborombón. Los objetivos particulares de este trabajo son: (1) comparar la estructura de la vegetación entre las forestaciones de exóticas y bosques nativos; (2) evaluar si la riqueza y abundancia de especies de aves es mayor en los talares que en los bosques implantados; (3) comparar la composición de especies de aves entre tipos de bosque (dado que una mayor diversidad no siempre implica mejor estado de conservación, Lindenmayer y Hobbs 2004); (4) determinar si existe una menor proporción de especies especialistas de bosque en las forestaciones (la riqueza de especialistas es habitualmente más baja en las forestaciones que en bosques naturales, Magura et al. 2000, Raman 2006).

Métodos

Sitio de estudio

Este estudio fue llevado a cabo durante 2014 en talares (bosques nativos dominados por *Celtis ehrenbergiana*) y forestaciones de árboles exóticos (*Pinus* sp., *Eucalyptus* sp. y *Populus* sp.) en el extremo sur de la Bahía de Samborombón, Provincia de Buenos Aires (Ver Capítulo II para una descripción del área de estudio). En la zona, a lo largo de la costa a menos de 10 km de donde se encuentran los talares, existen pequeñas plantaciones de las especies antes mencionadas, principalmente asociadas a fijación de dunas, emprendimientos inmobiliarios y cascos de estancias.

Las especies forestales exóticas fueron introducidas en la región pampeana con la llegada de los europeos principalmente para sombra y como fuente de madera para la construcción (Matteucci 2012). A partir de la década de 1970, el estado comenzó a financiar grandes forestaciones de *Pinus* sp. y *Eucalyptus* sp. (Jobbágy et al. 2006). Este financiamiento se vio reforzado en 1998 con la sanción de la Ley Nacional 25.080 (y luego con su extensión en 2008 con la Ley Nacional 26.432). En estas leyes se prevé una disminución de impuestos y asignación de subsidios para los emprendimientos forestales en Argentina. Probablemente, como consecuencia de esta política, en la provincia de Buenos Aires la conversión de pastizales en plantaciones forestales se ha incrementado en las últimas décadas (Matteucci 2012).

Relevamiento de Vegetación y Aves

Se dispusieron puntos de censo en talares ("T", 13 puntos), forestaciones de *Pinus* sp. (Forestación 1 o "F1", 24 puntos) y, en la Forestación 2 ("F2", 8 puntos) que, basándose en información preliminar, unifica las forestaciones de *Populus* sp. y *Eucalyptus* sp. dado que los mismos poseen un perfil de altura vertical similar. A través del programa QGIS, se dispusieron los puntos al azar sobre transectas ubicadas internamente en los parches de bosque, teniendo como condición estar separados al menos 150 m entre sí. Los puntos de muestreo en bosque de tala estuvieron dentro de las subregiones I y R (ver Capítulo III) y fueron cercanos geográficamente (10 km) a las forestaciones.

Para obtener la cobertura horizontal y la estructura vertical de la vegetación en cada punto se procedió de la misma forma en la que se detalla en el Capítulo III. Asimismo, en cada punto donde había sido muestreada la vegetación, también se llevaron a cabo censos de aves por puntos de conteo dentro de un radio fijo de 20 m (ver Capítulo III). Las especies de aves observadas en los conteos fueron clasificadas como especialistas o generalistas de acuerdo a los hábitats que pueden ocupar (ver Capítulo III).

Análisis de Datos

Se determinaron las características de la vegetación siguiendo lo planteado en el Capítulo III, entre ellas, el porcentaje cubierto por bosque en un radio de 20 m y la superficie cubierta por bosque en un radio de 100 m, y dentro de los 20 m de radio también se determinó la riqueza de especies leñosas, la cantidad de toques de la vegetación en la vertical y la altura máxima. Estas variables fueron comparadas entre tipos de bosque realizándose análisis de la varianza de un factor con comparaciones de Tukey en caso de cumplirse los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas y análisis de Kruskal-Wallis con comparaciones múltiples a través de la prueba de Dunn y p-valores ajustados con el método de Benjamini-Hochberg en caso contrario (Zar 1984, Benjamini y Hochberg 1995). A partir de los toques de la vegetación a distintas alturas se construyó un perfil de la vegetación en el cual, en cada intervalo de altura, se determinó el porcentaje del total de puntos de cada tipo de bosque en el que ese intervalo de altura estuvo representado. Por otro lado, se realizó un análisis de componentes principales ("PCA", según sus siglas en inglés, "Principal Component Analysis"; Quinn y Keough 2002) teniendo en cuenta por cada punto las siguientes variables estandarizadas: la riqueza de leñosas, el porcentaje de cobertura de leñosas en un radio de 20 m, la cantidad de toques de la vegetación en altura, la altura máxima de la vegetación y la

cobertura de bosque en un radio de 100 m. Se determinó la contribución relativa y la correlación de cada variable con los dos primeros componentes del PCA.

Con respecto a las características de la comunidad de aves, se determinó la riqueza y la abundancia promedio por punto para cada tipo de bosque. Además, se estimó la riqueza total a través de un análisis de rarefacción por individuos y del estimador Chao1 (Gotelli y Colwell 2011). Se calculó también, el número de especies únicas para cada tipo de bosque (i.e., especies presentes sólo en un determinado tipo de bosque y no en el resto). La riqueza y abundancia promedio de especies de aves fueron comparadas entre tipos de bosque a través de modelos lineales generalizados (GLM), suponiendo una distribución de errores de Poisson, con una función de enlace logarítmica (log; Zuur et al. 2013). Se realizaron comparaciones múltiples y se comprobó el cumplimiento de supuestos (ausencia de sobredispersión y homogeneidad de varianzas; Zuur et al. 2013).

Para comparar la estructura de las comunidades de aves se realizó el análisis PERMANOVA (Anderson 2005). La matriz de abundancia de sitios por especies fue transformada a través de la transformación de Hellinger y se utilizó la distancia euclídea (ver Capítulo III). Una variable “dummy” (columna de unos) fue añadida a la base de datos original porque en ciertos puntos de censo la riqueza de aves fue igual a cero. El análisis fue realizado usando 999 permutaciones. Además, se hicieron comparaciones de a pares entre tipos de bosques. Previamente se evaluó la dispersión multivariada dado que se trabajó con un diseño desbalanceado (Anderson y Walsh 2013). Para representar visualmente los ensamblajes de aves de los diferentes tipos de bosque, se utilizó el análisis de coordenadas principales (“PCoA” o “MDS” según sus siglas en inglés, “Principal Coordinates Analysis” o “Multidimensional Scaling”) y gráficos de rango abundancia (abundancia relativa de las aves). Se calculó el índice IndVal (por sus significado en inglés “Indicator Value”; Dufrene y Legendre 1997) para todas las especies de aves entre tipos de bosque para entender cuáles especies serían más importantes para definir las diferencias entre los ensamblajes de aves .

Programas y paquetes estadísticos utilizados

A través del programa QGIS versión 2.18.0 (QGIS Development Team 2016) se calculó el área cubierta de bosque nativo y exótico en el sitio de estudio a partir de imágenes del Google Earth y se determinó en cada punto en un radio de 100 m la superficie cubierta de bosque utilizando la función buffer de distancia fija.

El estimador Chao1 fue calculado con el programa EstimateS 9.1 (Colwell 2013). El resto de los análisis fueron realizados con el programa R, versión 3.3.3. El PCA se realizó con la función “prcomp” del paquete “stats” (R Core Team 2017). La contribución relativa de cada variable a los componentes se obtuvo con la función “fviz_contrib” y la correlación de cada variable con los componentes con la función “get_pca_var” del paquete “factoextra” (Kassambara y Mundt 2017). La transformación de Hellinger (función “decostand”), el PERMANOVA (función “adonis”) y el supuesto de homogeneidad multivariada (función “betadisper”) se realizaron con el paquete “vegan” (Oksanen et al. 2017). El PCoA (función “cmdscale”), el análisis de varianza (función “aov”), la comparación de Tukey (función “TukeyHSD”), el análisis de Kruskal-Wallis (función “kruskal.test”) y el modelo lineal generalizado con distribución de errores de Poisson (función “glm”), se realizaron con paquete “stats” (R Core Team 2017). La prueba de Dunn para comparaciones múltiples en caso de que la prueba de Kruskal-Wallis fuera significativa fue realizada con la función “dunnTest” del paquete “FSA” (Ogle 2015). Los contrastes asociados a los modelos lineal generalizados fueron realizados con el paquete “multcomp”, función “glht” (Hothorn et al. 2008). El análisis de rarefacción por individuos se ejecutó con la función “iNEXT” del paquete con el mismo nombre (Hsieh et al. 2016) y el índice IndVal con la función “indval” del paquete “labdsv” (Roberts 2016).

Resultados

La cobertura media de bosque media en un radio de 100 m difirió entre tipos de bosque ($F_{2,42} = 14.18$, p-valor < 0.001; Fig. 5.1.), siendo la superficie cubierta mayor en las forestaciones que en los talares (Tukey T-F1 dif= -9991, p-valor < 0.001, T-F2 dif= -6835, p-valor = 0.021, F1-F2 dif= 3155, p-valor = 0.34). El porcentaje de cobertura de bosque en un radio de 20 m no difirió entre tipos de bosque (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 1.09$, gl = 2, p-valor = 0.57; Fig. 5.2.).

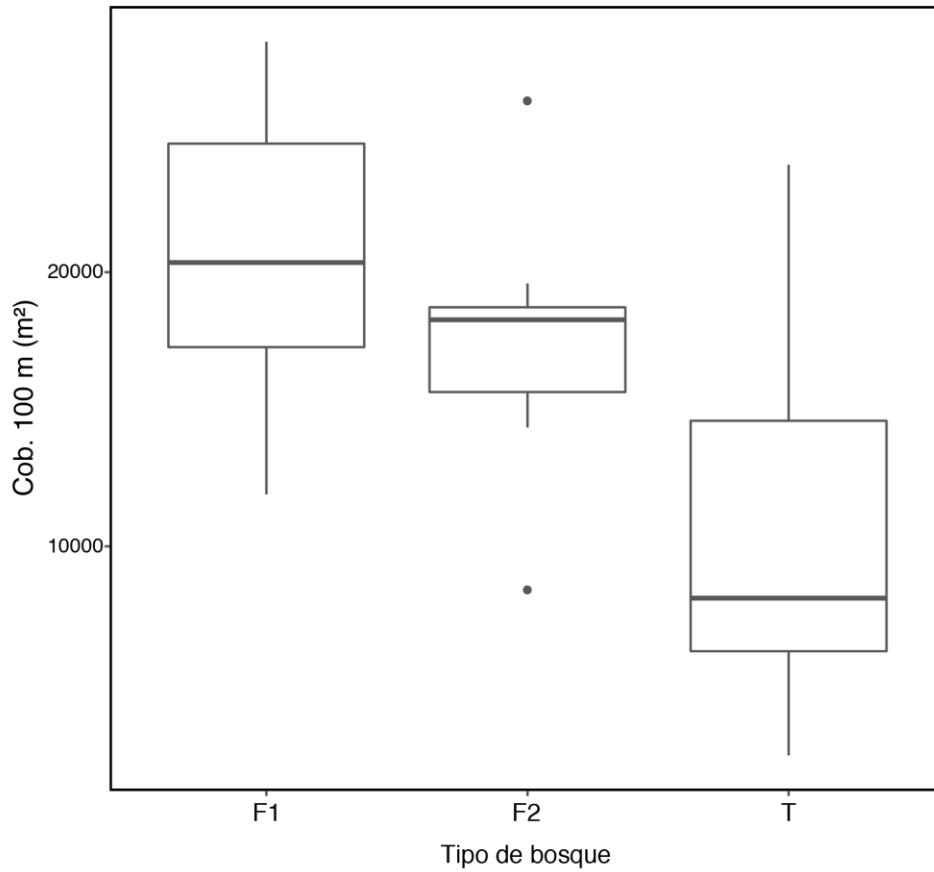


Fig. 5.1. Cobertura de bosque en un radio de 100 metros en m^2 alrededor de los puntos de muestreo. F1: Forestación 1, F2: Forestación 2, T: Talares. Se representan las medianas, el rango intercuartil y los valores atípicos para cada caso. La superficie de un círculo de 100 m de radio es $31400 m^2$.

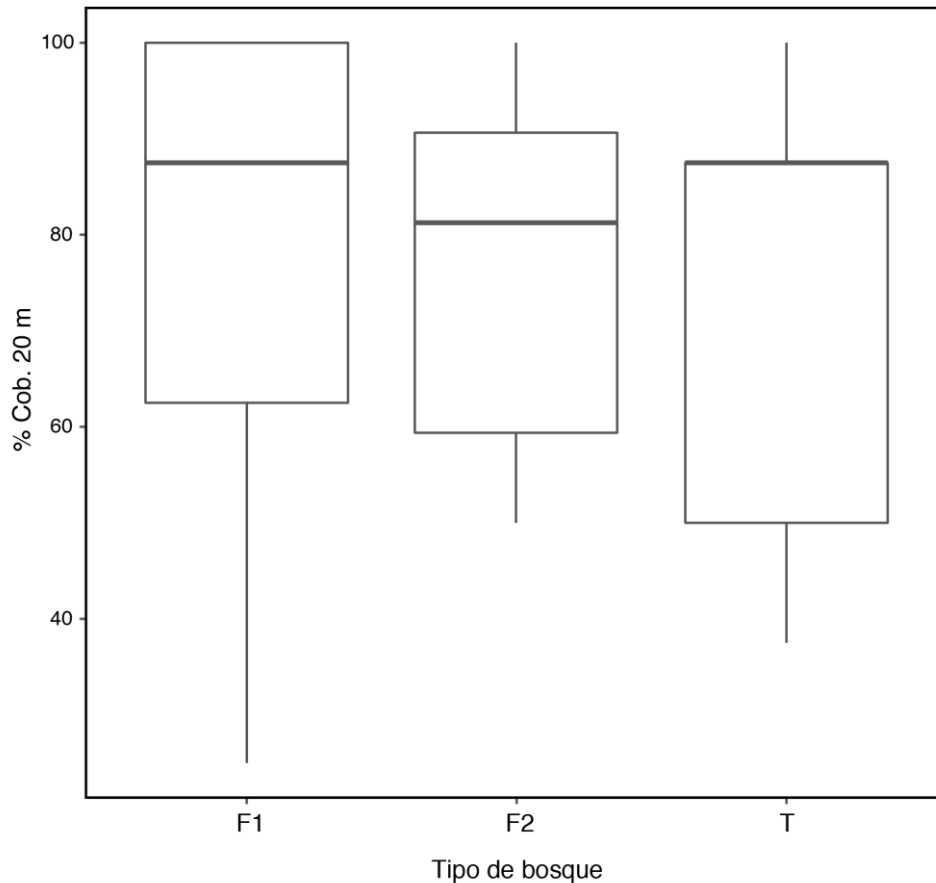


Fig. 5.2. Porcentaje de cobertura de bosque en un radio de 20 metros alrededor del punto de muestreo. F1: Forestación 1, F2: Forestación 2, T: Talaes. Se representan las medianas, el rango intercuartil y los valores atípicos para cada caso.

El perfil de la vegetación fue distinto entre tipos de bosque, teniendo los bosques nativos coberturas máximas en la vertical entre los 2 y 5 m, los de la Forestación 1 entre los 4 y los 11m y los de la Forestación 2, entre 7 y los 22 m de altura. La cobertura en el suelo fue alta en los tres casos, sin embargo, el estrato arbustivo (entre 0.5 a 2 m) estuvo marcadamente representado sólo en el caso de los bosques nativos (Fig. 5.3.). El número de toques en la vertical difirió entre tipos de bosque ($F_2 = 13.0 \pm 4.6$, $F_1 = 11.2 \pm 1.6$, $T = 7.7 \pm 2.0$; $F_{2,42} = 13.17$, p -valor < 0.001) siendo mayor para la Forestación 2 y la Forestación 1 que para el bosque nativo (Tukey T-F1 dif = -3.47, p -valor < 0.001 ; T-F2 dif = -5.31, p -valor < 0.001 ; F1-F2 dif = -1.83, p -valor = 0.18). La altura máxima difirió significativamente entre tipos de bosque (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 33.1$, $gl = 2$, p -valor < 0.001 ; Fig. 5.4.), siendo la altura menor en los talaes que en la Forestación 1 y a su vez menor en Forestación 1 que en la Forestación 2 (F1-T: $Z = 4.06$, p -valor < 0.001 ; F2-T: $Z = 5.54$, p -valor < 0.001 ; F2-F1: $Z = 2.67$, p -valor = 0.007).

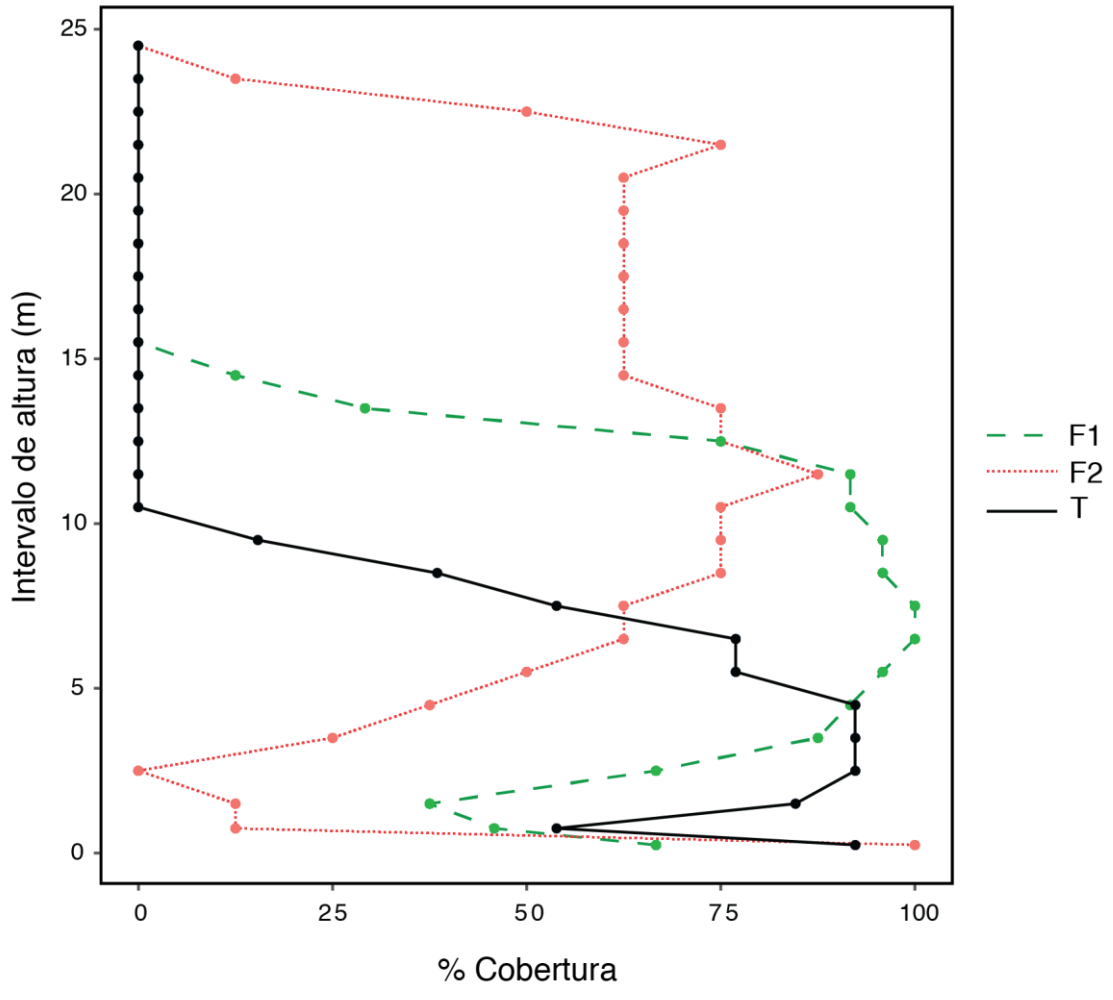


Fig. 5.3. Perfil de altura de la vegetación. F1: Forestación 1, F2: Forestación 2, T: Talares.

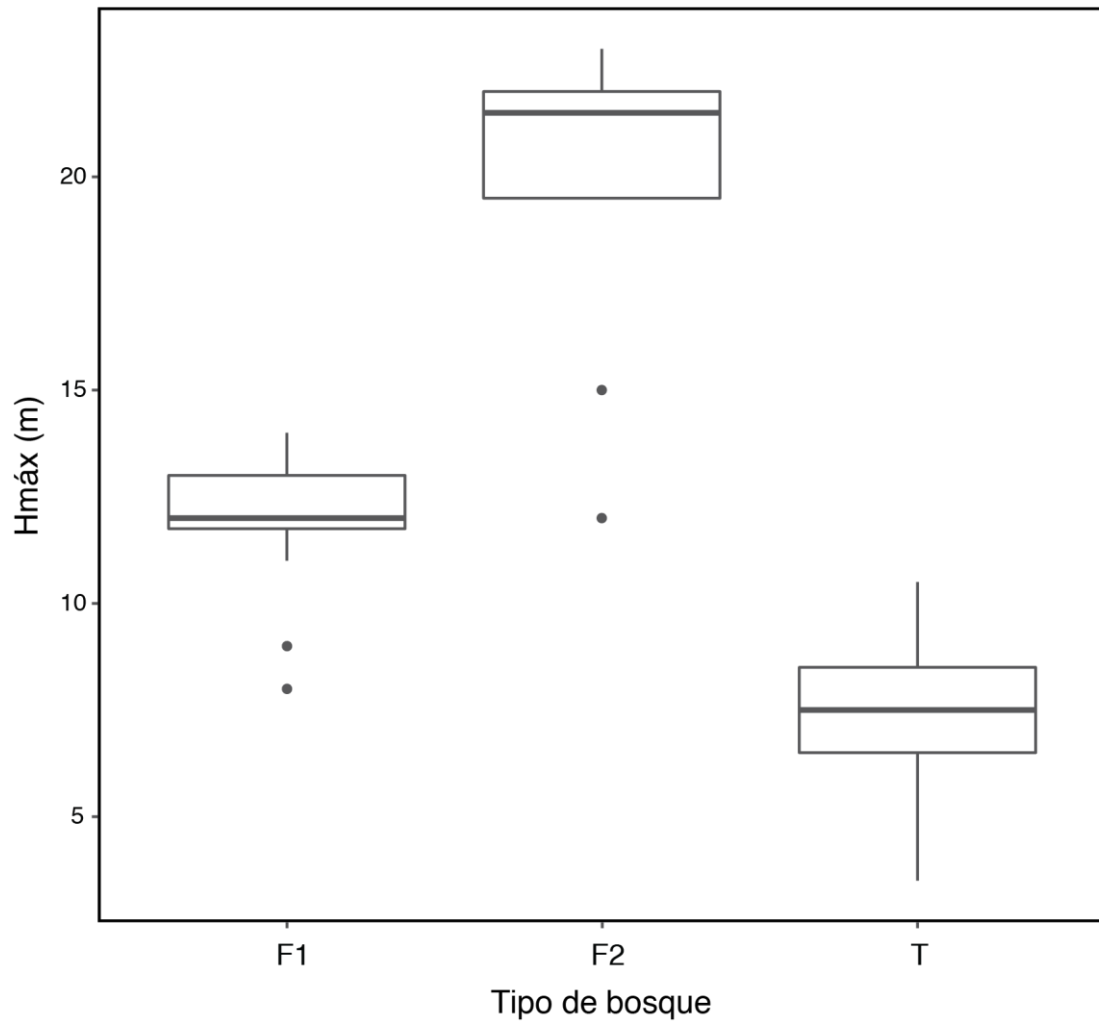


Fig. 5.4. Altura máxima (Hmáx). F1: Forestación 1, F2: Forestación 2, T: Talares.

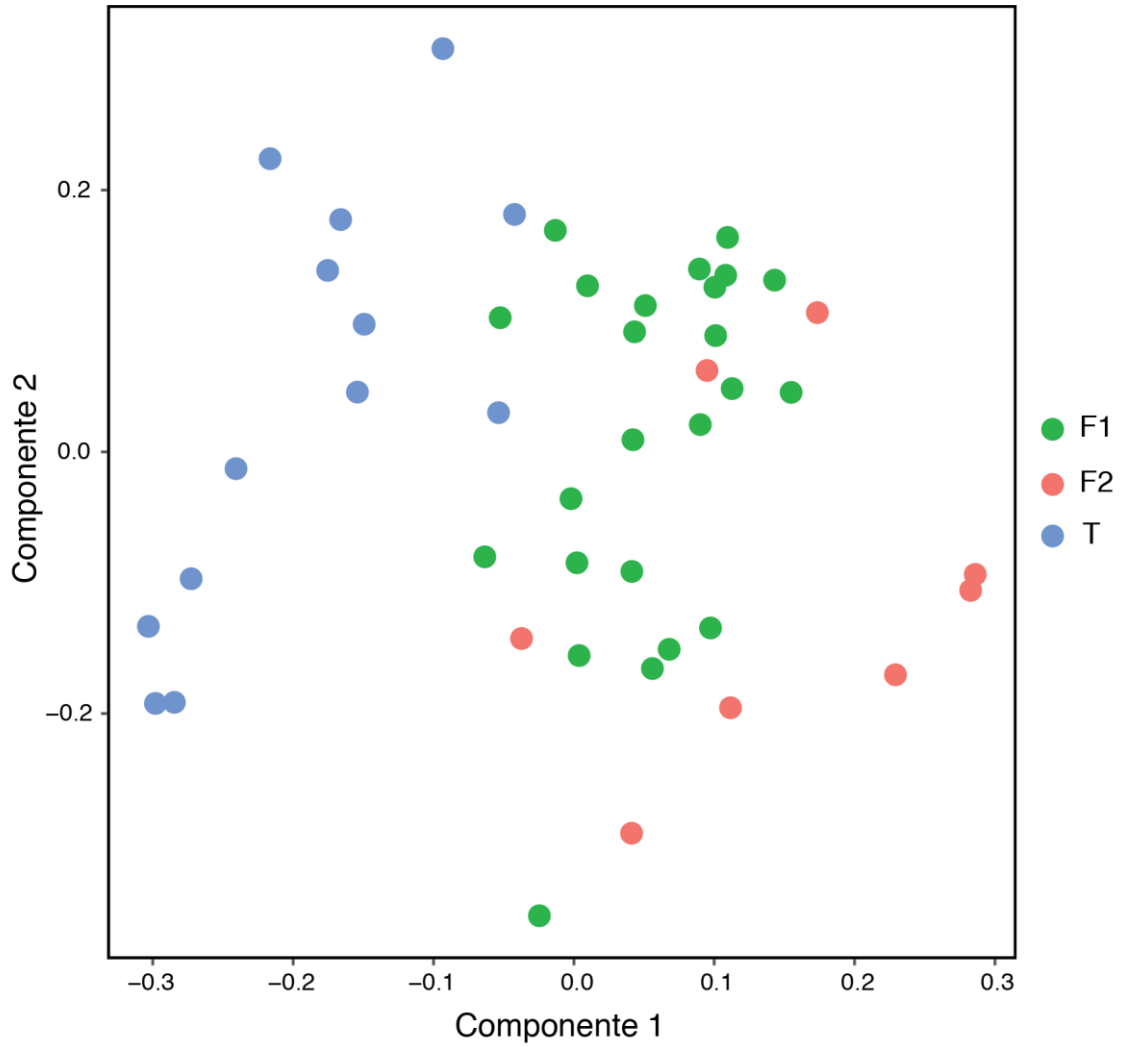


Fig. 5.5. Ordenamiento, análisis de componentes principales (PCA). Variables medidas en un radio de 20 m: c20: % Cobertura de bosque, Hmáx= altura máxima, NT: número de toques, SL: riqueza de leñosas. c100: Cobertura de bosque en 100 m de radio. Explicación del componente 1: 48.95%, componente 2: 23.67%, total: 72.62%. Los puntos de colores representan sitios de muestreo de las 3 tipos de bosque F1 (Forestación 1), F2 (Forestación 2) y T (Talaes).

En el análisis de componentes principales (Fig. 5.5.), teniendo en cuenta las correlaciones de las variables de vegetación y los componentes del PCA (Tabla 5.1.) y la contribución de cada variable a los componentes (Fig. 5.6), pudo determinarse que el componente 1 está principalmente asociado positivamente a la altura máxima, a la cantidad de toques en la vertical, a la cobertura de leñosas en un radio de 100 metros y negativamente a la riqueza de leñosas. El componente 2, por otro lado, está asociado positivamente a la cobertura de bosque en un radio de 20 m.

Variables	Componente 1	Componente 2
Nro. de toques	0.80	-0.20
% Cob. 20m	0.37	0.86
Hmáx	0.84	-0.21
Riqueza de leñosas	-0.67	0.42
Cob. 100m	0.71	0.42

Tabla 5.1. Valores de correlación entre las variables de la vegetación y los dos primeros componentes del PCA. Variables medidas en un radio de 20 m: Nro de toques: NT: número de toques, % Cob. 20m: % Cobertura de bosque en 20 m de radio, Hmáx= altura máxima. Cob. 100m: Cobertura de bosque en 100 m de radio.

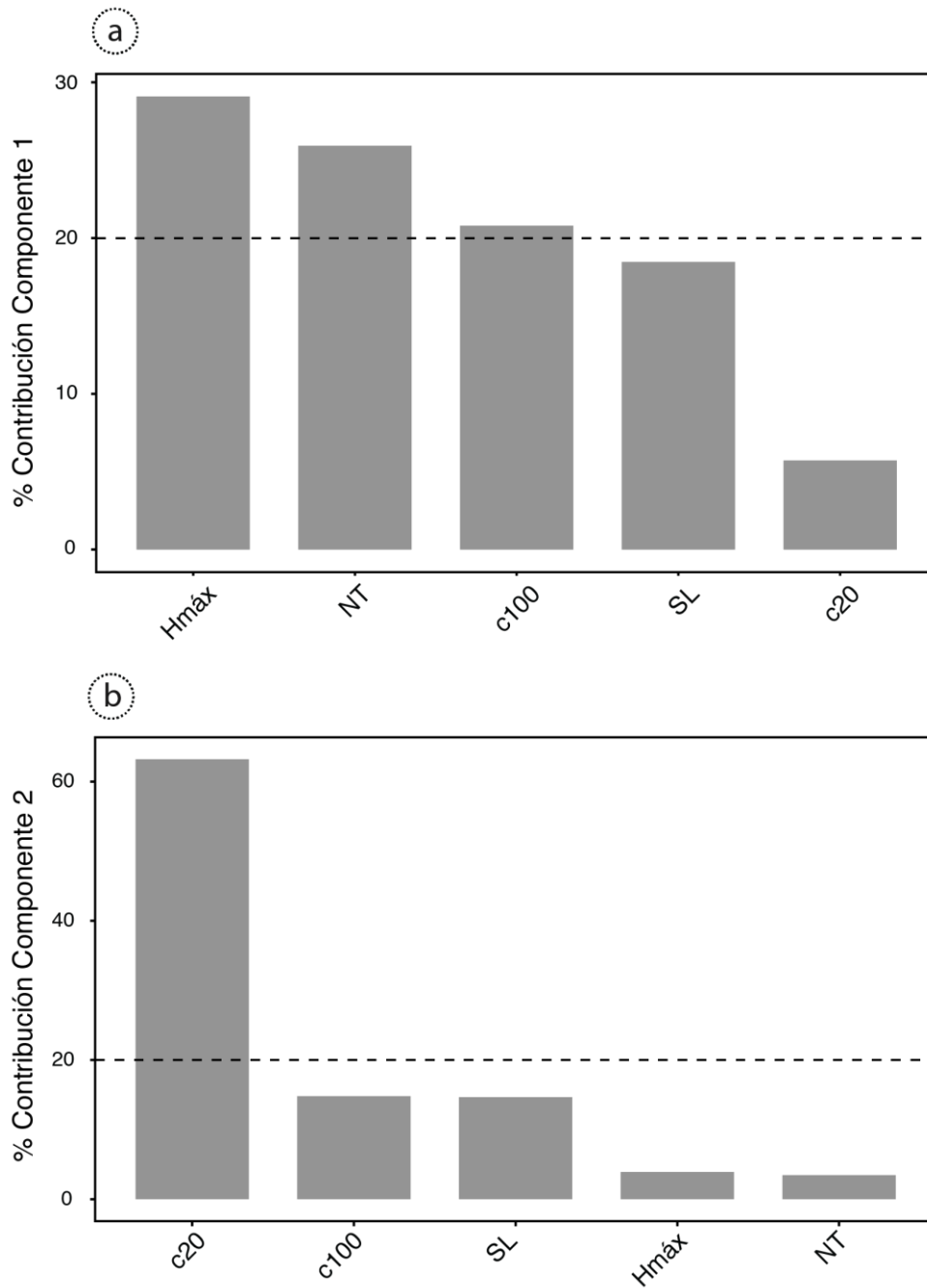


Fig. 5.6. Contribución de las variables de la estructura de la vegetación a los primeros dos componentes del PCA, componente 1 (a) y componente 2 (b). La línea punteada indica la contribución esperada promedio. Si la contribución de las variables es uniforme, el valor esperado será de $1/\text{nro. de variables}$. Para un determinado componente, una variable con contribución mayor a la esperada por la línea de corte puede ser considerada como importante para ese componente. Variables medidas en un radio de 20 m: c20: % Cobertura de bosque, Hmáx= altura máxima, NT: número de toques y SL: riqueza de leñosas. c100: Cobertura de bosque en 100 m de radio.

La riqueza total de especies de aves en las forestaciones fue menor al 50% de la encontrada en los talares (Tabla 5.2.). Estas diferencias fueron independientes del esfuerzo de muestreo como muestran las curvas de rarefacción (Fig. 5.7.). Además, la riqueza y abundancia promedio de aves en los talares fue mayor que en las forestaciones (Tabla 5.2.).

	Talar	Forestación 1	Forestación 2
Riqueza estimada	32	15	15.49
Riqueza observada	31	13	15
Riqueza media	9.6 ± 3.33 <i>a</i>	1.91 ± 1.34 <i>b</i>	4.25 ± 2.18 <i>c</i>
Abundancia media	13.38 ± 4.38 <i>a</i>	2.75 ± 2.17 <i>b</i>	7.5 ± 3.07 <i>c</i>
Especies únicas	16	3	2

Tabla 5.2. Resumen de medidas de diversidad de aves en talares y forestaciones. Para estimar la riqueza total de aves por tipo de bosque se utilizó el estimador Chao1. Además, se calculó la riqueza y abundancia promedio por punto (media±desvío estándar) y el número de especies únicas por tipo de bosque. Letras distintas indican diferencias significativas dentro de una misma fila (p-valor<0.05).

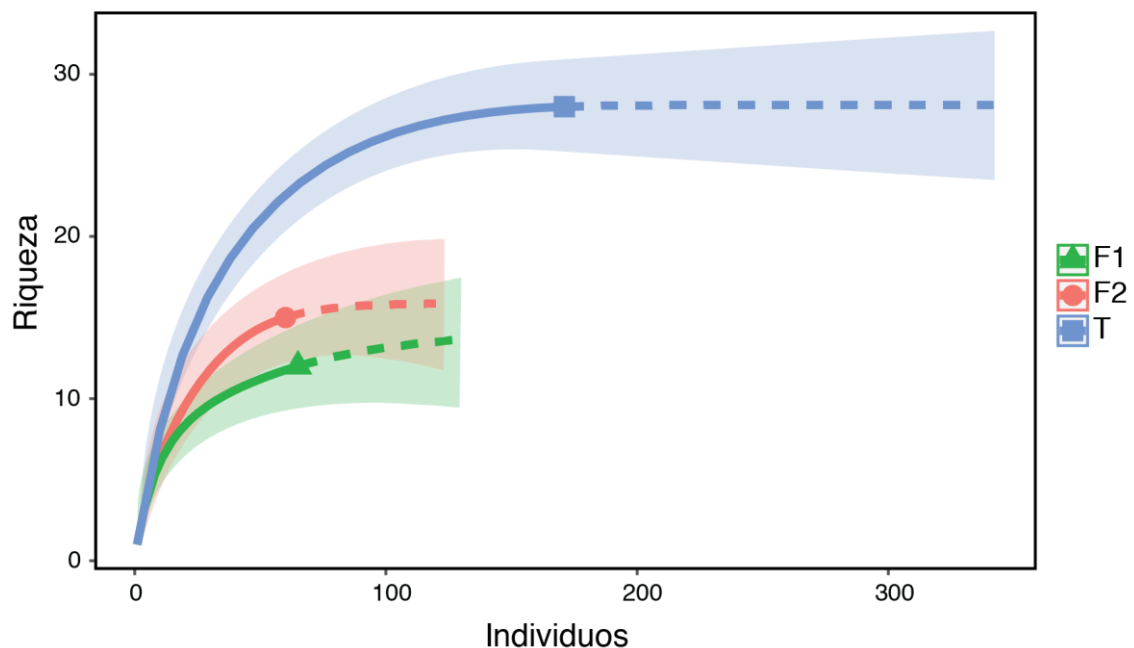


Fig. 5.7. Rarefacción por individuos correspondiente a los distintos tipos de bosque, F1 (Forestación 1), F2 (Forestación 2) y T (Talares). Las líneas continuas indican interpolación, las punteadas extrapolación.

La estructura de la comunidad de aves difirió significativamente entre tipos de bosques (Permanova, $F_{2, 42} = 4.5$, p -valor < 0.001 ; Fig. 5.8.) y en cada una de las comparaciones (Permanova T-F1, $F_{1,35} = 6.5$, p -valor < 0.001 , Permanova T-F2, $F_{1,19} = 2.8$, p -valor < 0.001 , Permanova F1-F2, $F_{1,30} = 3.4$, p -valor < 0.001) cumpliéndose el supuesto de homogeneidad de varianzas multivariadas ($F_{2,142} = 0.04$, p -valor = 0.96; Fig. 5.9.). Esto se debe no sólo a las diferencias de riqueza, sino también a la identidad de las especies dominantes y a que la comunidad de los talares tiene una mayor equitatividad que la de las forestaciones (Fig. 5.10.). *Elaenia parvirostris* podría ser considerada una especie indicadora de talar en esta zona (IndVal = 0.7, p -valor < 0.001 ; Tabla 5.3.). Todas las especies de aves especialistas de bosque estuvieron presentes en el bosque nativo pero no en el implantado (Apéndice 5.1.).

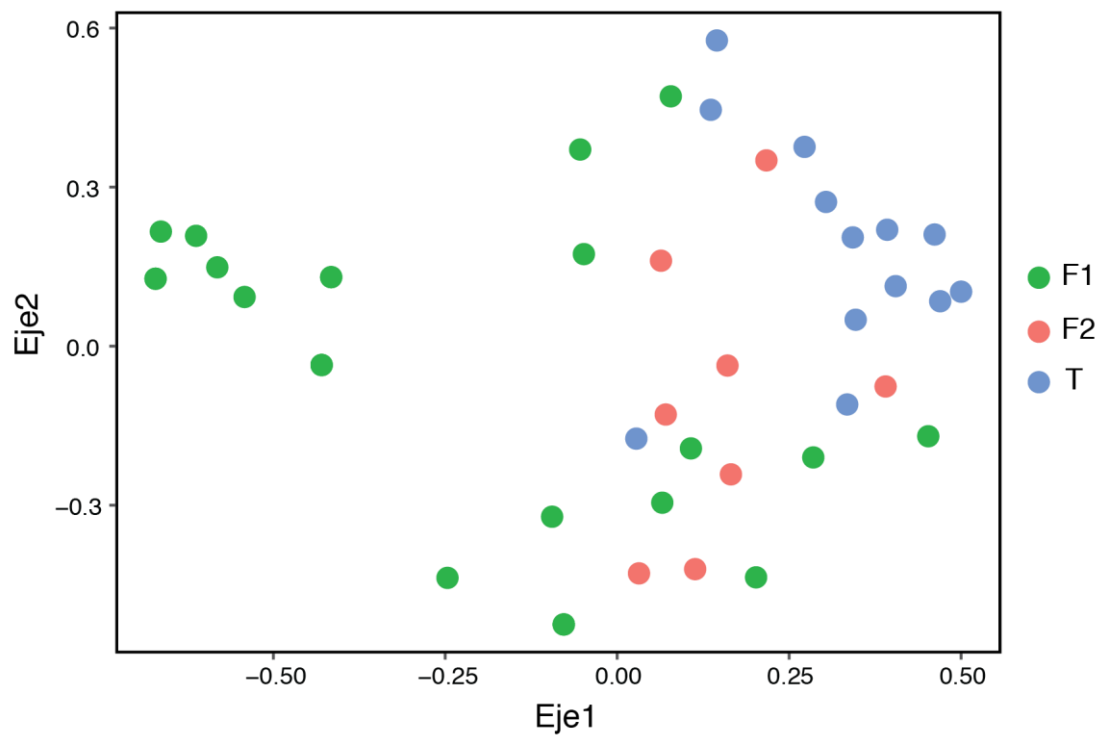


Fig. 5.8. Análisis de coordenadas principales (PCoA) del ensamble de aves. Los dos primeros ejes explican un 34% de la variabilidad. Los puntos de colores representan sitios de muestreo de los tres tipos de bosque, F1 (Forestación 1), F2 (Forestación 2) y T (Talares).

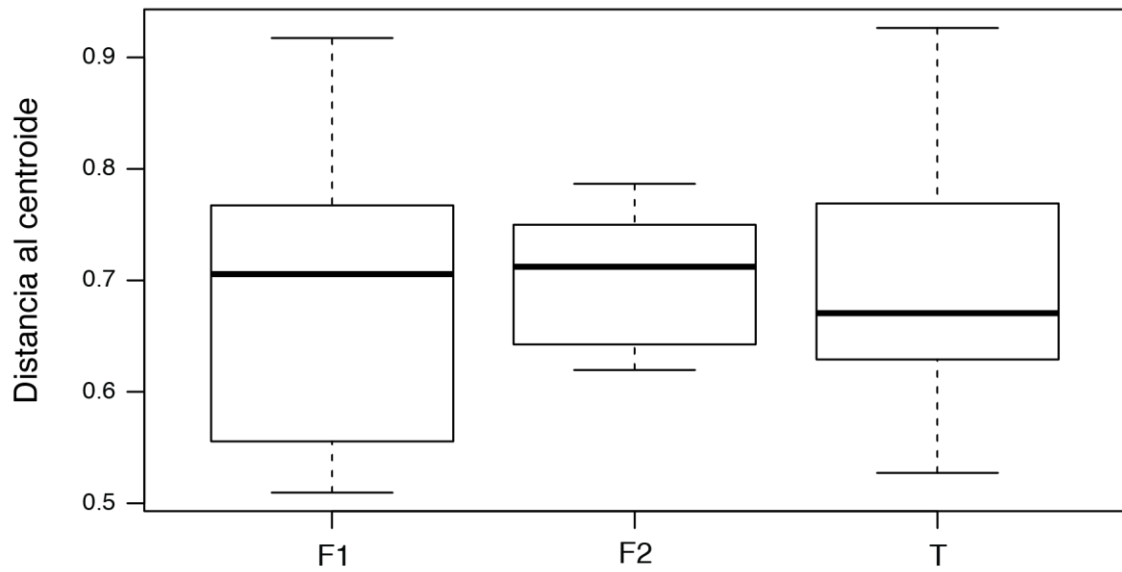
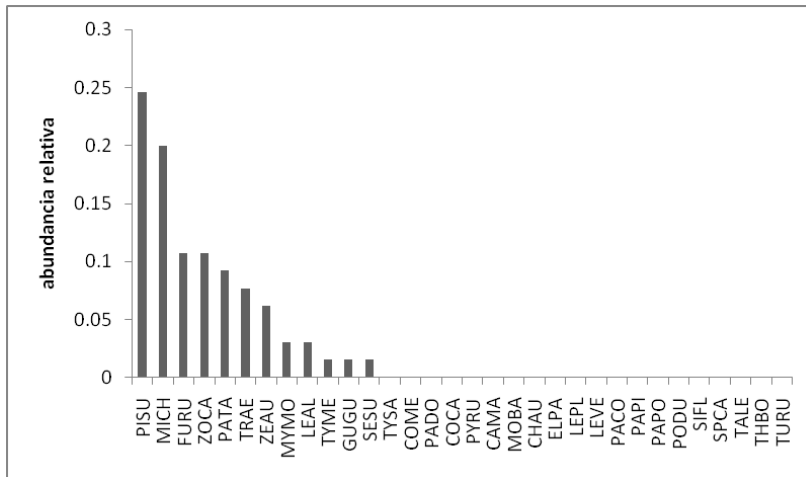
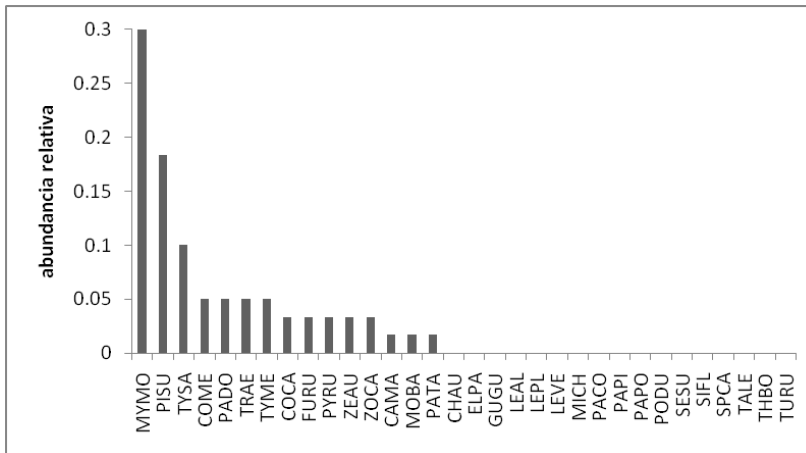


Fig. 5.9. Distancia al centroide de cada tipo de bosque, F1 (Forestación 1), F2 (Forestación 2) y T (Talaes), a partir de los grupos formados en un análisis de coordenadas principales (PCoA). De esta manera, se evalúa la homogeneidad de varianzas multivariadas, supuesto del análisis Permanova. Se representan las medianas y el rango intercuartil para cada caso.

a



b



c

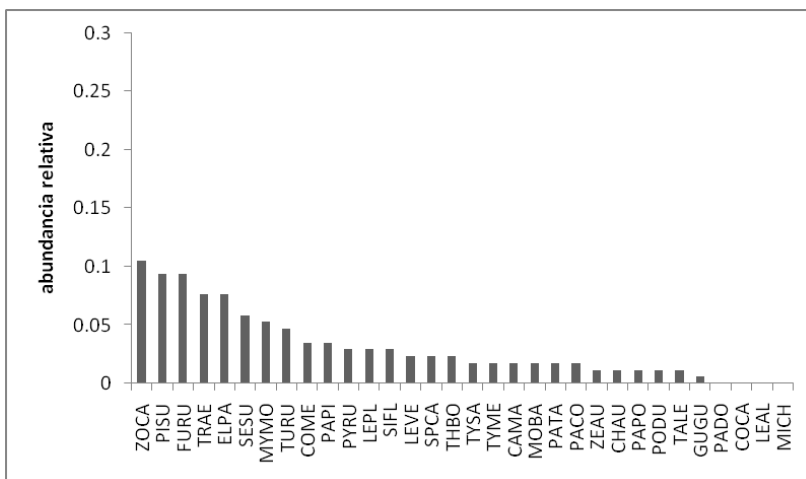


Fig. 5.10. Abundancia relativa de las distintas especies de aves presentes en los diferentes tipos de bosque. Forestación 1 (a), Forestación 2 (b), Talares (c). Ver códigos de especies en la Tabla 3.3.

Especie	IndVal	p-valor	Tipo de bosque
<i>Elaenia parvirostris</i>	0.70	0.001	Talar
<i>Zonotrichia capensis</i>	0.55	0.004	Talar
<i>Turdus rufiventris</i>	0.54	0.002	Talar
<i>Serpophaga subcristata</i>	0.51	0.004	Talar
<i>Troglodytes aedon</i>	0.49	0.008	Talar
<i>Setophaga pitiayumi</i>	0.46	0.001	Talar
<i>Furnarius rufus</i>	0.37	0.033	Talar
<i>Leptasthenura platensis</i>	0.31	0.012	Talar
<i>Leptotila verreauxi</i>	0.31	0.016	Talar
<i>Sicalis flaveola</i>	0.31	0.021	Talar
<i>Sporophila caerulescens</i>	0.31	0.02	Talar
<i>Paroaria coronata</i>	0.23	0.021	Talar
<i>Pipraeidea bonariensis</i>	0.23	0.028	Talar
<i>Tyrannus savana</i>	0.48	0.003	Forestación 2
<i>Myiopsitta monachus</i>	0.37	0.014	Forestación 2
<i>Milvago chimango</i>	0.33	0.023	Forestación 1

Tabla 5.3. Especies con índice IndVal significativo para los distintos tipos de bosque. Una especie es considerada indicadora si posee un IndVal significativo (p -valor <0.05) y mayor a 0.7 y detectora si en cambio su índice se ubica entre 0.4 y 0.7.

Discusión

Las forestaciones difieren no sólo en la composición de especies leñosas sino también en estructura de la vegetación tanto entre sí como con respecto a los talares. Los talares poseyeron, en relación a las forestaciones, una mayor riqueza de leñosas, menor cantidad de toques, menor altura máxima y una menor cantidad de bosque en los 100 m de radio alrededor del punto. Además, las forestaciones presentan una menor representación del estrato arbustivo, que podría deberse a que las mismas son jóvenes (alrededor de 15 años).

Por otro lado, se encontraron marcadas diferencias de riqueza, abundancia y composición de aves entre los distintos tipos de bosque. La riqueza y abundancia de aves, tanto por punto como por tipo de bosque, fue superior en los talares que en las forestaciones. Estos atributos comunitarios muestran que en promedio por punto de censos, la abundancia de individuos y la riqueza de aves en los talares es prácticamente 5 veces mayor que en las forestaciones de árboles exóticos (Tabla 5.2). Esto puede apreciarse también en las curvas de rarefacción, donde los talares poseen en total el doble de riqueza que las forestaciones, y que a pesar de que la Forestación 1 contó con mayor cantidad de puntos de censo, la abundancia

acumulada total fue marcadamente menor que la obtenida en los talaes (Fig. 5.7.). Dadas estas diferencias en las abundancias, la Forestación 1 podría no conformar poblaciones de aves estables y es posible que los individuos que se encontraron en la misma provengan de talaes cercanos.

La composición de especies varió entre tipos de bosque, siendo el ensamble de aves de talar más equitativo que los encontrados en las forestaciones, sin poseer especies dominantes a diferencia de la Forestación 1 (que tuvo a *Pitangus sulphuratus* como dominante) y la Forestación 2 (que tuvo a *Myiopsitta monachus*). Las especies especialistas de bosque, *Leptotila verreauxi*, *Leptasthenura platensis*, *Setophaga pitiayumi*, *Polioptila dumicola*, *Paroaria coronata*, *Pipraeidea bonariensis*, *Pachyramphus polychopterus* y *Elaenia parvirostris* sólo estuvieron presentes en el talar, por lo que probablemente las interacciones entre especies se vean seriamente afectadas en las forestaciones. *Elaenia parvirostris* está asociada fuertemente al talar y puede ser catalogada como una especie indicadora.

La distribución y abundancia de las especies de aves depende frecuentemente de las características de la vegetación (Capítulo IV; Wiens 1989b). En el caso de este trabajo, las diferencias de composición de la vegetación varían en conjunto con la estructura, por lo que no podríamos distinguir si los árboles exóticos (e.g., *Pinus* sp.) o su estructura es lo que hace cambiar la composición de aves. Las diferencias de las características de la vegetación con respecto al bosque nativo podrían estar provocando una menor disponibilidad de recursos, como alimento y sitios de nidificación para las aves (Moore y Allen 1999, Lindenmayer y Hobbs 2004). Como resultado, dado que algunas aves de bosque podrían no encontrar las fuentes de alimento suficientes o podría no haber árboles maduros o arbustos adecuados para anidar en las forestaciones, es posible que exista una reducción de la biodiversidad en estos sitios. Esto se ve reflejado también en que las especies encontradas en las forestaciones fueron exclusivamente generalistas de ambiente y que incluso muchas otras generalistas de ambiente presentes en el talar no se encontraron en las forestaciones.

En este trabajo, las forestaciones estudiadas fueron de un tamaño pequeño comparadas con otras forestaciones de otras partes del país. Sin embargo, las mismas pueden ser consideradas comparables a los talaes, dado la heterogeneidad natural de este bosque nativo. Además, si bien las forestaciones analizadas fueron jóvenes, su menor riqueza de aves no estaría asociada a la imposibilidad de colonización porque los talaes se encuentran a pocos kilómetros (10 km) y se sabe que estas distancias no serían un impedimento para el desplazamiento de las aves (Paradis et al. 1998). En distintas investigaciones realizadas sobre

comunidades de aves en forestaciones y bosque nativo se vio que las forestaciones más antiguas mantienen más fauna nativa (Friend 1982). Se atribuye que las forestaciones más antiguas pueden desarrollar una mayor diversidad estructural, condición por la cual, promovería una mayor riqueza de especies (Lindenmayer y Hobbs 2004). Sin embargo, muchas veces estas conclusiones se formulan en sistemas donde las forestaciones son de árboles nativos, no siendo esta condición la de este sistema de estudio. En el presente trabajo, la complejidad estructural de los talares sería menor verticalmente comparado con las forestaciones, por lo que la riqueza y abundancia de especies están en este caso más relacionadas a la composición de plantas leñosas que a la estructura. Además, debería tenerse en consideración que bajo las forestaciones más antiguas y abandonadas se vio que existe recolonización de parte de las leñosas nativas, y en este tipo de sitios la riqueza y abundancia de aves fue mayor (observación personal), lo que refuerza más aún la idea de que la composición de especies leñosas juega un papel muy importante en la estructuración de la comunidad de aves de bosque en esta zona.

Muchos autores han postulado que las forestaciones pueden ser vistas como un “mal menor” si se las compara con otros usos de la tierra como la agricultura (“lesser evil”; Cyranoski 2007, Brockerhoff et al. 2008, Pawson et al. 2008). En esta visión, las forestaciones pueden contribuir a la preservación de la biodiversidad y considerarse hábitat adecuado para distintas especies de bosque (Parrotta et al. 1997, Humphrey et al. 2000, Sax 2002, Brockerhoff et al. 2003, Barbaro et al. 2005, Carnus et al. 2006). Además, las forestaciones podrían contribuir a escala de paisaje al mantenimiento de la biodiversidad a través de distintos mecanismos como la complementación de hábitat (Wunderle 1997), la conectividad (Hampson y Peterken 1998) y los efectos de amortiguación o “buffer” (Renjifo 2001, Denyer et al. 2006). Sin embargo, también se ha propuesto que las forestaciones de árboles a gran escala podrían tener resultados “bioperversos” (Lindenmayer 2009). Entre ellos, podría incluirse la pérdida considerable de biodiversidad como resultado del reemplazo del bosque nativo para establecer forestaciones, facilitación para la invasión de las especies de árboles plantadas, malezas o animales cimarrones en los ambientes nativos (Ledgard 2001, Kanowski et al. 2005, Kupfer et al. 2006, Brockerhoff et al. 2008), beneficio para especies generalistas que podrían sacar provecho de las forestaciones más que las raras especialistas de bosque (Ewers y Didham 2006) y alteración de procesos clave de los ecosistemas (tales como incendios y regímenes hidrológicos) con impactos negativos directos o indirectos sobre la biota (Richardson et al. 1994, Jackson et al. 2005).

En el caso de los talares del sur de la Bahía de Samborombón, la complementación de hábitat, la conectividad y los efectos de amortiguación, no serían tan importantes para un sistema naturalmente heterogéneo o discontinuo. Además, se realizaron estudios donde se muestra que las forestaciones estarían extrayendo agua de las napas (Jobbágy et al. 2006, Besteiro 2014), lo que podría llevar a consecuencias “bioperversas” como las planteadas por Lindenmayer (2009). Para aumentar el valor de conservación de las plantaciones en cuanto al ensamble de aves de bosque, se podría generar una mayor variabilidad en la composición de especies leñosas, incluyendo árboles nativos. Además, muchos estudios revelan que conservar áreas remanentes de vegetación nativa cercanas permitiría aumentar la abundancia de las especies en las forestaciones (Friend 1982, Suckling 1982, Lindenmayer et al. 1999), por lo que se podría también aumentar la superficie de talares en las cercanías.

En síntesis, en una misma ubicación geográfica pero en bosques distintos existen diferencias sustanciales de la composición y estructura de la comunidad de aves. Si bien, bajo ciertas condiciones especiales, el bosque implantado serviría para complementar la pérdida de bosque nativo y con él sostener su fauna asociada, en la situación actual las forestaciones no mantienen adecuadamente a la avifauna de bosque nativo en el sur de la Bahía de Samborombón.

Apéndice 5.1

Especies de aves encontradas en los distintos tipos de bosque, F1 (Forestación 1), F2 (Forestación 2) y T (Talaes) o en todos ellos. Se indica si la especie es considerada especialista (E) o generalista (G) de bosque.

Especie	Generalista/ Especialista	Tipo de bosque
<i>Agelaioides badius</i>	G	T, F2
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	G	T
<i>Coccyzus melacoryphus</i>	E	T
<i>Colaptes campestris</i>	G	F2
<i>Colaptes melanochloros</i>	G	T, F2
<i>Elaenia parvirostris</i>	E	T
<i>Furnarius rufus</i>	G	Todos
<i>Guira guira</i>	G	T, F1
<i>Leptasthenura platensis</i>	E	T
<i>Leptotila verreauxi</i>	E	T
<i>Leucochloris albicollis</i>	G	F1
<i>Milvago chimango</i>	G	F1
<i>Molothrus bonariensis</i>	G	T
<i>Myiopsitta monachus</i>	G	Todos
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	E	T
<i>Paroaria coronata</i>	E	T
<i>Passer domesticus</i>	G	F2
<i>Patagioenas picazuro</i>	G	Todos
<i>Pipraeidea bonariensis</i>	E	T
<i>Pitangus sulphuratus</i>	G	Todos
<i>Polioptila dumicola</i>	E	T
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	G	T, F2
<i>Rupornis magnirostris</i>	G	F1
<i>Satrapa icterophrys</i>	E	T
<i>Serpophaga subcristata</i>	G	T, F1
<i>Setophaga pitaiayumi</i>	E	T
<i>Sicalis flaveola</i>	G	T
<i>Sporagra magellanica</i>	G	T, F2
<i>Sporophila caerulescens</i>	G	T
<i>Tachycineta leucorrhoa</i>	G	T
<i>Troglodytes aedon</i>	G	Todos
<i>Turdus rufiventris</i>	G	T
<i>Tyrannus melancholicus</i>	G	Todos
<i>Tyrannus savana</i>	G	T, F2
<i>Zenaida auriculata</i>	G	Todos
<i>Zonotrichia capensis</i>	G	Todos

Capítulo VI

El ensamble de aves del talar y su relación biogeográfica con la metacomunidad de aves de bosque del norte y centro de Argentina

“The tension between pattern seekers, those who believe there are some rules out there, and those who believe that nature is infinitely wonderful and complex...”

“In sum, community ecology may have the worst of all worlds. It is more complicated than population dynamics, so contingent theory does not work, or rather, the contingency is itself too complicated to be useful. But paradoxically, community ecology is not big and bold enough to break out of the overwhelming complexity within which it appears to be enmeshed.”

Lawton 1999

Introducción

Uno de los objetivos principales de la ecología de comunidades es identificar los patrones de ensamblado de especies y estudiar los procesos que los producen (Fukami 2010, Morin 2011). La manera clásica de abordar este problema es concentrándose en lo que ocurre en la comunidad local (Lawton 1999, Sutherland et al. 2013). Sin embargo, en los últimos años se retomó la idea de que el contexto histórico y biogeográfico pueden jugar un papel muy importante en la estructuración de la comunidad local a través de determinar el conjunto potencial de especies que pueden alcanzar una región en particular (Ricklefs 1987, Ricklefs y Schluter 1993, Gaston y Blackburn 2000, Fukami 2010, Ricklefs y Jenkins 2011, Wiens 2011). Para comprender los procesos involucrados en la formación y mantenimiento de la estructura de las comunidades, hay que tomar en cuenta escalas grandes y pequeñas a la vez, y para esto, es necesario tener una visión integral entre la ecología y la biogeografía (Ricklefs y Jenkins 2011). El campo de las metacomunidades, definidas como un conjunto de comunidades vinculadas o no por dispersión (Leibold y Mikkelsen 2002), no sólo permite relacionar la escala local con la biogeográfica (Heino et al. 2017), sino también mostrar patrones emergentes del conjunto de comunidades (Leibold y Mikkelsen 2002) y dar herramientas para inferir procesos subyacentes a esos patrones (Cottenie 2005, Logue et al. 2011, Heino et al. 2015).

Al establecer las relaciones biogeográficas entre comunidades a partir de discontinuidades de la composición taxonómica de los ensambles (Kreft y Jetz 2010), se pueden generar hipótesis acerca de cuáles de las mismas están más emparentadas entre sí. De esta manera, teniendo en cuenta estas comunidades más relacionadas, se define un acervo de especies en común (pool de especies, diversidad gamma) de forma no arbitraria, que representa el conjunto de especies que tienen la potencialidad de contribuir con individuos a un ensamble local (Carstensen et al. 2013). Una vez definido el acervo de especies, es posible estudiar los patrones de presencia y ausencia de especies entre comunidades emparentadas, o sea los patrones metacomunitarios. Detectar patrones en la distribución de la especie es la única manera de inferir los procesos que moldean la estructura comunitaria a escalas grandes, dado que los experimentos manipulativos no logran ser lo suficientemente extensos (Currie 2007).

Los patrones metacomunitarios han generado grandes debates entre los ecólogos, incluso desde antes de que existiera el término “metacomunidad”, siendo el más resonante la disputa entre Henry Gleason y Frederick Clements. Mientras que el primero propuso que las comunidades se constituyen de especies que poseen respuestas idiosincráticas a un gradiente

ambiental (Gleason 1926), el segundo definió a las comunidades como una entidad propia, con especies que se interrelacionan fuertemente entre sí, por lo que reaccionarían en conjunto a un cambio en el gradiente ambiental (Clements 1916). A partir de estas ideas, podemos establecer que existen patrones con gradientes gleasonianos en las cuales las especies se van perdiendo o intercambiando sin relación unas con las otras (al azar) y con gradientes clementsianos donde las especies se pierden o se reemplazan de a grupos (Presley et al. 2010). En este último caso, la identificación de estos compartimientos puede ser de relevancia ecológica y es posible analizarlos de manera independiente dado que distintas dinámicas metacomunitarias podrían operar en los distintos compartimientos (Presley et al. 2010). A su vez, se puede encontrar un tercer tipo de gradiente, el uniformemente espaciado, en el que no existen comunidades discretas pero los rangos de las especies se disponen de manera más equitativa de lo esperado por azar (Tilman 1982).

Estos tres gradientes pueden darse en un contexto de pérdida o de recambio de especies. En el primer caso, estaríamos en presencia de un patrón anidado, donde las comunidades más pobres representan un subconjunto de especies de las más ricas (Patterson y Atmar 1986, Wright et al. 1998). En el segundo, la riqueza de especies entre comunidades no cambia, pero las especies que se pierden en una comunidad son reemplazadas por otras en la siguiente (Leibold y Mikkelsen 2002). Por último, y no más lejos de la polémica, Diamond (1975) describió el patrón de tablero de damas, en el que ciertas especies poseen distribuciones mutuamente excluyentes pero independientes de la distribución de otras especies. Todos estos patrones son maneras idealizadas para poder caracterizar a una metacomunidad (Gascón et al. 2016), en las cuales se analiza cómo se comporta la diversidad beta del conjunto de comunidades, o sea la variación de la identidad de las especies entre sitios (Whittaker 1960, 1972, Anderson et al. 2011).

Los patrones metacomunitarios pueden ser moldeados a partir de diferentes procesos tanto determinísticos como estocásticos (Fukami 2010, Vellend 2010, Logue et al. 2011). En los procesos determinísticos, las condiciones ambientales bajo las cuales ocurre el ensamblado de la comunidad determinan cuáles especies del acervo regional de especies permanecerán en ella (Fukami 2010). Si bien los procesos determinísticos han dominado el campo de la ecología de comunidades enmarcados en la teoría de nicho (Chase y Leibold 2003), desde el trabajo de Hubbell (2001) sobre la teoría neutral y el crecimiento del campo de las metacomunidades (Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005, Logue et al. 2011), los procesos estocásticos, como la dispersión y la deriva, han ganado lugar dentro de los posibles procesos estructuradores de las comunidades (Vellend 2010). Si los procesos que determinan la variabilidad de la

metacomunidad tienen que ver con procesos determinísticos, se espera que exista una relación entre las características ambientales del sitio donde se encuentra la comunidad local y la composición de especies de la misma (Legendre et al. 2005). En cambio, si lo que predominan son los procesos estocásticos, se prevé que exista una fuerte autocorrelación espacial entre las comunidades, independientemente de las características ambientales locales (Bell 2001, Hubbell 2001, He et al. 2005, Legendre et al. 2005). Para distinguir entre el efecto de filtrado ambiental y la dispersión, se debe incorporar al espacio de manera explícita en los análisis (Legendre et al. 2005, Dray et al. 2006, Meynard et al. 2013, Heino et al. 2017). Entender los procesos por los cuales la diversidad beta es creada y mantenida es necesario para tomar medidas de manejo adecuadas (Legendre et al. 2005).

Las metacomunidades han sido estudiadas mayoritariamente en sistemas acuáticos y microcosmos (Logue et al. 2011) en escalas espaciales y temporales acotadas (Logue et al. 2011 y citas allí, pero ver Presley et al. 2009). Asimismo, en este tipo de trabajos se focalizan en encontrar patrones (Presley et al. 2010, López-González y Lozano 2015, Dümmer et al. 2016, Brasil et al. 2017) o procesos (Cottenie 2005, Castillo-Escrivà et al. 2017, Rodil et al. 2017), siendo todavía incipiente la búsqueda del vínculo entre ambos (Fernandes et al. 2013, Moritz et al. 2013, Gascón et al. 2016, Heino et al. 2017) y poco usual este objetivo en escalas geográficas grandes de comunidades terrestres de vertebrados (Bogoni et al. 2017). Recientemente, se han desarrollado nuevos análisis que permiten a los investigadores explorar, identificar y evaluar diversos aspectos de la estructura metacomunitaria, entre ellos el análisis de elementos de estructura metacomunitaria (Leibold y Mikkelsen 2002, Presley et al. 2010) y el análisis de partición de la variación (Borcard et al. 1992, Legendre et al. 2005). En este trabajo se aplicó la combinación de dichas aproximaciones para entender los patrones e inferir los procesos de formación y mantenimiento de las comunidades de aves de bosque del norte y centro de Argentina. En particular, nos centramos en comprender el origen y conformación de la comunidad de aves de los talaes de la provincia de Buenos Aires.

Los bosques de tala (bosques dominados por *Celtis ehrenbergiana*) ocupan una franja estrecha a lo largo de la costa del Río de la Plata y la parte norte de la costa atlántica de Argentina, constituyendo una estructura boscosa nativa única de la región pampeana (Capítulo II, Fig. 2.1). De acuerdo a Cabrera (1949), estos bosques pueden ser considerados como una muestra empobrecida de los bosques xéricos presentes en la región del Chaco Húmedo. En este sentido, disminuye la riqueza de árboles de norte a sur, perdurando en los bosques del sur unas pocas especies dominantes (Parodi 1940, Vervoort 1967, Arturi y Goya 2004). En concordancia con el empobrecimiento de la vegetación de los talaes, la avifauna de estos

bosque ha sido considerada, a su vez, como una muestra empobrecida de la avifauna del Chaco (Marateo et al. 2009). En un trabajo pionero tratando de comprender el origen biogeográfico de los ensambles de aves del Chaco, Short (1975) observó que había una estrecha relación entre las aves del Chaco y del Espinal, habiendo una disminución de la riqueza de norte a sur y careciendo de endemismos regionales. En este sentido, es posible que la metacomunidad de aves de los bosques del norte y centro de Argentina presente un patrón metacomunitario anidado, siendo la comunidad de aves de bosques de tala parte del mismo acervo de especies y a su vez un subconjunto de las especies que se encuentran en la región del Chaco.

Por lo tanto, los objetivos de este Capítulo son: (1) determinar el acervo biogeográfico de las especies de aves correspondiente a los talaes, mediante la propuesta de hipótesis acerca de las afinidades biogeográficas entre comunidades de aves de bosque del norte-centro de Argentina; (2) poner a prueba la hipótesis de patrón de anidamiento para la metacomunidad de aves de bosque del norte y centro de Argentina; (3) a partir del patrón metacomunitario encontrado, intentar establecer la asociación del patrón con distintos procesos determinísticos o estocásticos capaces de moldear la estructura y variabilidad de las comunidades, mediante la partición de los efectos de las variables climáticas y el espacio.

Métodos

En este estudio se incluyó para su análisis, además del ensamble de aves de los bosques de tala de General Lavalle, otros 22 ensambles correspondientes a distintas zonas boscosas de Argentina (Fig. 6.1.). Los datos de censos de aves que representan las principales ecorregiones del norte y centro de Argentina, fueron extraídos de bibliografía y corresponden a las listas de especies disponibles provenientes de censos diurnos enmarcados en trabajos comunitarios (Apéndice 6.1.). Aunque el esfuerzo de muestreo no fue estandarizado entre sitios, se consideró que las listas disponibles de especies de aves de bosque eran adecuadas para detectar afinidades biogeográficas entre las comunidades.

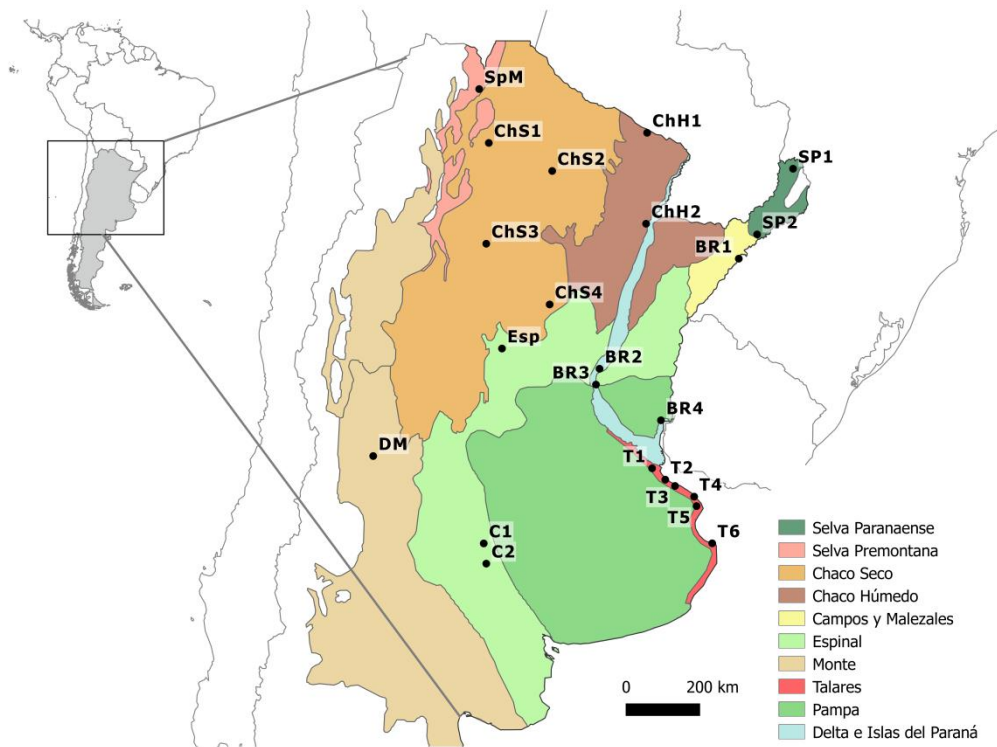


Fig. 6.1. Mapa del centro y norte de Argentina que representa la localización de los sitios de censos de aves incluidos en este estudio y las ecorregiones a las que corresponden (ver Apéndice 6.1.). El mapa de las ecorregiones fue modificado a partir de Burkart et al. (1999). Se muestra la distribución histórica de los talares, como parte de la ecorregión Pampa.

En cada sitio se estimó la riqueza de especies de aves (S) y se construyó una matriz de incidencia, teniendo en cuenta la presencia o ausencia de las especies en los sitios. Para este estudio, se excluyeron las especies rapaces, las nocturnas, aquellas consideradas ocasionales (por ej., especies de pastizal que usan el borde del bosque como percha), y las que estaban presentes en menos del 5% de los sitios.

Análisis de datos

A partir de la matriz de incidencia se determinó la similitud de las comunidades de aves entre los sitios a través de un análisis de agrupamiento jerárquico aglomerativo. Este análisis agrupa sitios que son similares en cuanto a su composición de especies y puede ser usado para determinar el acervo de especies de una metacomunidad (Carstensen et al. 2013). Se utilizó el índice de disimilitud de Sorensen (equivalente a la distancia de Bray-Curtis pero basado en datos de presencia-ausencia; Legendre y Legendre 2012) y el método de ligamiento

promedio ("UPGMA", según sus siglas en inglés, "Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean"; siguiendo a De Klerk et al. 2002). A partir de esta información se generó un dendrograma.

Las afinidades biogeográficas entre las comunidades de aves también fueron determinadas a través de un análisis de parsimonia de las distribuciones de especies ("PAD" según sus siglas en inglés, "Parsimony Analysis of Distributions"; Trejo-Torres y Ackerman 2001). En este método, al igual que en el análisis de agrupamiento, se utiliza la matriz de incidencia de sitios por especies para construir un cladograma el cual se usa para encontrar una estructura jerárquica en los datos biogeográficos (Trejo-Torres y Ackerman 2001). Los cladogramas generados a partir del PAD se consideran hipótesis de afinidad biológica entre sitios y las terminales dicotómicas de los árboles se interpretan como sitios que comparten la máxima afinidad biogeográfica (Trejo-Torres y Ackerman 2001, García-Barros et al. 2002). Para este análisis se aplicó el método de parsimonia de Wagner en el cual se incluyó una comunidad hipotética ("*outgroup*" o "grupo externo") compuesta por la ausencia de todas las especies registradas en los diferentes sitios (columna de ceros), con el fin de enraizar el cladograma. Este tipo de comunidad hipotética fue elegida dado que no realiza ningún supuesto específico acerca de los mecanismos responsables de la presencia de especies en los sitios (Rosen y Smith 1988, Morrone 2014).

Análisis de los Elementos de Estructura Metacomunitaria

Para identificar y descartar simultáneamente entre distintos patrones metacomunitarios idealizados, se aplicó el análisis de los elementos de estructura metacomunitaria ("EMS" por sus siglas en inglés, "Elements of Metacommunity Structure"). Este método ha sido desarrollado con el fin de analizar patrones en una escala regional (Leibold y Mikkelsen 2002) pero puede ser adaptado para estudiar patrones de distribución en grandes escalas biogeográficas, teniendo en cuenta varias regiones a la vez (Presley y Willig 2010, Meynard et al. 2013, Heino y Alahuhta 2015). Los elementos analizados mediante este método son coherencia, recambio de especies y agrupamiento de límites ("*coherence*", "*species turnover*" y "*boundary clumping*" en inglés, respectivamente) y se evalúan a partir de una matriz de incidencia de sitios por especies, ordenada por un análisis de correspondencia siguiendo una serie de etapas (Leibold y Mikkelsen 2002). Los patrones de distribución de especies entre sitios que pueden distinguirse mediante este análisis son: gradientes clementisanos, gleasonianos y uniformemente espaciados asociados a anidamiento o a reemplazo de especies, tablero de damas y un patrón nulo correspondiente al azar (Leibold y

Mikkelson 2002, Presley et al. 2010; Fig. 6.2.). En el Apéndice 6.2 se desarrolla en más detalle la metodología para calcular los EMS.

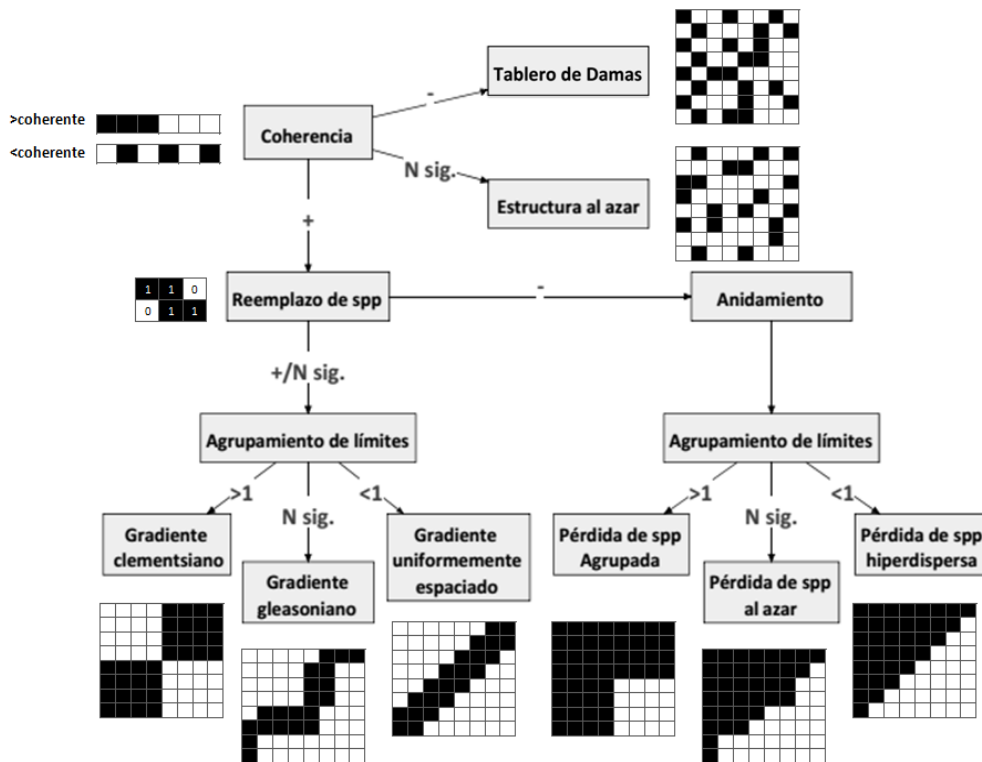


Fig. 6.2. Evaluación por pasos de los elementos de estructura metacomunitaria. En las matrices, las filas representan a los sitios y las columnas a las especies. Adaptado de Leibold y Mikkelson (2002). N sig: no significativo.

En algunas estructuras clementsianas pueden identificarse grandes números de especies agrupados que comparten sus extremos de distribución (López-González et al. 2012). Estos grupos pueden ser analizados de forma separada a través de un análisis jerárquico, teniendo en cuenta distintas escalas de análisis (Presley et al. 2010). Entonces, en el análisis aquí realizado, mientras se mantuvo el grano (cada sitio) la extensión del estudio fue variando (metacomunidad). Esto se realizó en función de tener en cuenta la existencia de distintos acervos biogeográficos de especies, que forman un subconjunto dentro de la distribución de sitios (ver Resultados). Por esto, no sólo se evaluó los “EMS” para todos los sitios, sino que una vez determinado el subconjunto de sitios con los cuales está asociado el acervo de especies propio de los talaes, se evaluó de manera jerárquica también los “EMS” en la nueva

metacomunidad definida. Para este nuevo análisis de “EMS”, fueron omitidas las especies encontradas sólo en un sitio dado que las mismas pueden sesgar el análisis de agrupamiento de límites porque tanto el rango como el límite de la especie se encuentran en el mismo sitio (de la Sancha et al. 2014). De todas formas, el impacto que tienen estas especies sobre la estructura de la metacomunidad no es importante incluso cuando se encuentran en una alta proporción (Presley y Willig 2010).

Relación entre la diversidad beta de la metacomunidad y las variables climáticas y espaciales

Variables ambientales

Se tuvieron en cuenta 6 variables ambientales relacionadas con el clima, disponibles en BioClim (Hijmans et al. 2005; <http://www.worldclim.org/bioclim>), que fueron derivadas de valores mensuales de temperatura y precipitaciones en un período de 30 años (1960-1990) con una resolución espacial de 5 minutos. Se tomaron precipitación anual y temperatura media anual, una medida de estacionalidad de cada una y dos condiciones extremas de precipitación y temperatura (precipitación en el mes más seco y temperatura mínima en el mes más frío). En los casos en los que el coeficiente de correlación entre variables resultó superior a 0.75, se eliminó una de éstas (la más correlacionada con respecto al resto de las variables). Finalmente, se seleccionaron 4 variables: precipitación anual, temperatura media anual, coeficiente de variación de las precipitaciones y temperatura mínima en el mes más frío.

El análisis de correspondencia provee el orden de los sitios del EMS (ver Apéndice 6.2). Para la metacomunidad a la que pertenecen los talares, se realizaron correlaciones de Spearman entre las variables climáticas seleccionadas y los “scores” de los sitios en los ejes del ordenamiento que hayan resultado significativos en cuanto a su coherencia en el análisis “EMS”.

Predictores espaciales

A través del análisis de correspondencia sólo puede apreciarse indirectamente el efecto del espacio y no puede adjudicarse cuánto explica de la variabilidad de la metacomunidad. Para poder tener en cuenta la dispersión como mecanismo estructurador de la metacomunidad se calcularon predictores espaciales, incluyéndose al espacio de manera explícita, como una variable explicativa más (Dray et al. 2006). Se utilizó entonces, una medida indirecta de la dispersión, teniendo la distancia entre los puntos como su indicador. Los métodos indirectos tienen la potencialidad de medir los efectos de la dispersión pasada y

futura. En cambio, los métodos directos sólo son capaces de captar parte de la dinámica de dispersión, especialmente si este comportamiento está contenido en una gran escala temporal que no puede ser tomada en cuenta durante el tiempo de muestreo (Jacobson y Peres-Neto 2010). Por lo tanto, dado que cuantificar dispersiones de larga distancia (“LDD” o “Long Distance Dispersal”) se considera muy complicado (Webster et al. 2002, Nathan et al. 2003), más aún si se tienen en cuenta múltiples especies que dispersaron en diferentes escalas temporales, la distancia espacial entre los sitios estudiados probablemente sea la medida indirecta más adecuada de la dispersión (Jacobson y Peres-Neto 2010).

A partir de una matriz con las posiciones geográficas proyectadas X e Y de los 20 sitios correspondientes a la metacomunidad que comprendió a los talares (ver Resultados), se calcularon los mapas de autovectores de Moran basados en distancia (“dbMEM”, según sus siglas en inglés, “distance-based Moran’s Eigenvector Maps”), previamente conocidos como Coordenadas Principales de Matrices de Proximidad (“PCNM”, según sus siglas en inglés, “Principal Coordinates of Neighbour Matrices”). Estos autovectores se consideran predictores espaciales que describen al espacio mejor que sólo teniendo en cuenta la posición X e Y de los sitios (Borcard y Legendre 2002, Dray et al. 2012). Los primeros autovectores describen las asociaciones espaciales entre los sitios a escala amplia, mientras que los últimos tienen en cuenta asociaciones a escalas más finas (Borcard et al. 2011). En el Apéndice 6.3. se desarrollan los pasos por los cuales se obtuvieron estos autovectores.

Análisis de la partición de la variación

El análisis de la partición de variación fue utilizado para determinar el papel relativo del ambiente (variables climáticas) y el espacio (predictores espaciales) sobre la distribución de especies en los sitios (Borcard et al. 1992, 2004, Legendre y Legendre 2012). Se utilizaron una serie de análisis de redundancia (RDA) para calcular la proporción de la variabilidad explicada pura y compartida por el ambiente y el espacio (Borcard et al. 1992, Peres-Neto et al. 2006). Los coeficientes de determinación ajustados (R^2 ajustados) fueron calculados para todas las particiones dado que son las únicas medidas no sesgadas de la variabilidad explicada (Peres-Neto et al. 2006). En este esquema, la composición de especies por sitio constituyó la variable respuesta multivariada a la que se le aplicó, previo al análisis, la transformación de Hellinger (Legendre y Gallagher 2001, Peres-Neto et al. 2006, Rodil et al. 2017). En la transformación de Hellinger, los datos de la matriz de presencia-ausencia de sitios por especie son relativizados a su valor por sitio, dividiendo cada valor por la sumatoria del sitio (riqueza) y luego calculando la raíz cuadrada de estos valores resultantes (Legendre et al. 2005).

Previo a los RDA, se seleccionaron las variables explicativas de cada grupo (espaciales y climáticas-ambientales) a partir de una selección de pasos hacia adelante (en inglés, “forward selection”) con doble criterio de parada (Blanchet et al. 2008) que se basa en la incorporación progresiva de variables explicativas en el modelo. La selección de pasos hacia adelante se continúa sólo si el modelo global es significativo. El primer criterio de parada es que se exceda el valor crítico ($\alpha = 0.05$), y el segundo se alcanza si el R^2 ajustado del modelo reducido excede al del modelo global (Heino et al. 2017).

Programas y paquetes estadísticos utilizados

El análisis PAD se realizó utilizando la subrutina “PARS” en el programa PHYLIP 3.695 (Felsenstein 2013). El resto de los análisis fueron realizados con el programa R, versión 3.3.3. El análisis de agrupamiento jerárquico aglomerativo se ejecutó a través del paquete “vegan” (Oksanen et al. 2017) y “cluster” (Maechler et al. 2016); los elementos de estructura metacomunitaria fueron evaluados con el paquete “Metacom” (Dallas 2017); los dbMEM fueron calculados a partir del paquete “adespatial” (Dray et al. 2016a); la selección de pasos hacia adelante fue realizada con el paquete “packfor” (Dray et al. 2016b), y por último, la transformación de Hellinger y la partición de la variación con el paquete “vegan” (Oksanen et al. 2017).

Resultados

Relaciones biogeográficas entre comunidades y determinación del acervo de especies asociado a las comunidades de aves de talar

A partir de los censos obtenidos de bibliografía se obtuvo que la riqueza de aves de bosque disminuye principalmente de norte a sur (Fig. 6.3.).

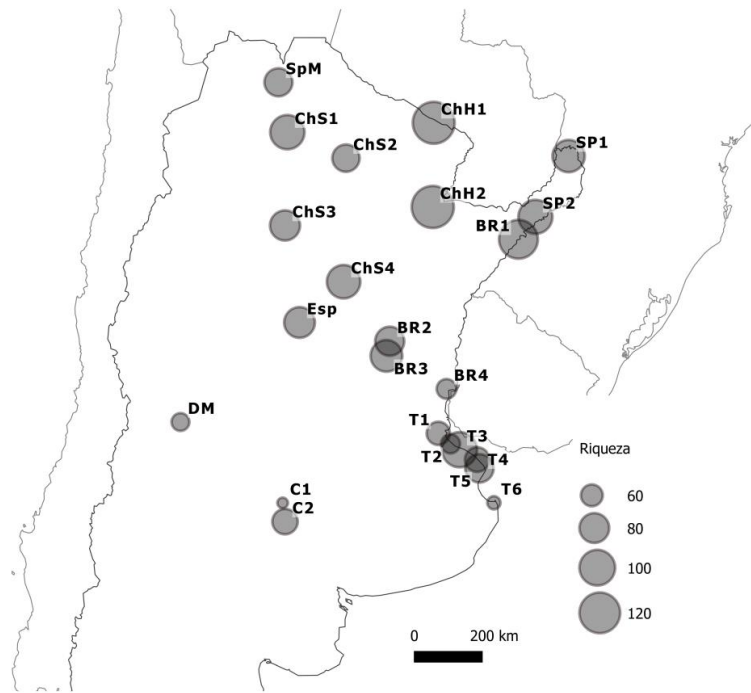


Fig. 6.3. Riqueza de aves de bosque del Centro y Norte de la Argentina para 23 localidades donde se realizaron censos. Los códigos de los sitios pueden verse en el Apéndice 6.1.

El análisis de agrupamiento jerárquico basado en el coeficiente de similitud de Sorensen mostró un grupo principal (A), subdividido por un lado, en bosques del Chaco Húmedo, bosque ribereño a lo largo del río Paraná y los bosques de tala (Grupo A1) y por otro, en bosques del Chaco Seco, desierto del Monte y Espinal (Grupo A2; Fig. 6.4.). A su vez, tres sitios quedaron por fuera de este gran grupo que corresponden a la selva Premontana y la Paranaense (Grupos B y C).

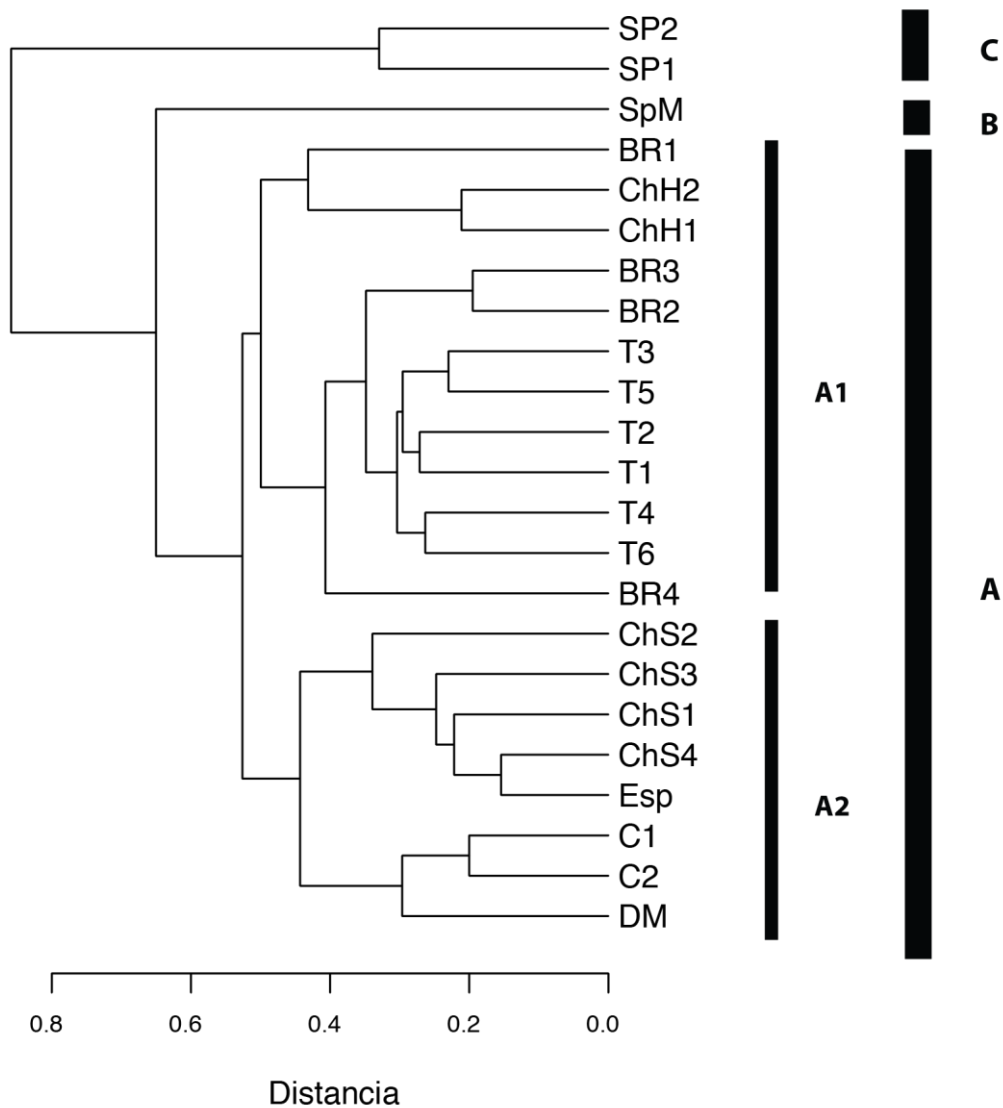


Fig. 6.4. Dendrograma obtenido del análisis de agrupamiento jerárquico basado en la distancia de Sorensen. 23 sitios de bosque (ver códigos de los sitios en el Apéndice 6.1.) y 263 especies de aves. Las letras A, B, A1 y A2 corresponden a los diferentes grupos de comunidades encontrados.

El análisis de PAD resultó en dos árboles más parsimoniosos (Fig. 6.5.). Los mismos difirieron sólo en la posición de la comunidad de aves de talar de Punta Lara (TF3), pero esto no altera la topología general del árbol. Este análisis no puede ser interpretado como el análisis de agrupamiento, ya que el PAD minimiza el número de cambios requeridos para plasmar los datos en un árbol, maximizando el número de similitudes entre los ensambles que pueden ser explicados por compartir un mismo acervo de especies (Ribichich 2005). Por lo tanto, se espera que los árboles representen hipótesis acerca de las relaciones entre las

comunidades. En este caso, se identificaron dos grupos principales en los árboles, que coinciden con lo obtenido en el análisis de agrupamiento. En uno de los grupos se encuentran los sitios de las selvas Paranaense y Premontana (Grupo BC, Fig. 6.5.) y en el otro grupo, el resto de los sitios organizados a su vez en dos subgrupos, uno que incluye al Chaco Seco, al desierto del Monte y al Espinal (Grupo A2, Fig. 6.5.) y el último que representa al Chaco Húmedo, bosque ribereño y talares (Grupo A1, Fig. 6.5.).

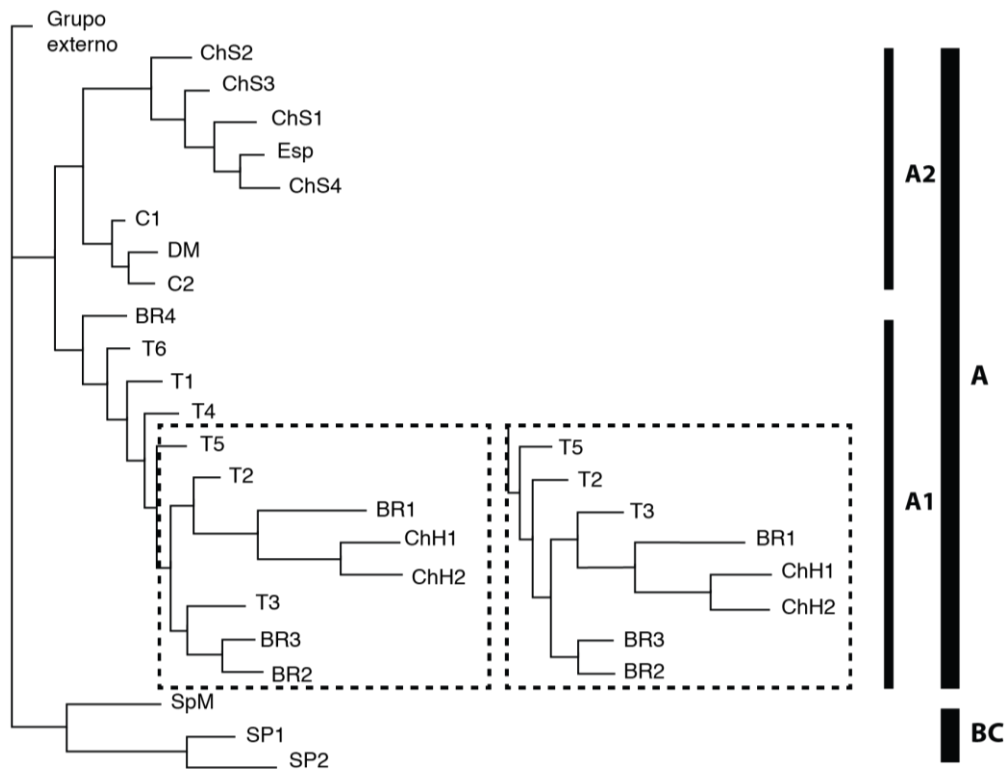


Fig. 6.5. Cladograma (fenograma) que representa la topología de los árboles más parsimoniosos para las relaciones entre los 23 ensamblajes de aves (263 especies) de bosque del norte y centro de Argentina (ver códigos de los sitios en el Apéndice 6.1.). Las letras A, B, A1 y A2 corresponden a los diferentes grupos de comunidades encontrados. El clado que difiere entre los dos árboles más parsimoniosos se encuentra encuadrado. MPTs (árboles más parsimoniosos): longitud = 810 pasos; índice de Consistencia = 0.32; índice de retención = 0.51.

Determinación del patrón metacomunitario

En el análisis de elementos de estructura metacomunitaria, al considerarse las 23 comunidades se obtuvo una coherencia positiva, un recambio de especies positivo y un agrupamiento de límites positivo, todos significativos (Tabla 6.1.). Por lo tanto, los resultados del “EMS” muestran un patrón metacomunitario de recambio de especies, con reemplazo de especies por grupos lo que da como resultado un patrón clementsiano (Fig. 6.6., Tabla 6.1.).

Los sitios correspondientes a selvas Paranaense y Premontana se ubican en uno de los extremos del ordenamiento. Si bien tanto las comunidades de selva como las del Grupo A comparten muchas especies, existe un recambio de las mismas, reemplazándose de a grupos al pasar de las comunidades de selva hacia el resto. Siguiendo los resultados del análisis de agrupamiento y el PAD, al remover del análisis los sitios correspondientes a la selva Paranaense y Premontana (Grupo B C), se obtuvo en cambio, coherencia positiva, un recambio de especies negativo y un agrupamiento de límites positivo significativos, esta vez consistente con un patrón anidado y con pérdida de especies por grupos en los dos primeros ejes del ordenamiento (Fig. 6.7., Tabla 6.1.). En concordancia con los resultados del PAD y del análisis de agrupamiento, el análisis jerárquico del EMS mostró que el acervo biogeográfico de especies que contiene a los talaes es el Grupo A. De esta manera, quedan establecidas dos metacomunidades distintas, una correspondiente a selva y otra al resto de los sitios de bosque chaqueño, Espinal, talaes, bosque ribereño y Monte. Para los subsiguientes análisis sólo se consideró este último grupo de comunidades.

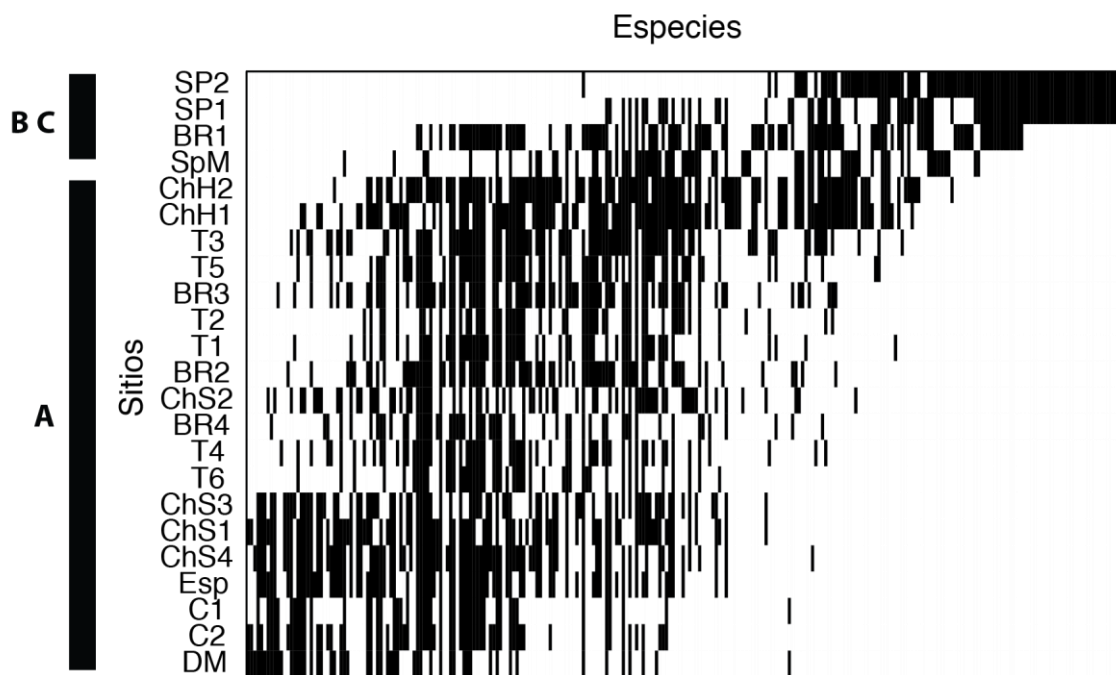


Fig. 6.6. Patrón metacomunitario de los 23 ensambles de aves (263 especies) de bosque del norte y centro de Argentina. El patrón corresponde a un patrón de reemplazo de especies de a grupos. Matriz ordenada de presencia-ausencia de especies a partir de un análisis de correspondencia. Las filas representan los sitios de muestreo y las columnas las especies. Los cuadrados negros indican la presencia de una determinada especie en un sitio y los blancos su ausencia. Las letras A y BC corresponden a los diferentes grupos de comunidades encontrados. Ver códigos de los sitios en el Apéndice 6.1.

	ABC-Eje1	A-Eje1	A-Eje2
Número de especies	263	196	196
Número de sitios	23	20	20
Coherencia			
Aus. Emb.	2022	1278	1516
Z	15	14	9
p-valor	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Media simulada	3506	1981	1980
Varianza simulada	99	49	53
Recambio de especies			
Valor Observado	613409	147183	104723
Z	-7	15	20
p-valor	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Media simulada	520895	261595	261256
Varianza simulada	12565	7660	7738
Agrupamiento de límites			
índice	14	5	20
p-valor	<0.0001	<0.0001	<0.0001
gl	260	193	193
Patrón	Gradiente Clementsiano	Anidamiento con pérdida de spp agrupada	Anidamiento con pérdida de spp agrupada

Tabla 6.1. Resultados del análisis de elementos de la estructura metacomunitaria. Análisis basado en 1000 simulaciones. Se muestran los dos primeros ejes correspondientes al análisis de correspondencia para aquellos ordenamientos donde la inercia fue semejante entre ejes.

Como ya se mencionó anteriormente, el patrón metacomunitario obtenido para el Grupo A para ambos ejes es de anidamiento con pérdida de especies por grupos (Fig. 6.7., Tabla 6.1.). Se observa que en el primer eje de ordenamiento los sitios correspondientes a los talares quedan en el centro de la distribución y en un extremo en el segundo eje (Fig. 6.7.a.). Cabe destacar que en el contexto de los “EMS”, se considera anidada a una metacomunidad si los rangos de las especies están contenidos entre sí, y este ordenamiento no tiene que ser necesariamente igual al que se obtendría al ordenar los sitios según su riqueza de especies (Presley et al. 2009). Por este motivo, los grupos de talares, aunque posean una riqueza menor, quedan ubicados en el centro del primer eje de ordenamiento, dado que comparten especies tanto con el Chaco Seco como con el Húmedo. El segundo eje, respondería al patrón anidado esperado por riqueza de especies, quedando las comunidades de aves de talar completamente anidadas en las restantes comunidades (Fig. 6.7.b.). En estas figuras también

puede apreciarse que el primer eje refleja un gradiente oeste-este y el segundo el gradiente norte-sur (Fig. 6.7.).

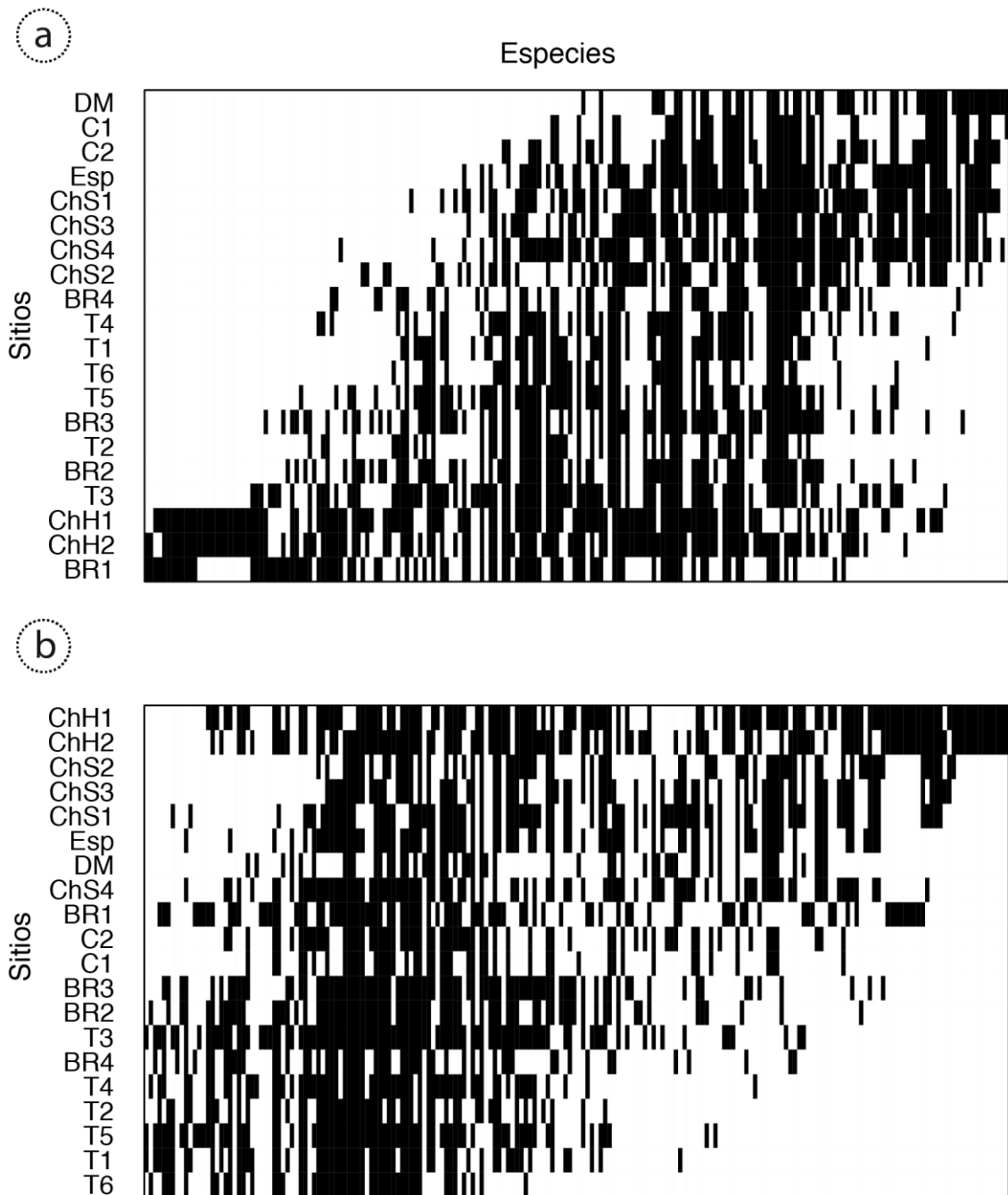


Fig. 6.7. Patrón metacomunitario del Grupo A constituido por 20 ensambles de aves de bosque del norte y centro de Argentina. Se muestran los dos primeros ejes del análisis de correspondencia. El patrón metacomunitario corresponde a anidamiento en ambos casos. Las filas representan los sitios de muestreo y las columnas las especies. Los cuadrados negros indican la presencia de una determinada especie en un sitio y los blancos su ausencia. Ver código de sitios en el Apéndice 6.1.

Relación entre la diversidad beta de la metacomunidad y las variables ambientales y espaciales

Los resultados de la correlación de las variables climáticas con los ejes del análisis de correspondencia muestran que todas las variables están correlacionadas con al menos uno de los ejes, aunque en distinto grado (Fig. 6.8. y Tabla 6.2.). Las variables que correlacionan significativamente con el eje 1 son la precipitación media anual, la temperatura mínima del mes más frío y la variabilidad en las precipitaciones. En cambio, con el eje 2 correlacionan significativamente la temperatura media anual y la variabilidad en las precipitaciones (Tabla 6.2.). En el ordenamiento de los sitios se refleja un gradiente de este a oeste en el eje 1 y de norte a sur en el eje 2. El eje 1 divide los grupos de Chaco Seco de los de Chaco Húmedo, quedando en el centro los puntos de talar y la mayoría de los bosques ribereños. El eje dos divide al Chaco Seco y Húmedo del resto de los sitios (nótese que este es el mismo resultado obtenido en el análisis “EMS”, pero en este caso puede verse la distancia entre las comunidades). Sin embargo, en este análisis sólo puede asociarse la influencia del espacio indirectamente.

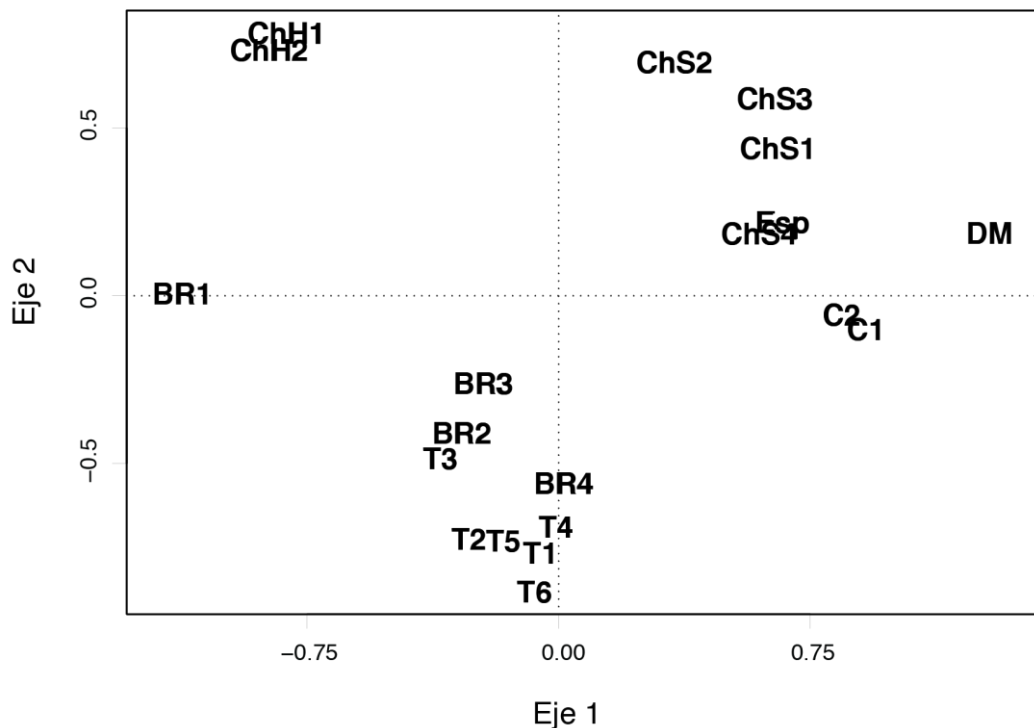


Fig. 6.8. Análisis de Correspondencia del Grupo A constituido por 20 ensambles de aves de bosque del norte y centro de Argentina. Se muestran las correlaciones de las variables ambientales con los dos primeros ejes del ordenamiento. precip A: precipitación anual, V precip: coeficiente de variación de las precipitaciones, temp.MF: temperatura mínima en el mes más frío, temp.MA: temperatura media anual. Explicación del Eje 1: 29%, Eje 2: 23%.

Variable climática		ro	p-valor
Temperatura media anual	eje1	-0.37	0.11
	eje2	0.72	<0.001
Temperatura mínima en el mes más frío	eje1	-0.81	<0.001
	eje2	0.28	0.23
Precipitación anual	eje1	-0.81	<0.001
	eje2	-0.32	0.16
Variación de las precipitaciones	eje1	0.53	0.01
	eje2	0.77	<0.001

Tabla 6.2. Correlaciones de Spearman entre los ejes del análisis de correspondencia (a partir de 20 ensamblajes de aves de bosque del norte y centro de Argentina, Grupo A) y las variables climáticas.

A partir de los mapas de autovectores de Moran basados en distancia (“dbMEM”), resultaron 4 autovectores con índice de Moran positivo y significativo. Todos correspondieron a escalas amplias. Fueron seleccionados los 4 autovectores en el análisis de pasos hacia adelante correspondiente al espacio. En cuanto a las variables climáticas, no se permitió que en el análisis final quedaran variables significativamente correlacionadas, siendo seleccionadas variabilidad en las precipitaciones y temperatura en el mes más frío.

El análisis de partición de la variación mostró que ambiente y espacio explicaron significativamente parte de la variabilidad de la composición entre comunidades. La mayor parte de la variabilidad no pudo adscribirse al ambiente o al espacio separadamente ya que la superposición de éstas explicó la fracción más importante de la variación. Por otro lado, el espacio por sí sólo, controlando el efecto del ambiente, explicó significativamente un 10% de la variabilidad. A su vez, el ambiente controlando el efecto del espacio, explicó una fracción menor (4%) aunque también significativa (Tabla 6.3.).

	gl	R ²	R ² Aj.	p-valor
Esp+Amb	6	0.57	0.37	0.001
Espacio	4	0.47	0.34	0.001
Ambiente	2	0.35	0.27	0.001
Esp Amb	4		0.10	0.001
Esp∩Amb			0.23	
Amb Esp	2		0.04	0.01
Residuales			0.62	

Tabla 6.3. Fracciones provenientes del análisis de la partición de la variación, cada fila corresponde a un RDA distinto. Esp= espacio (predictores espaciales), Amb=Ambiente (variables climáticas), Esp+Amb explicación incluyendo ambos conjuntos de variables explicativas. Espacio: Explicación dada por el espacio, Ambiente: explicación dada por el ambiente. Esp|Amb: explicación dada por el espacio, controlando el efecto del ambiente. Amb|Esp: explicación dada por el ambiente, controlando el efecto del espacio. Esp∩Amb: superposición de lo explicado por el espacio y el ambiente. Residuales: variación no explicada.

Discusión

En este trabajo, a través de distintas aproximaciones (PAD, análisis de agrupamiento jerárquico y EMS jerárquico), se generaron hipótesis sobre las relaciones biogeográficas entre las comunidades de aves de bosque del Norte y Centro de Argentina. Los resultados obtenidos permiten diferenciar en principio las comunidades de aves de los ambientes selváticos (selva premontana y paranaense) de aquellos correspondientes a las regiones del Chaco, del Espinal, del Monte y talar. Esto remarca la estrecha relación existente entre las comunidades de aves de los bosques del Chaco, el Espinal, el Monte y el talar (Grupo A, Fig. 6.4., Fig. 6.5.). Por lo tanto, el acervo de especies asociado a las comunidades de aves de talar corresponde a la región biogeográfica delimitada por la metacomunidad que conforman el conjunto de comunidades del Grupo A. Cabe destacar que de acuerdo a Porzecanski y Cracraft (2005), la avifauna presente en la Pampa es considerada una mezcla de elementos correspondientes a las regiones de Monte, Espinal, Chaco, y también de la selva Paranaense y Atlántica. Nuestros resultados revelan que los elementos chaqueños constituyen los componentes principales de las comunidades de aves de los bosques pampeanos, y existen muy pocos elementos que corresponden a las regiones selváticas (e.g., *Stephanophorus diadematus*). El análisis de EMS jerárquico, refuerza esta idea, revelando un patrón de recambio abrupto entre las

comunidades de aves de selva y aquellas con origen chaqueño ("gradiente Clementsiano" de acuerdo a Heino et al. 2017).

Dentro del grupo de las comunidades chaqueñas fue posible identificar también dos subgrupos, relacionándose en mayor medida las comunidades del Chaco Seco con las del Espinal y las del Monte (Subgrupo A2), mientras que las del Chaco Húmedo lo hicieron con las del bosque ribereño y las de talar (Subgrupo A1). Cabe mencionar, que el talar puede ser considerado fitogeográficamente parte del Espinal (Arturi y Goya 2004, Torres Robles 2009, ver Capítulo II), por lo que si bien estas comunidades de aves pertenecen al mismo Grupo A, se podría esperar que las comunidades de aves del talar se relacionaran más estrechamente a aquellas del Espinal que a las del Chaco Húmedo y al bosque ribereño.

De acuerdo al análisis de EMS jerárquico, la metacomunidad formada por el Grupo A mostró un patrón anidado con pérdida de especies por grupos en ambos ejes de ordenamiento (Fig. 6.6., Tabla 3.1.). Estos resultados concuerdan con lo propuesto por Short (Short 1975), quien reconocía en estas regiones la existencia de un empobrecimiento de la riqueza de especies de aves chaqueñas hacia el sur sin prácticamente elementos endémicos. El análisis también permitió identificar dos gradientes en el cambio de la composición de especies entre las distintas comunidades de aves chaqueñas asociados a los ejes del ordenamiento realizado. El primer gradiente va de este a oeste, diferenciando las comunidades de aves del Chaco Húmedo y aquellas del Chaco Seco, Monte y Espinal, y donde las comunidades del talar y bosque ribereño se encuentran en el centro. Esto implicaría que en ese gradiente las comunidades de talar comparten especies tanto con el Chaco Seco como con el Chaco Húmedo y poco se diferencian de las del bosque ribereño. El otro gradiente va de norte a sur, separando a los sitios del Chaco de las comunidades de talar y bosque ribereño. Estas últimas quedan de todas formas totalmente anidadas dentro de las comunidades chaqueñas como lo revela la Fig. 6.7.b. Por lo tanto, si bien se estableció que existe un gradiente de norte a sur que concuerda con lo esperado por la hipótesis de anidamiento, también se encontró un importante patrón de anidamiento este-oeste. No obstante, las comunidades de aves de talar aparecen contenidas por las del Chaco en ambos casos, siendo este el mismo patrón encontrado para las comunidades vegetales (Parodi 1940, Vervoort 1967, Arturi y Goya 2004, ver Capítulo II). Estos gradientes reflejaron también la pérdida de especies de aves en estas comunidades, siendo mucho más marcada esta pérdida en el gradiente norte-sur (Fig. 6.3.).

Los gradientes hallados en la composición de especies de las distintas regiones correlacionaron significativamente con algunas variables climáticas. Con el primer eje del ordenamiento, correspondiente al gradiente Este-Oeste, estuvieron principalmente asociadas las precipitaciones, su variabilidad y la temperatura mínima del mes más frío. Estas variables climáticas pueden provocar en el Oeste del país situaciones extremas, cuando se combinan bajas precipitaciones, alta variabilidad de las mismas y muy bajas temperaturas en el período más frío. Esto podría explicar entonces las diferencias en composición y riqueza de especies halladas entre las comunidades del Chaco Húmedo y aquellas correspondientes al Chaco Seco, Espinal y Monte principalmente. El eje 2 del ordenamiento, asociado a un gradiente Norte-Sur, se correlacionó con la temperatura media y nuevamente la variabilidad en las precipitaciones. En este caso, la menor cantidad de especies en las comunidades del sur estarían asociadas a climas más fríos durante todo el año pero con menor variabilidad en cuanto a sus precipitaciones. En consecuencia, tanto la variación este-oeste, como también la de norte-sur, en la composición de los ensambles de aves se podrían asociar a un proceso de filtrado ambiental de especies guiado por condiciones limitantes de precipitación y temperatura ("environmental filtering hypothesis"; Wiens 2011, Kraft et al. 2015).

El patrón encontrado podría ser explicado por otros factores ambientales tales como las diferencias espacialmente estructuradas de la composición de la vegetación. En este sentido, el Espinal, el Monte y el talar han sido considerados un bosque Chaqueño empobrecido debido a su baja diversidad de leñosas (Cabrera 1953, Short 1975) y esta estructura simplificada del bosque se acentúa con la distancia entre localidades. De acuerdo a esto, la composición de especies de aves podría responder a esta simplificación de la estructura observada en las comunidades vegetales, produciendo una reducción en la riqueza de aves hacia el sur. De todas maneras, las diferencias encontradas en la vegetación podrían estar respondiendo a las condiciones climáticas, por lo que al haber tenido en cuenta éstas últimas, se puede haber considerado indirectamente estos cambios en la vegetación.

En consonancia con las correlaciones halladas entre las variables climáticas y los ejes de ordenamiento en el EMS, el análisis de partición de la variación apoyó la hipótesis de filtrado ambiental. Sin embargo, tanto las variables climáticas como las espaciales explicaron significativamente parte de la variabilidad de la composición entre comunidades. Por lo tanto, la dispersión también debería ser tenida en cuenta como proceso estructurador de las comunidades (Legendre et al. 2005). No obstante, la mayor porción de esa variabilidad no pudo adscribirse exclusivamente al ambiente o al espacio ya que la superposición de éstos explicó la fracción más importante de la variación. En este caso, la β -diversidad de la

metacomunidad considerada podría ser explicada por la combinación de los procesos de dispersión y de filtro ambiental, al igual a lo obtenido por otros trabajos previamente en otros sistemas (e.g., Heino y Alahuhta 2015, Viana et al. 2015).

Teniendo en cuenta los resultados de la partición de la variación y del análisis de correspondencia, es posible que la importancia de la dispersión y el filtrado ambiental sea distinta en el gradiente de Este-Oeste que en el de Norte-Sur. Las comunidades del Chaco Seco y Húmedo, próximas unas con otras, se parecen más a las de talar de lo que se parecen entre sí. Esta diferencia, podría no estar asociada a una limitación en la dispersión, ya que no existe una barrera física entre estos sitios, sino más bien a una consecuencia de un proceso de filtrado ambiental debida a las condiciones más extremas del Oeste. En cambio, en el gradiente Norte-Sur, no puede distinguirse qué proceso tendría más peso, ya que tanto el filtrado como la dispersión o ambos podrían explicar estas diferencias entre las comunidades. Si bien las comunidades de talar están distantes a las del Chaco, no sólo no hay barreras, sino que existen corredores naturales para las aves, como los ríos Paraná y Uruguay (Rabinovich y Rapoport 1975, Di Giacomo y Contreras 2002, Nores et al. 2005, Marateo et al. 2009), que pudieron favorecer la conexión entre esas comunidades. Estos ríos han sido propuestos también como corredores naturales de dispersión para diferentes taxones tales como crustáceos (Morrone y Lopretto 1994), moluscos (de Castellanos y Landoni 1990), peces (Ringuelet 1975), mariposas y mamíferos (Cabrera y Willink 1980), reptiles (Giraudó 2001, Arzamendia et al. 2015) y plantas vasculares (Menalled y Adamoli 1995, Nores et al. 2005, Oakley et al. 2005). Por lo tanto, la existencia de estos corredores podría explicar por qué las comunidades de aves del talar y del bosque ribereño se parecen más entre sí y con las comunidades del Chaco Húmedo que con las del Espinal o del caldenal (Fig. 6.4., 3.4., 3.7.).

El patrón de anidamiento encontrado concuerda entonces tanto con la teoría neutral como con la de nicho. Desde el punto de vista de la teoría neutral (MacArthur y Wilson 1967, Hubbell 2001), los talarés constituirían islas alejadas y pequeñas que fueron colonizadas de manera diferencial por el acervo de especies proveniente del Chaco, probablemente siguiendo los corredores de los ríos Paraná y Uruguay (Nores et al. 2005, Marateo et al. 2009). Estas conclusiones concuerdan con lo obtenido por Nores et al. (2005) que encontró una cercana relación entre las comunidades de aves a lo largo del Río Uruguay y propuso que este río cumpliría un papel central en la facilitación de la dispersión de las aves. En este estudio no puede descartarse la actuación de procesos meramente estocásticos asociados a deriva (Hubbell 2001, Vellend 2010), que probablemente se relacionan con parte de la variabilidad no

explicada. Por otro lado, teniendo en cuenta la teoría de nicho (Chase y Leibold 2003), estas especies pudieron haber sido a su vez filtradas por su tolerancia a las condiciones climáticas.

Más allá de la contribución de la dispersión y filtrado ambiental en la composición de estas comunidades, el patrón de anidamiento también podría haber sido explicado por extinción diferencial (Patterson y Atmar 1986, Lomolino 1996, Gaston y Blackburn 2000, Iglesias 2004). Esto se ha reportado en muchos estudios pero asociado principalmente a archipiélagos continentales y a procesos de fragmentación del hábitat (Patterson y Atmar 1986, Iglesias 2004). En estos casos, tanto para los archipiélagos como para los fragmentos de hábitat, se considera que éstos tuvieron una composición similar de especies que la del continente o la del hábitat continuo en estudio al que estaban unidos y tras su aislamiento y reducción de área, perdieron especies por extinción (Iglesias 2004). En el presente Capítulo, los talaes nunca han constituido una formación boscosa continua con los bosques del Chaco, estando conectados sólo a través de los bosques ribereños, por lo que es improbable que haya existido un proceso de extinción por reducción del hábitat y aislamiento. Estas conclusiones son similares a las formuladas por Nores (1995), quien estableció que la avifauna de altura de las Sierras Pampeanas, aisladas del cordón principal de los Andes, debían su patrón anidado a procesos de colonización y no de extinción, dado que estas sierras no habían estado en contacto con los Andes ni entre sí. Por lo tanto, en ambos casos, nunca se desarrolló una fauna común que la extinción pudiera desensamblar (Gaston y Blackburn 2000). Por otra parte, también se excluye que el patrón de anidamiento observado se deba a un proceso de especiación. Los talaes son formaciones edáficas relativamente recientes, dado que el suelo de la costa de Buenos Aires estuvo cubierto por agua hasta hace apenas 6000 años (Codignotto y Aguirre 1993, ver Capítulo II). Teniendo en cuenta este corto tiempo, la opción más parsimoniosa es que las aves de talar sean originarias de otros bosques y no que algunas especies se hayan originado en el sur y las comunidades fueran ganando especies por especiación hacia el norte. En síntesis, dada la evidencia geológica existente y los resultados obtenidos en este estudio, es posible que procesos como la dispersión diferencial y el filtrado ambiental sean los principales responsables de la composición de especies de aves de los talaes bonaerenses.

Consideraciones finales

En este estudio se destaca la importancia de definir la escala de análisis tanto espacial como temporal. Por un lado, se determinó la región biogeográfica en donde se enmarcaría el trabajo de una manera no arbitraria, estableciéndose la extensión del estudio (PAD, Cluster,

EMS jerárquico). La escala espacial de la mayoría de los trabajos en los que se utiliza el concepto de metacomunidad incluye desde microcosmos (Warren 1996, Cadotte 2006) hasta escala de paisaje (Driscoll y Lindenmayer 2009, Fernandes et al. 2013) y regional (Meynard et al. 2013, Tonkin et al. 2015, Gascón et al. 2016). Sin embargo, en el presente trabajo se ubica a la metacomunidad en una escala espacial más amplia aún, en una escala biogeográfica (al igual que Presley et al. 2009, Heino y Alahuhta 2015, Bogoni et al. 2017). La definición de metacomunidad aquí utilizada, por lo tanto, se acerca más a la brindada por Hubbell (2001) que considera que la escala espacial propia de una metacomunidad es la biogeográfica y difiere de Logue et al. (2011) que establece que es menor a dicha escala.

Por otro lado, si bien uno de los logros de la ecología en los últimos 50 años consiste en integrar la escala local con escalas mayores (Lawton 1999, Logue et al. 2011, Ricklefs y Jenkins 2011) y las metacomunidades pueden tener en cuenta ambas escalas espaciales, poco se hace referencia a la escala temporal, trabajándose habitualmente en escalas temporales cortas (Logue et al. 2011, Carrara et al. 2012, Tonkin et al. 2015, Gascón et al. 2016, Castillo-Escrivà et al. 2017). En la perspectiva tomada en este trabajo, el concepto de metacomunidad no sólo está uniendo escalas espaciales sino también temporales, al considerar procesos que ocurrieron en tiempos históricos y continúan en la actualidad sucediendo, como pueden serlo la dispersión y el filtrado ambiental. Considerar escalas temporales históricas en procesos metacomunitarios está siendo incipientemente explorado desde un punto de vista evolutivo (Urban y Skelly 2006, Loeuille y Leibold 2008, Urban et al. 2008). Sin embargo, este trabajo está ubicado entre la escala evolutiva y la ecológica, dado que si bien pudieron existir adaptaciones al medio, no se considera que haya especies nuevas por especiación en el proceso de ensamblado de estas comunidades, pero sí desplazamiento de individuos en tiempos históricos, similar al planteo de la biogeografía ecológica (Wiley y Lieberman 2011). En este caso, en este Capítulo se difiere tanto con la definición de Hubbell (2001) que considera que la escala propia de las metacomunidades es la evolutiva, como con la de Logue et al. (2011) que las enmarca en una escala temporal ecológica, siendo la postura adoptada en este trabajo similar a la adoptada por Heino y Alahuhta (2015). Existen trabajos en metacomunidades que poseen una escala temporal similar a la tomada en este estudio pero no lo explicitan (Presley et al. 2009, Willig et al. 2011, Meynard et al. 2013, Viana et al. 2015). El ensamblado de las comunidades no sólo se relaciona con lo que sucede localmente sino también con lo que ocurrió regionalmente. La interacción entre escalas espaciales y temporales tiene que ser tenida en cuenta para poder explicar los patrones observados de composición actual de especies en las comunidades.

Apéndice 6.1.

Sitios incluidos en los análisis biogeográficos. BR: Bosque Ribereño, C: Caldenal, ChH: Chaco Húmedo, ChS: Chaco Seco, DM: Desierto del Monte, Esp: Espinal, SP: Selva Paranaense, SpM: Selva preMontana, T: Talares.

Sitio	Latitud	Longitud	Fuente
BR1	28°29'	55°57'	Capllonch et al. (2005)
BR2	31° 40'-12'	60° 10'-41'	Rossetti y Giraudo (2003)
BR3	32° 03' 43"	60° 38' 39"	Ronchi-Virgolini et al. (2008, 2010)
BR4	32° 00' 42"	58° 30' 66"	Zapata (1975)
C1	36° 23'	64° 20'	Sosa (2008)
C2	36° 55'	64° 15'	Maceda et al. (2001)
ChH1	25°20'/24°45'	59°41'/59°14'	Chatellenaz (2008)
ChH2	27° 29'	58° 56'	Chatellenaz (2005)
ChS1	25° 05'	64° 10'	Capurro y Bucher (1988)
ChS2	25° 55'	62° 05'	López de Casenave et al. (1998)
ChS3	28° 03'	64°15'	Codesido y Bilenca (2004)
ChS4	29° 48'	62° 10'	Giraudo et al. (2006)
DM	34° 02'	67° 58'	Marone (1992)
Esp	31° 03''	63° 44'	Dardanelli et al. (2006), Bucher et al. (2001)
SP1	24° 51'	53° 10'	Zurita et al. (2006)
SP2	27° 58' 50''	55° 31' 17''	Nores et al. (2005)
SpM	23° 28'	64° 29'	Malizia et al. (2005)
T1	34° 22'	58° 48'	Fernández (2006)
T2	34° 40' '29''	58° 21' 59''	Godoy et al. (2012)
T3	34° 45'48''20"	57°59'47''27"	Pagano et al. (2012)
T4	35° 08'	57° 25'	Cueto y López de Casenave (2000b), Zamorano et al. (2009), Horlent et al. (2003)
T5	35° 23'14''	57° 20'18''	Pagano y Mérida (2009)
T6	36°19'	56°50'	Este estudio

Apéndice 6.2

Para evaluar los “EMS”, la matriz de incidencia se reordenó a través de un análisis de correspondencia, que maximiza el grado en el cual los sitios más similares en cuanto a su composición y las especies con distribución más semejante se ubican más cerca en la matriz (Presley et al. 2009). A partir de esta matriz ordenada, se evaluó sucesivamente la coherencia, el recambio de especies y la agrupación de rangos de esta matriz (Leibold y Mikkelson 2002). En el caso de que la inercia de los dos primeros ejes del ordenamiento fuera igualmente importante, se tuvo en cuenta a ambos para evaluar los “EMS”, dado que los patrones de distribución de especies pueden reflejar respuestas ecológicas diferentes a distintos gradientes ambientales (Presley et al. 2009).

Por lo tanto, el primer paso fue evaluar la coherencia de la matriz ordenada, para lo cual se calculó el número de “ausencias embebidas” (Fig. 6.2.). El rango de una especie es totalmente coherente si está presente en todos los sitios de su rango dentro de la matriz reordenada; cuantas más interrupciones o ausencias, menos coherente es el rango (Leibold y Mikkelson 2002). Una matriz completamente coherente es aquella donde los sitios se reordenan de tal forma que todas las especies tienen su rango enteramente coherente (Leibold y Mikkelson 2002). El número observado de ausencias embebidas se comparó con los valores obtenidos a partir de 1000 simulaciones de matrices nulas también ordenadas a través de un análisis de correspondencia. Estas matrices se construyeron manteniendo la riqueza de especies de los sitios (total de la fila) y completando los rangos de las especies (columnas) basado en sus probabilidades marginales (Método "r1"; Dallas 2017). A partir de las 1000 matrices al azar se estimó la media y el desvío estándar de las ausencias embebidas y se utilizó una prueba z ($\alpha = 0.05$) para comparar estadísticamente con el número de las ausencias embebidas observadas (Presley et al. 2009). Si las ausencias embebidas son menores a las esperadas por azar, se obtiene una coherencia positiva y negativa en caso contrario. Una coherencia significativa y negativa se asocia a un patrón de tablero de damas; una coherencia significativa pero positiva a anidamiento o recambio de especies (gradientes clementsianos, gleasonianos y uniformemente espaciados) y una coherencia no significativa a un patrón que no puede distinguirse del azar (Leibold y Mikkelson 2002, Heino et al. 2015; Fig.6.2.).

Si la coherencia es significativa y positiva, la segunda métrica evaluada es el reemplazo de especies, que mide la tendencia de las especies a intercambiarse entre sí de sitio a sitio (Leibold y Mikkelson 2002). Para esto, se convirtió a los rangos de las especies en perfectamente coherentes rellenando las ausencias embebidas previo al análisis de “turnover”

(Leibold y Mikkelson 2002, López-González et al. 2012). El reemplazo de especies se midió como el número de veces que una especie reemplaza a otra entre dos sitios en la matriz ordenada (Presley et al. 2010). El número observado de reemplazos fue comparado con una distribución al azar, obtenida a partir de un modelo nulo que aleatoriza los rangos de las especies generando 1000 matrices distintas (Leibold y Mikkelson 2002). Si los reemplazos observados son significativamente mayores a lo esperado por azar (reemplazo positivo) o no significativamente distintos, el patrón es consistente con el recambio de especies. Si los reemplazos son menores a los esperados por azar (reemplazo negativo) el patrón es consistente con una distribución anidada (Presley et al. 2010).

Como último paso, se evaluó el agrupamiento de límites que mide el grado en el cual los extremos de los rangos de distintas especies coinciden entre sí, siendo este patrón factible de ser puesto a prueba tanto para los casos de recambio de especies como de anidamiento (Leibold y Mikkelson 2002; Fig. 6.2.). Para saber si los límites de los rangos de las especies coinciden más o menos de lo esperado por azar se utilizó el Índice de Morisita (1971) (Hoagland y Collins 1997) que cuantifica el número de límites de rangos de especies que coinciden en cada sitio de la matriz ordenada (Leibold y Mikkelson 2002, López-González et al. 2012). Si el Índice de Morisita es significativamente mayor a 1 indica que los rangos de las especies están agrupados (estructura clementsiana) y si es significativamente menor a 1 que los mismos están sobredispersos (patrón uniformemente espaciado). Por último, si el Índice de Morisita no es distinto de 1 se considera que la distribución de los límites de los rangos es al azar, lo que se asocia con una respuesta idiosincrática de las especies que caracteriza a la estructura gleasoniana (Leibold y Mikkelson 2002, Presley et al. 2010, Heino et al. 2015; Fig. 6.2.). Para poner a prueba si el Índice de Morisita es significativamente distinto de 1 se utilizó una prueba de Chi cuadrado de bondad de ajuste que compara la distribución observada con una distribución esperada uniforme con respecto de los límites de los rangos de las especies (Hoagland y Collins 1997, Leibold y Mikkelson 2002, Presley et al. 2010, López-González et al. 2012).

Apéndice 6.3

Los mapas de autovectores de Moran basados en distancia (“dbMEM”, según sus siglas en inglés, “distance-based Moran’s Eigenvector Maps”), se obtuvieron siguiendo los siguientes pasos sucesivos (Borcard y Legendre 2002, Dray et al. 2006):

En primer lugar, se calculó una matriz de distancias (geográficas) entre los n sitios de censo. Luego, se determinó un valor de corte siguiendo a Borcard et al. (2004) que fue de 521648.9 y se recortó a la matriz tomando como referencia que este valor no dejara aislado ningún sitio.

Luego, se realizó un análisis de coordenadas principales (PCoA, según sus siglas en inglés, “Principal Coordinate Analysis”) sobre la matriz truncada, obteniéndose de este nuevo ordenamiento autovectores y autovalores, estos últimos representando al Índice de Moran (índice de autocorrelación espacial; Moran 1948, Dray et al. 2006).

Los valores del Índice de Moran fueron puestos a prueba a través de pruebas de permutación de Monte-Carlo (Dray 2016). De los 19 autovectores se seleccionaron sólo aquellos con índice de Moran significativamente positivo (Borcard et al. 2011).

Capítulo VII

Discusión General

“Community ecology is a mess...”

Lawton 1999

El objetivo general de este trabajo fue evaluar los factores que pueden estar involucrados en la estructuración del ensamble de aves de bosque de los talares del sur de la Bahía de Samborombón. En ese sentido, en primer lugar, se remarca la importancia del estudio de sistemas bajo amenaza como es el caso de los talares bonaerenses. El mismo contribuye a la descripción de la avifauna y la estructura de la vegetación leñosa de los talares del sur de la Bahía de Samborombón (Capítulo II y III). Estos talares, si bien presentan un buen estado de conservación, no habían sido estudiados hasta el momento. Dada la historia de uso de los talares, su persistencia en esta zona sólo puede explicarse por su alta resiliencia, asociada con su alta capacidad de rebrote. Conocer la biodiversidad de esta región es la única manera de poder tomar decisiones de manejo adecuadas.

Por otro lado, las características de la vegetación parecen ser claves en la organización de los ensambles de aves en los talares de esta región, pero esta relación varió con la escala de análisis. La riqueza y la abundancia de aves no difirieron a escala regional, a pesar de poseer las diferentes subregiones distinta cantidad de superficie cubierta de bosque y diferentes características de estructura y composición de la vegetación (Capítulo III). Sin embargo, a escalas más pequeñas, se encontraron diferencias en riqueza y abundancia de aves asociadas a variaciones en la cantidad de bosque a escala de paisaje como a características locales de la vegetación (Capítulo IV). En cambio, la composición de especies por sitio no sólo está relacionada con la pertenencia a una determinada subregión (Capítulo III), sino también con las características del punto local y su contexto (Capítulo IV). Se identificaron 2 tipos de ensambles de aves, uno asociado a mayores cantidades de bosque a escala de paisaje y una mayor cobertura de *S. buxifolia* a escala local y el otro con la relación inversa. Sin embargo, los mismos no son dos ensambles marcadamente diferenciables sino que constituyen un gradiente que varía en conjunto a las características de la vegetación a escala local y de paisaje (Capítulo IV).

Las características de la vegetación que estuvieron asociadas en el Capítulo IV a mayores riquezas y abundancias de aves, en el Capítulo V lo hacen de manera inversa. En el Capítulo V la mayor riqueza de aves se encuentra en los talares, que son más bajos, con menor número de toques en la vertical, con mayor riqueza de leñosas y menor cobertura de bosque en un radio de 100 m comparados con las forestaciones de árboles exóticos. La composición de especies vegetales sin duda juega un papel fundamental en la estructura de los ensambles de aves, siendo las diferencias estructurales importantes pero dentro de un mismo tipo de bosque. Además, es de esperar que si se tuviera a estas forestaciones sin los bosques de tala circundantes, las mismas poseerían una riqueza de aves mucho menor aún. Por lo tanto, las forestaciones no pueden sustituir el papel ecológico de los talares, y son incapaces de sostener la avifauna de la región del

sur de la Bahía de Samborombón. Sin talaes, por más pequeños o remanentes que pueda considerárselos, disminuiría drásticamente la abundancia y la riqueza de aves de bosque en la región, provocando extinciones locales y una gran pérdida de biodiversidad en el sur de la bahía.

Finalmente, si bien los procesos que ocurren a escala local, de paisaje y regional, principalmente asociados a las interacciones entre especies y la selección de hábitat, son importantes para explicar las diferencias entre ensamblajes (Capítulos III, IV y V), no son los únicos que influyen a la hora de poder explicar por qué ciertas especies están presentes regionalmente. Para entender esto, es necesario cambiar de escala temporal y espacial, yendo a tiempos históricos y a una escala biogeográfica. En este trabajo se mostró cómo el ensamblaje de aves de talar del sur de la Bahía de Samborombón, forma parte de una metacomunidad más amplia y que está fuertemente relacionada con las aves del Chaco. Probablemente las aves del talar del sur de la bahía, hayan llegado desde el norte gracias a procesos de dispersión y filtrado ambiental (Capítulo VI).

Entender el proceso de formación y permanencia de los ensamblajes de aves requiere de un enfoque a múltiples escalas temporales y espaciales, desde tiempos ecológicos a históricos, de la escala local a la biogeográfica. Para poder tomar decisiones de manejo adecuadas debe tenerse en cuenta esta mirada integral entre escalas. Por más de que se protejan o se restauren los talaes local o regionalmente, si los corredores que sirvieron para conectar a las comunidades en el pasado (¿y en el presente?) dejan de existir, es probable que estemos interviniendo en la evolución o en la posible restauración natural de los ambientes.

Los talaes bonaerenses constituyen un paisaje único y olvidado de la provincia donde sólo los pastizales parecen existir en el imaginario colectivo. Si desaparecen los talaes, no sólo las aves se verán afectadas en esta región, sino probablemente muchos otros grupos taxonómicos aún no estudiados asociados a los mismos. Es necesario tomar urgentes medidas de manejo para que el patrimonio natural y cultural que ofrecen los talaes pueda perdurar para las generaciones venideras. Esperamos que este trabajo ayude a poner en valor los talaes del sur de la Bahía de Samborombón y que a partir del mismo pueda reconsiderarse las áreas de protección máxima en esta región.

Bibliografía

- Anderson, D. R., K. P. Burnham, y W. L. Thompson. 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *The Journal of Wildlife Management*:912-923.
- Anderson, M. J. 2005. PERMANOVA Permutational multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*:1-24.
- Anderson, M. J., T. O. Crist, J. M. Chase, M. Vellend, B. D. Inouye, A. L. Freestone, N. J. Sanders, H. V. Cornell, L. S. Comita, K. F. Davies, S. P. Harrison, N. J. B. Kraft, J. C. Stegen, y N. G. Swenson. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: A roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14:19-28.
- Anderson, M. J., y D. C. I. Walsh. 2013. Permanova, anosim, Mantel test face heterogeneous dispersions : What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs* 83:557-574.
- Andrade-Núñez, M. J., y T. M. Aide. 2010. Effects of habitat and landscape characteristics on medium and large mammal species richness and composition in northern Uruguay. *Zoologia (Curitiba)* 27:909-917.
- Aratrakorn, S., S. Thunhikorn, y P. F. Donald. 2006. Changes in bird communities following conversion of lowland forest to oil palm and rubber plantations in southern Thailand. *Bird Conservation International* 16:71-82.
- Arturi, M. F. 1997. Regeneración de *Celtis tala* Gill ex Planch en el noreste de la provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.
- Arturi, M. F., y M. C. Juárez. 1997. Composición de las comunidades arbóreas de la Isla Martín García en relación a un gradiente ambiental. *Ecología Austral* 7:65-72.
- Arturi, M., y J. Goya. 2004. Estructura, dinámica y manejo de los talaes del NE de Buenos Aires. Página 1-24. *en* M. F. Arturi, J. L. Frangi, y J. F. Goya, editores. *Ecología y manejo de los bosques de Argentina*. Editorial de la Univ. Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Arzamendia, V., A. R. Giraud, y G. P. Bellini. 2015. Relaciones biogeográficas de los grandes ríos de la cuenca del Plata basadas en ensamblajes de serpientes. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86:674-684.
- Azpiroz, A. B. 2012. Aves de las pampas y campos de Argentina, Brasil y Uruguay. Una guía de identificación. PRESSUR, Nueva Helvecia, Uruguay.
- Barbaro, L., L. Pontcharraud, F. Vetillard, D. Guyon, y H. Jactel. 2005. Comparative responses of bird, carabid, and spider assemblages to stand and landscape diversity in maritime pine plantation forests. *Écoscience* 12:110-121.

- Barbosa, A. M., J. A. Brown, A. Jimenez-Valverde, y R. Real. 2017. Real R. modEvA: Model Evaluation and Analysis. R package version 1.3.3. <https://r-forge.r-project.org/projects/modeva/>.
- Barton, K. 2018. MuMIn: multi-model inference. R package version 1.40.4. <http://r-forge.r-project.org/projects/mumin/>.
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker, y S. Walker. 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1-48.
- Bell, G. 2001. Ecology - neutral macroecology. *Science* 293:2413-2418.
- Benjamini, Y., y Y. Hochberg. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the royal statistical society. Series B (Methodological)* 57:289-300.
- Bersier, L.-F., y D. R. Meyer. 1994. Bird assemblages in mosaic forests: the relative importance of vegetation structure and floristic composition along the successional gradient. *Acta Oecologica* 15:561-576.
- Besteiro, S. 2014. Evaluación de la influencia hidrológica de forestaciones en la llanura pampeana. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. Universidad Nacional de La Plata.
- Bibby, C., M. Jones, y S. Marsden. 1998. Expedition field techniques bird surveys. Expedition Advisory Centre London, Royal Geographical Society, Londres, Reino Unido.
- Bjornstad, O. N. 2016. ncf: spatial nonparametric covariance functions. R package version 1.1-7. <https://CRAN.R-project.org/package=ncf>.
- Bjørnstad, O. N., y W. Falck. 2001. Nonparametric spatial covariance functions: estimation and testing. *Environmental and Ecological Statistics* 8:53-70.
- Blanchet, F. G., P. Legendre, y D. Borcard. 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89:2623-2632.
- Brailosvsky, A. E., y D. Foguelman. 1991. Memoria verde. Editorial Sudamericana, Buenos Aires, Argentina.
- Bodrati, A., E. Mérida, G. Bodrati, y E. Sierra. 2006. Avifauna del talar de Vuelta de Obligado y de sus ambientes contiguos. San Pedro, provincia de Buenos Aires, Argentina. Página 117-124. *en* E. Merida y J. Athor, editores. Talares bonaerenses y su conservación. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, Argentina.
- Bogoni, J. A., M. E. Graipel, L. G. R. Oliveira-Santos, J. J. Cherem, E. L. H. Giehl, y N. Peroni. 2017. What would be the diversity patterns of medium- to large-bodied mammals if the fragmented Atlantic Forest was a large metacommunity? *Biological Conservation* 211:85-94.

- Böhning-Gaese, K. 1997. Determinant of avian species richness at different spatial scales. *Journal of Biogeography* 24:49-60.
- Borcard, D., F. Gillet, y P. Legendre. 2011. *Numerical ecology with R*. Springer Science & Business Media, Nueva York, EEUU.
- Borcard, D., y P. Legendre. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbor matrices. *Ecological Modelling* 153:51-68.
- Borcard, D., P. Legendre, C. Avois-Jacquet, y H. Tuomisto. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85:1826-1832.
- Borcard, D., P. Legendre, y P. Drapeau. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73:1045-1055.
- Brasil, L. S., T. B. Vieira, J. M. B. de Oliveira-Junior, K. Dias-Silva, y L. Juen. 2017. Elements of metacommunity structure in Amazonian Zygoptera among streams under different spatial scales and environmental conditions. *Ecology and Evolution* 7:3190-3200.
- Brockerhoff, E. G., C. E. Ecroyd, A. C. Leckie, y M. O. Kimberley. 2003. Diversity and succession of adventive and indigenous vascular understorey plants in *Pinus radiata* plantation forests in New Zealand. *Forest Ecology and Management* 185:307-326.
- Brockerhoff, E. G., H. Jactel, J. A. Parrotta, y S. F. B. Ferraz. 2013. Role of eucalypt and other planted forests in biodiversity conservation and the provision of biodiversity-related ecosystem services. *Forest Ecology and Management* 301:43-50.
- Brockerhoff, E. G., H. Jactel, J. A. Parrotta, C. P. Quine, y J. Sayer. 2008. Plantation forests and biodiversity: Oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation* 17:925-951.
- Brook, B. W., N. S. Sodhi, y P. K. Ng. 2003. Catastrophic extinctions follow deforestation in Singapore. *Nature* 424:420-423.
- Bucher, E. H., B. Costa Gorriz, y G. Leynaud. 2001. Bird diversity and forest fragmentation in the semiarid espinal woodland of Córdoba, Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 66:117-124.
- Burkart, A. 1947. Parque mesopotámico. Página 91-142. *en* L. Hauman, A. Burkart, L. R. Parodi, y A. L. Cabrera, editores. *Geografía de la Republica Argentina*. Gaea, Buenos Aires, Argentina.
- Burkart, A. 1957. Ojeada sinóptica sobre: La vegetación del Delta del Río Paraná. *Darwiniana* 11:457-561.
- Burkart, R., N. O. Bárbaro, R. O. Sánchez, y D. A. Gómez. 1999. *Eco-regiones de la Argentina*. Administración de Parques Nacionales y Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable. Presidencia de la Nación, Buenos Aires, Argentina.
- Burnham, K. P., y D. R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical*

- information-theoretic approach. Segunda edición. Springer-Verlag, Nueva York, EEUU.
- Cabrera, A. L. 1939. Restos de bosques indígenas en los alrededores de La Plata. *Boletín de Agricultura, Ganadería e Industria* 19:12-16.
- Cabrera, A. L. 1949. Las comunidades vegetales de los alrededores de La Plata (prov. de Buenos Aires, Rép. Argentina). *Lilloa* 20:269-376.
- Cabrera, A. L. 1951. Territorios fitogeográficos de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad argentina de botánica* 4:21-65.
- Cabrera, A. L. 1953. Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Revista del Museo Eva Perón, Botánica* 8:87-168.
- Cabrera, A. L. 1968. Vegetación de la Provincia de Buenos Aires. Página 101-122. *Flora de la Provincia de Buenos Aires. Colección Científica INTA, Buenos Aires.*
- Cabrera, A. L. 1971. Fitogeografía de la república Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14:1-42.
- Cabrera, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Página 1-85. *en* W. F. Kugler, editor. *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Tomo 2. Segunda edición. Acme, Buenos Aires, Argentina.*
- Cabrera, A. L., y A. Willink. 1980. *Biogeografía de América Latina. Segunda edición. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos (OEA). Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington, EEUU.*
- Cadotte, M. W. 2006. Metacommunity influences on community richness at multiple spatial scales: a microcosm experiment. *Ecology* 87:1008-1016.
- Caley, J. M., y D. Schluter. 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology* 78:70-80.
- Capllonch, P., R. Lobo, D. Ortiz, y R. Ovejero. 2005. La avifauna de la selva de galería en el noreste de Corrientes, Argentina: Biodiversidad, patrones de distribución y migración. *Miscelánea INSUGEO* 14:483-498.
- Caprio, E., I. Ellena, y A. Rolando. 2009. Assessing habitat/landscape predictors of bird diversity in managed deciduous forests: A seasonal and guild-based approach. *Biodiversity and Conservation* 18:1287-1303.
- Capurro, H. A., y E. H. Bucher. 1988. Lista comentada de las aves del bosque chaqueño de Joaquín V. González, Salta, Argentina. *Hornero* 13:39-46.
- Carlson, A. 1986. A comparison of birds inhabiting pine plantation and indigenous forest patches in a tropical mountain area. *Biological Conservation* 35:195-204.
- Carnus, J. M., J. Parrotta, E. Brockerhoff, M. Arbez, H. Jactel, A. Kremer, D. Lamb, K. O'Hara, y B. Walters. 2006. Planted forests and biodiversity. *Journal of Forestry* 104:65-77.

- Carrara, E., V. Arroyo-Rodríguez, J. H. Vega-Rivera, J. E. Schondube, S. M. de Freitas, y L. Fahrig. 2015. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation* 184:117-126.
- Carrara, F., F. Altermatt, I. Rodríguez-Iturbe, y A. Rinaldo. 2012. Dendritic connectivity controls biodiversity patterns in experimental metacommunities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:5761-5766.
- Carro, M. E., M. V. Lacoretz, y T. H. Acosta. 2014. El Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*) en General Lavalle, Buenos Aires, Argentina. *Nuestras Aves* 59:29-30.
- Carstensen, D. W., J. P. Lessard, B. G. Holt, M. Krabbe Borregaard, y C. Rahbek. 2013. Introducing the biogeographic species pool. *Ecography* 36:1310-1318.
- de Castellanos, Z. A., y N. Landoni. 1990. La familia Myceopodidae Gray, 1840 en la República Argentina. *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina, PROFADU (CONICET) Buenos Aires* 16:5-87.
- Castillo-Escrivà, A., J. A. Aguilar-Alberola, y F. Mesquita-Joanes. 2017. Spatial and environmental effects on a rock-pool metacommunity depend on landscape setting and dispersal mode. *Freshwater Biology* 62:1004-1011.
- Cavallotto, J. L. 2002. Evolución holocena de la llanura costera del margen sur del Río de la Plata. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 57:376-388.
- Chambers, C. L., S. A. Cushman, A. Medina-Fitoria, J. Martínez-Fonseca, y M. Chávez-Velásquez. 2016. Influences of scale on bat habitat relationships in a forested landscape in Nicaragua. *Landscape Ecology* 31:1299-1318.
- Chase, J. M., y M. A. Leibold. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Illinois, EEUU.
- Chatellenaz, M. L. 2005. Aves del Valle del Río Paraná en la provincia del Chaco, Argentina: riqueza, historia natural y conservación. *Miscelánea INSUGEO* 14:527-550.
- Chatellenaz, M. L. 2008. Avifauna del Centro-Este de la provincia de Formosa, Argentina. *Miscelánea INSUGEO* 17:387-406.
- Chebez, J. C. 2006. Prólogo. Página 8-9. *en* E. Merida y J. Athor, editores. *Talares bonaerenses y su conservación*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, Argentina.
- Cid, F. D., y E. Caviedes-Vidal. 2014. Differences in bird assemblages between native natural habitats and small-scale tree plantations in the semiarid midwest of Argentina. *The Wilson Journal of Ornithology* 126:673-685.
- Clements, F. E. 1916. *Plant succession. An analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington, Washington, EEUU.

- Cliff, A. D., y J. K. Ord. 1981. Spatial processes – Models and applications. Londres, Reino Unido.
- Clout, M. N., y P. D. Gaze. 1984. Effects of plantation forestry on birds in New Zealand. *Journal of Applied Ecology* 21:795-815.
- Codesido, M., y D. Bilenca. 2004. Variación estacional de un ensamble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco Argentino. *Biotropica* 36:544-554.
- Codignotto, J. O., y M. L. Aguirre. 1993. Coastal evolution, changes in sea level and molluscan fauna in northeastern Argentina during the Late Quaternary. *Marine Geology* 110:163-175.
- Cody, M. L. 1985. Habitat selection in birds. Academic Press, Nueva York, EEUU.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS. Versión 9.1.0. Department of Ecology & Evolutionary.
- Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8:1175-1182.
- Cueto, V. R. 2006. Escalas en ecología: su importancia para el estudio de la selección de hábitat en aves. *Hornero* 21:1-13.
- Cueto, V. R., y J. Lopez de Casenave. 2000a. Bird assemblages of protected and exploited coastal woodlands in east-central Argentina. *The Wilson Bulletin* 112:395-402.
- Cueto, V. R., y J. Lopez de Casenave. 2000b. Seasonal changes in bird assemblages of coastal woodlands in east-central Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 35:173-177.
- Cueto, V. R., y J. Lopez de Casenave. 2002. Foraging behavior and microhabitat use of birds inhabiting coastal woodlands in eastcentral Argentina. *The Wilson Bulletin* 114:342-348.
- Currie, D. J. 2007. Disentangling the roles of environment and space in ecology. *Journal of Biogeography* 34:2009-2011.
- Cyranoski, D. 2007. Logging: the new conservation. *Nature* 446:608-610.
- Dadon, J. R., y S. D. Matteucci. 2006. Patrones de desarrollo costero en la Provincia de Buenos Aires, Argentina. Página 251-279. *en* S. D. Matteucci, J. Morello, G. D. Buzai, C. A. Baxendale, M. Silva, N. Mendoza, W. Pengue, y A. Rodriguez, editores. Crecimiento urbano y sus consecuencias sobre el entorno rural. El caso de la ecorregión pampeana. Ed. Orientación, Buenos Aires, Argentina.
- Dallas, T. 2017. metacom: Analysis of the "elements of metacommunity structure". R package version 1.4.5. <https://cran.r-project.org/package=metacom>.
- Dardanelli, S., M. L. Nores, y M. Nores. 2006. Minimum area requirements of breeding birds in fragmented woodland of Central Argentina. *Diversity and Distributions* 12:687-693.
- De'ath, G. 2002. Multivariate Regression Trees : A new technique for modeling species-

- environment relationships. *Ecology* 83:1105-1117.
- De'Ath, G. 2014. mvpart: Multivariate partitioning R package version 1.6-2. <https://cran.r-project.org/package=mvpart>.
- Denyer, K., B. Burns, y J. Ogden. 2006. Buffering of native forest edge microclimate by adjoining tree plantations. *Austral Ecology* 31:478-489.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. Página 342-444. *en* M. L. Cody y J. D. Diamond, editores. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Díaz, L. 2006. Influences of forest type and forest structure on bird communities in oak and pine woodlands in Spain. *Forest Ecology and Management* 223:54-65.
- Di Giacomo, A. S., y J. R. Contreras. 2002. Consideraciones acerca de la diversidad de las aves en relación con el eje fluvial Paraguay-Paraná, en Sudamérica. *Historia Natural, Segunda Serie* 1:23-29.
- Disney, H. J. D. S., y A. Stokes. 1976. Birds in pine and native forests. *Emu* 76:133-138.
- Dray, S., G. Blanchet, D. Borcard, G. Guenard, T. Jombart, G. Larocque, P. Legendre, N. Madi, y H. H. Wagner. 2016a. adespatial: Multivariate multiscale spatial analysis. R package version 0.0-7. <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>:R package, Version: 0.0-7.
- Dray, S., P. Legendre, y G. Blanchet. 2016b. packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p. 46). R package version 0.0-8/r136. R package version 0.0-7/r58.
- Dray, S., P. Legendre, y P. R. Peres-Neto. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196:483-493.
- Dray, S., R. Pélissier, P. Couteron, M. J. Fortin, P. Legendre, P. R. Peres-Neto, E. Bellier, R. Bivand, F. G. Blanchet, M. De Cáceres, A. B. Dufour, E. Heegaard, T. Jombart, F. Munoz, J. Oksanen, J. Thioulouse, y H. H. Wagner. 2012. Community ecology in the age of multivariate spatial analysis. *Ecological Monographs* 82:257-275.
- Driscoll, D. A., y D. B. Lindenmayer. 2009. Empirical tests of metacommunity theory using an isolation gradient. *Ecological Monographs* 79:485-501.
- Driscoll, P. V. 1977. Comparison of bird counts from pine forest and indigenous vegetation. *Wildlife Research* 4:281-288.
- Dufrene, M., y P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366.
- Dümmer, B., K. Ristau, y W. Traunspurger. 2016. Varying patterns on varying scales: A metacommunity analysis of nematodes in European lakes. *PLoS ONE* 11:1-12.
- Ewers, R. M., y R. K. Didham. 2006. Confounding factors in the detection of species responses

- to habitat fragmentation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81:117-142.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40:1649-1663.
- FAO. 2010. Global Forest Resources Assessment 2010. FAO Forestry Paper 163:350.
- Fauth, J. E., J. Bernardo, M. Camara, W. J. Resetarits Jr, J. Van Buskirk, y S. A. McCollum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist* 147:282-286.
- Felsenstein, J. 2013. PHYLIP. Phylogeny Inference Package. Versión 3.695.
- Fernandes, I. M., R. Henriques-Silva, J. Penha, J. Zuanon, y P. R. Peres-Neto. 2013. Spatiotemporal dynamics in a seasonal metacommunity structure is predictable: the case of floodplain-fish communities. *Ecography*:1-12.
- Fernández, G. J., E. M. Pujol, M. S. Beade, y M. E. Mermoz. 2004. Plan de manejo de la Reserva de Vida Silvestre «Campos del Tuyú».
- Fernández, S. R. 2006. Las aves que frecuentan un talar de Escobar. Página 173-177. *en* E. Merida y J. Athor, editores. *Talares bonaerenses y su conservación*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, Argentina.
- Flaspohler, D. J., C. P. Giardina, G. P. Asner, P. Hart, J. Price, C. K. apu Lyons, y X. Castaneda. 2010. Long-term effects of fragmentation and fragment properties on bird species richness in Hawaiian forests. *Biological Conservation* 143:280-288.
- Fleishman, E., N. McDonal, R. Mac Nally, D. D. Murphy, J. Walters, y T. Floyd. 2003. Effects of floristics, physiognomy and non-native vegetation on riparian bird communities in a Mojave Desert watershed. *Journal of Animal Ecology* 72:484-490.
- Fox, J., y S. Weisberg. 2011. *An R companion to applied regression*. Segunda edición. Sage Publications, California, EEUU.
- Frenguelli, J. 1941. Rasgos principales de fitogeografía argentina. *Revista del Museo de La Plata* (nueva serie), Botánica 3:65-181.
- Friend, G. R. 1982. Bird populations in exotic pine plantations and indigenous eucalypt forests in Gippsland, Victoria. *Emu* 82:80-91.
- Fukami, T. 2010. Community assembly dynamics in space. Página 45-54. *en* H. A. Verhoef y P. J. Morin, editores. *Community ecology: processes, models, and applications*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- García-Barros, E., P. Gurrea, M. J. Lucíañez, J. M. Cano, M. L. Munguira, J. C. Moreno, H. Sainz, M. J. Sanz, y J. C. Simón. 2002. Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western

- Mediterranean). *Journal of Biogeography* 29:109-124.
- García Cortéz, M., C. Pérez, M. Pressuti, y M. Arturi. 2009. Cambios en la superficie boscosa y biomasa forrajera en los talares de Magdalena y Punta Indio. Página 92-103. *en* J. Athor, editor. Parque Costero del Sur. Magdalena y Punta Indio. Provincia de Buenos Aires. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, Argentina.
- Gascón, S., I. Arranz, M. Cañedo-Argüelles, A. Nebra, A. Ruhí, M. Rieradevall, N. Caiola, J. Sala, C. Ibàñez, X. D. Quintana, y D. Boix. 2016. Environmental filtering determines metacommunity structure in wetland microcrustaceans. *Oecologia* 181:193-205.
- Gaston, K. J., y T. Blackburn. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford, Reino Unido.
- Giraudó, A. R. 2001. La diversidad de serpientes de la selva Paranaense y del Chaco húmedo (Argentina). *Taxonomía, biogeografía y conservación*. LOLA, Buenos Aires, Argentina.
- Giraudó, L., M. Kufner, R. Torres, D. Tamburini, V. Briguera, y G. Gavier. 2006. Avifauna del bosque chaqueño oriental de la Provincia de Córdoba, Argentina. *Ecología Aplicada* 5:127-136.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53:7-26.
- Godoy, I., L. F. Suazo, E. L. Guerrero, P. Rivero, B. González, M. Alegre, A. Godoy, C. Kain, F. G. Sesto, y N. R. Chimento. 2012. Relevamiento biótico de la costa rioplatense de los partidos de Quilmes y Avellaneda (Buenos Aires, Argentina). Parte II: Aves. *Historia Natural* 2:57-94.
- Gotelli, N. J., y R. K. Colwell. 2011. Estimating species richness. Página 39-54. *en* A. E. Magurran y B. J. McGill, editores. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Götzenberger, L., F. de Bello, K. A. Bråthen, J. Davison, A. Dubuis, A. Guisan, J. Lepš, R. Lindborg, M. Moora, M. Pärtel, L. Pellissier, J. Pottier, P. Vittoz, K. Zobel, y M. Zobel. 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87:111-127.
- Goya, J., G. Placci, M. Arturi, y A. Brown. 1992. Distribución y características estructurales de los Talares de la Reserva de Biosfera «Parque Costero del Sur». *Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata* 68:53-64.
- Gruener, C. E., S. Nakagawa, R. J. Laws, y I. G. Jamieson. 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: Challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* 24:699-711.
- Hampson, A. M., y G. F. Peterken. 1998. Enhancing the biodiversity of Scotland's forest resource through the development of a network of forest habitats. *Biodiversity and*

- Conservation 7:179-192.
- Hansen, M. C., P. V. Potapov, R. Moore, M. Hancher, S. A. Turubanova, A. Tyukavina, D. Thau, S. V. Stehman, S. J. Goetz, T. R. Loveland, A. Kommareddy, A. Egorov, L. Chini, C. O. Justice, y J. R. G. Townshend. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342:850-853.
- Harrison, S., H. D. Safford, J. B. Grace, J. H. Viers, y K. F. Davies. 2006. Regional and local species richness in an insular environment: Serpentine plants in California. *Ecological Monographs* 76:41-56.
- Hasui, É., V. S. M. Gomes, y W. R. Silva. 2007. Effects of vegetation traits on habitat preferences of frugivorous birds in atlantic rain forest. *Biotropica* 39:502-509.
- He, F., K. J. Gaston, E. F. Connor, y D. S. Srivastava. 2005. The local-regional relationship: Immigration, extinction, and scale. *Ecology* 86:360-365.
- Heino, J., y J. Alahuhta. 2015. Elements of regional beetle faunas: Faunal variation and compositional breakpoints along climate, land cover and geographical gradients. *Journal of Animal Ecology* 84:427-441.
- Heino, J., T. Nokela, J. Soininen, M. Tolkkinen, L. Virtanen, y R. Virtanen. 2015. Elements of metacommunity structure and community-environment relationships in stream organisms. *Freshwater Biology* 60:973-988.
- Heino, J., J. Soininen, J. Alahuhta, J. Lappalainen, y R. Virtanen. 2017. Metacommunity ecology meets biogeography: effects of geographical region, spatial dynamics and environmental filtering on community structure in aquatic organisms. *Oecologia* 183:121-137.
- Heinzel, H., y M. Mittlböck. 2003. Pseudo R-squared measures for Poisson regression models with over- or underdispersion. *Computational Statistics and Data Analysis* 44:253-271.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- Hino, T. 1985. Relationships between bird community and habitat structure in shelterbelts of Hokkaido, Japan. *Oecologia* 65:442-448.
- Hoagland, B. W., y S. L. Collins. 1997. Gradient models, gradient analysis, and hierarchical structure in plant communities. *Oikos* 78:23.
- Holyoak, M., M. A. Leibold, y R. D. Holt, editores. 2005. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, EEUU.
- Horlent, N., M. C. Juárez, y M. Arturi. 2003. Incidencia de la estructura del paisaje sobre la composición de especies de aves de los talares del noreste de la provincia de Buenos Aires. *Ecología Austral* 13:173-182.

- Hothorn, T., F. Bretz, y P. Westfall. 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* 50:346-363.
- del Hoyo, J., A. Elliot, y J. Sargatal. 1992–2013. *Handbook of the Birds of the World*. Lynx Editions, Barcelona, España.
- Hsieh, T. C., K. H. Ma, y A. Chao. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7:1451-1456.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Nueva Jersey, EEUU.
- Humphrey, J. W., A. C. Newton, A. J. Peace, y E. Holden. 2000. The importance of conifer plantations in northern Britain as a habitat for native fungi. *Biological Conservation* 96:241-252.
- Hurvich, C. M., y C.-L. Tsai. 1989. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika* 76:297-307.
- Iglesias, M. 2004. La composición de especies de aves en islas y paisajes fragmentados: un análogo ecológico de las muñecas rusas. *El Draque* 5:199-212.
- Ikin, K., P. S. Barton, I. A. Stirnemann, J. R. Stein, D. Michael, M. Crane, S. Okada, y D. B. Lindenmayer. 2014. Multi-scale associations between vegetation cover and woodland bird communities across a large agricultural region. *PLoS ONE* 9:1-12.
- INDEC. 2010. Resultados CENSO 2010. https://www.indec.gob.ar/nivel4_default.asp?id_tema_1=2&id_tema_2=41&id_tema_3=135.
- Isacch, J., C. Pérez, y O. Iribarne. 2006. Bird species composition and diversity at middle Argentinian coast of La Plata river. *Ornitología Neotropical* 17:419-432.
- Jackson, R. B., E. G. Jobbágy, R. Avissar, S. B. Roy, D. J. Barrett, C. W. Cook, K. A. Farley, D. C. Le Maitre, B. A. McCarl, y B. C. Murray. 2005. Atmospheric science: Trading water for carbon with biological carbon sequestration. *Science* 310:1944-1947.
- Jacobson, B., y P. R. Peres-Neto. 2010. Quantifying and disentangling dispersal in metacommunities: How close have we come? How far is there to go? *Landscape Ecology* 25:495-507.
- Jobbágy, E. G., G. Piñeiro, M. D. Nosoetto, y J. M. Paruelo. 2006. Las forestaciones rioplatenses y el agua. *Ciencia Hoy* 16:12-21.
- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65-71.
- Johnson, M., P. Reich, y R. Mac Nally. 2007. Bird assemblages of a fragmented agricultural landscape and the relative importance of vegetation structure and landscape pattern.

- Wildlife Research 34:185-193.
- Jones, J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *The Auk* 118:557.
- Kanowski, J., C. P. Catterall, y G. W. Wardell-Johnson. 2005. Consequences of broadscale timber plantations for biodiversity in cleared rainforest landscapes of tropical and subtropical Australia. *Forest Ecology and Management* 208:359-372.
- Kassambara, A., y A. K. F. Mundt. 2017. Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0.5. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>.
- De Klerk, H. M., T. M. Crowe, J. Fjeldså, y N. D. Burgess. 2002. Biogeographical patterns of endemic terrestrial Afrotropical birds. *Diversity and Distributions* 8:147-162.
- Kraft, N. J. B., P. B. Adler, O. Godoy, E. C. James, S. Fuller, y J. M. Levine. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29:592-599.
- Kreft, H., y W. Jetz. 2010. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography* 37:2029-2053.
- Kupfer, J. A., G. P. Malanson, y S. B. Franklin. 2006. Not seeing the ocean for the islands: The mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography* 15:8-20.
- de la Sancha, N. U., C. L. Higgins, S. J. Presley, y R. E. Strauss. 2014. Metacommunity structure in a highly fragmented forest: Has deforestation in the Atlantic Forest altered historic biogeographic patterns? *Diversity and Distributions* 20:1058-1070.
- Lacoretz, M. V., M. C. Sagario, y V. R. Cueto. 2012. Habitat selection by the Pale-breasted Spinetail (*Synallaxis albescens*) at multiple spatial scales in the central Monte. *Emu* 112:162-166.
- Lantschner, M. V., y V. Rusch. 2007. Impacto de diferentes disturbios antrópicos sobre las comunidades de aves de bosques y matorrales de *Nothofagus antarctica* en el NO Patagónico. *Ecología Austral* 17:99-112.
- Lawrence, D., P. D'Odorico, L. Diekmann, M. DeLonge, R. Das, y J. Eaton. 2007. Ecological feedbacks following deforestation create the potential for a catastrophic ecosystem shift in tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:20696-20701.
- Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84:177.
- Ledgard, N. 2001. The spread of lodgepole pine (*Pinus contorta*, Dougl.) in New Zealand. *Forest Ecology and Management* 141:43-57.
- Lee, P. Y., y J. T. Rotenberry. 2005. Relationships between bird species and tree species assemblages in forested habitats of eastern North America. *Journal of Biogeography*

32:1139-1150.

- Legendre, P., D. Borcard, y P. R. Peres-Neto. 2005. Analysing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75:435-450.
- Legendre, P., y E. D. Gallagher. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271-280.
- Legendre, P., y L. F. J. Legendre. 2012. *Numerical ecology*. Tercera edición. Elsevier, Oxford, Reino Unido.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, y A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601-613.
- Leibold, M. A., y G. M. Mikkelsen. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos* 97:237-250.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943-1967.
- Lewis, J. P., S. Noetinger, D. E. Prado, y I. M. Barberis. 2004. Los remanentes de bosques del Espinal en el este de la provincia de Córdoba. *Revista Agromensajes* 13:23-27.
- Leyequién, E., W. F. De Boer, y V. M. Toledo. 2010. Bird community composition in a shaded coffee agro-ecological matrix in Puebla, Mexico: the effects of landscape heterogeneity at multiple spatial scales. *Biotropica* 42:236-245.
- Lindenmayer, D. B. 2009. Forest wildlife management and conservation. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1162:284-310.
- Lindenmayer, D. B., R. B. Cunningham, y M. L. Pope. 1999. A large-scale «experiment» to examine the effects of landscape context and habitat fragmentation on mammals. *Biological Conservation* 88:387-403.
- Lindenmayer, D. B., y J. F. Franklin. 2002. *Conserving forest biodiversity: a comprehensive multiscaled approach*. Island Press, Washington, DC, USA.
- Lindenmayer, D. B., y R. J. Hobbs. 2004. Fauna conservation in Australian plantation forests - A review. *Biological Conservation* 119:151-168.
- Loeuille, N., y M. A. Leibold. 2008. Evolution in metacommunities: on the relative importance of species sorting and monopolization in structuring communities. *The American Naturalist* 171:788-799.
- Logue, J. B., N. Mouquet, H. Peter, y H. Hillebrand. 2011. Empirical approaches to metacommunities: A review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution* 26:482-491.
- Lomolino, M. V. 1996. Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinctions? *Journal of Biogeography* 23:699-703.

- López-González, C., y A. Lozano. 2015. Metacomunidad structure of small mammals in western Mexico: Is the San Pedro-Mezquital river a biological corridor? *The Southwestern Naturalist* 60:327-335.
- López-González, C., S. J. Presley, A. Lozano, R. D. Stevens, y C. L. Higgins. 2012. Metacomunidad analysis of Mexican bats: Environmentally mediated structure in an area of high geographic and environmental complexity. *Journal of Biogeography* 39:177-192.
- Lopez de Casenave, J., L. Marone, F. Jaksic, y P. Camus. 2007. Escalas. Página 193-213. *en* F. Jaksic y L. Marone, editores. *Ecología de Comunidades*. Segunda edición. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Lopez de Casenave, J., J. P. Pelotto, S. M. Caziani, M. Mermoz, y J. Protomastro. 1998. Responses of avian assemblages to a natural edge in a Chaco semiarid forest in Argentina. *The Auk* 115:425-435.
- MacArthur, R. H., y E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, EEUU.
- Maceda, J. J., M. I. Mero, H. Riesco, y M. Dolsan. 2001. Lista de las aves de la reserva Parque Luro, La Pampa. *Revista de la Facultad de Agronomía*. UNLPampa 12:47-59.
- MacNally, R. C. 1990. The roles of floristic and physiognomy in avian community composition. *Australian Journal of Ecology* 15:321-327.
- Maechler, M., P. Rousseeuw, A. Struyf, M. Hubert, y K. Hornik. 2016. *Cluster: cluster analysis basics and extensions*. R package version 2.0.5. <https://cran.r-project.org/package=cluster>.
- Magura, T., B. Tóthmérész, y Z. Bordán. 2000. Effects of nature management practice on carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in a non-native plantation. *Biological Conservation* 93:95-102.
- Major, R. E., F. J. Christie, y G. Gowing. 2001. Influence of remnant and landscape attributes on Australian woodland bird communities. *Biological Conservation* 102:47-66.
- Malizia, L. R., P. G. Blendinger, M. E. Alvarez, L. O. Rivera, N. Politi, y G. Nicolossi. 2005. Bird communities in Andean premontane forests of northwestern Argentina. *Ornitología Neotropical* 16:231-251.
- Marateo, G., L. Segura, y M. Arturi. 2009. Las relaciones entre las aves y el bosque en el Parque Costero del Sur. Página 122-137. *en* J. Athor, editor. *Parque Costero del Sur*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, Argentina.
- Marone, L. 1992. Estatus de residencia y categorización trófica de las especies de aves en la reserva de la biosfera de Ñacuñan, Mendoza. *Hornero* 13:207-210.
- 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.
- Mason, P. 1985. The nesting biology of some passerines of Buenos Aires, Argentina. *Ornithological monographs*:954-972.
- Matteucci, S. D. 2012. Ecorregión Pampa. Página 391-445. *en* J. Morello, S. Matteucci, A. Rodríguez, y M. Silva, editores. *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires, Argentina.
- Matteucci, S. D., y A. Colma. 2002. Metodología para el estudio de la vegetación. Monografía 22, Serie de Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington, EEUU.
- McAlpine, C. A., J. R. Rhodes, J. G. Callaghan, M. E. Bowen, D. Lunney, D. L. Mitchell, D. V. Pullar, y H. P. Possingham. 2006. The importance of forest area and configuration relative to local habitat factors for conserving forest mammals: A case study of koalas in Queensland, Australia. *Biological Conservation* 132:153-165.
- Menalled, F. D., y J. M. Adamoli. 1995. A quantitative phytogeographic analysis of species richness in forest communities of the Paraná River Delta, Argentina. *Vegetatio* 120:81-90.
- Mérida, E., y J. Athor, editores. 2006. *Talares bonaerenses y su conservación*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, Argentina.
- Meynard, C. N., S. Lavergne, I. Boulangeat, L. Garraud, J. Van Es, N. Mouquet, y W. Thuiller. 2013. Disentangling the drivers of metacommunity structure across spatial scales. *Journal of Biogeography* 40:1560-1571.
- Miller, J. E. D., E. I. Damschen, S. P. Harrison, y J. B. Grace. 2015. Landscape structure affects specialists but not generalists in naturally fragmented grasslands. *Ecology* 96:3323-3331.
- Montalvo, M., S. L. Williams, K. J. Rice, S. L. Buchmann, C. Cory, S. N. Handel, G. P. Nabhan, R. Primack, y R. H. Robichaux. 1997. *Restoration biology: A population biology perspective*. *Restoration Ecology* 5:277-290.
- Moore, S. E., y H. L. Allen. 1999. Plantation forestry. Página 400-433. *en* M. L. J. Hunter, editor. *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Cambridge University Press, Nueva York, EEUU.
- Moran, P. A. P. 1948. The interpretation of statistical maps. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 10:243-251.
- Morin, P. J. 2011. *Community ecology*. Segunda edición. John Wiley & Sons, Ltd, Nueva Jersey, EEUU.
- Morisita, M. 1971. Composition of the I-index. *Researches on Population Ecology* 13:1-27.
- Moritz, C., C. N. Meynard, V. Devictor, K. Guizien, C. Labrune, J. M. Guarini, y N. Mouquet.

2013. Disentangling the role of connectivity, environmental filtering, and spatial structure on metacommunity dynamics. *Oikos* 122:1401-1410.
- Morrone, J. J. 2014. Parsimony analysis of endemism (PAE) revisited. *Journal of Biogeography* 41:842-854.
- Morrone, J. J., y E. C. Lopretto. 1994. Distributional Patterns of Fresh-Water Decapoda (Crustacea, Malacostraca) in Southern South-America - a Panbiogeographic Approach. *Journal of Biogeography* 21:97-109.
- Moscatelli, N. G., y O. C. Scoppa. 1996. Características hidroedáficas de la Pampa Deprimida. Coloquio Internacional sobre hidrología de grandes llanuras. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Departamento de suelos, Buenos Aires, Argentina.
- Narosky, T., y A. G. Di Giacomo. 1993. Las aves de la provincia de Buenos Aires: distribución y estatus. Vazquez Mazzini Editores & Literatura of Latin America (L.O.L.A.), Buenos Aires, Argentina.
- Narosky, T., y D. Yzurieta. 2003. Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay. 15.ª edición. Vazquez Mazzini, Buenos Aires, Argentina.
- NASA's Earth Observatory. 2012. NASA's Earth Observatory. <http://www.blue-marble.de/nightlights/2012>.
- Nathan, R., G. Perry, J. T. Cronin, A. E. Strand, y M. L. Cain. 2003. Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos* 103:261-273.
- Nores, M. 1995. Insular biogeography of birds on mountain-tops in north-western Argentina. *Journal of Biogeography* 22:61-70.
- Nores, M., M. M. Cerana, y D. A. Serra. 2005. Dispersal of forest birds and trees along the Uruguay River in southern South America. *Diversity and Distributions* 11:205-217.
- O'Neill, R. V. 2005. Theory in landscape ecology. Página 23-28. *en* J. A. Wiens y R. Moss, editores. *Issues and perspectives in landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Oakley, L., D. E. Prado, y J. Adámoli. 2005. Aspectos biogeográficos del corredor fluvial Paraguay-Paraná. *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino II*. *Insugeo* 14:245-258.
- Ogle, D. H. 2015. FSA: fisheries stock analysis. R package versión 0.6. <https://cran.r-project.org/package=FSA>.
- Oksanen, A. J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O. Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, y H. Wagner. 2017. R package 'vegan' versión 2.4-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pagano, L. G., E. A. Jordan, J. I. Areta, R. F. Jensen, y I. Roesler. 2012. Aves de la Reserva Natural

- Punta Lara. Página 97-143. Inventario de los Vertebrados de la Reserva Natural Punta Lara, provincia de Buenos Aires, Argentina. Temas de Naturaleza y Conservación, Monografía de Aves Argentinas No 8., Buenos Aires, Argentina.
- Pagano, L. G., y E. Mérida. 2009. Aves del Parque Costero del Sur. Página 200-244. *en* J. Athor, editor. Parque Costero del Sur. Magdalena y Punta Indio. Provincia de Buenos Aires. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, Argentina.
- Palacio, F. X. 2016. Tree cover, patch structure and patch isolation correlate with patterns of tufted tit-spinetail (*Leptasthenura platensis*) occurrence in espinal forest remnants from east-central Argentina. *Ornitología Neotropical* 27:211-215.
- Palmer, M. A., R. F. Ambrose, y N. LeRoy Poff. 1997. Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration Ecology* 5:291-300.
- Paradis, E., S. R. Baillie, W. J. Sutherland, y R. D. Gregory. 1998. Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* 67:518-536.
- Paritsis, J., y M. A. Aizen. 2008. Effects of exotic conifer plantations on the biodiversity of understory plants, epigeal beetles and birds in *Nothofagus dombeyi* forests. *Forest Ecology and Management* 255:1575-1583.
- Parodi, L. 1940. Distribución geográfica de los talaes de la Provincia de Buenos Aires. *Darwiniana* 4:33-56.
- Parrotta, J. A., J. W. Turnbull, y N. Jones. 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99:1-7.
- Patterson, B. D., y W. Atmar. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society* 28:65-82.
- Pawson, S. M., E. G. Brockerhoff, E. D. Meenken, y R. K. Didham. 2008. Non-native plantation forests as alternative habitat for native forest beetles in a heavily modified landscape. *Biodiversity and Conservation* 17:1127-1148.
- Pearson, S. M. 1993. The spatial extent and relative influence of landscape-level factors on wintering bird populations. *Landscape Ecology* 8:3-18.
- Peres-Neto, P. R., P. Legendre, S. Dray, y D. Borcard. 2006. Variation partitioning of species data matrices: Estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87:2614-2625.
- Porzecanski, A. L., y J. Cracraft. 2005. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): Using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *Journal of Biogeography* 32:261-275.
- Poulsen, B. O. 2002. Avian richness and abundance in temperate Danish forests: Tree variables important to birds and their conservation. *Biodiversity and Conservation* 11:1551-1566.
- Presley, S. J., C. L. Higgins, C. López-González, y R. D. Stevens. 2009. Elements of

- metacommunity structure of Paraguayan bats: Multiple gradients require analysis of multiple ordination axes. *Oecologia* 160:781-793.
- Presley, S. J., C. L. Higgins, y M. R. Willig. 2010. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos* 119:908-917.
- Presley, S. J., y M. R. Willig. 2010. Bat metacommunity structure on Caribbean islands and the role of endemics. *Global Ecology and Biogeography* 19:185-199.
- QGIS Development Team. 2016. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <https://qgis.org/es/site/>.
- Quine, C. P., y J. W. Humphrey. 2010. Plantations of exotic tree species in Britain: Irrelevant for biodiversity or novel habitat for native species? *Biodiversity and Conservation* 19:1503-1512.
- Quinn, G. P., y M. J. Keough. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Nueva York, EEUU.
- Rabinovich, J. E., y E. H. Rapoport. 1975. Geographical variation of diversity in Argentine passerine birds. *Journal of Biogeography* 2:141-157.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. Citeseer.
- Raman, T. R. S. 2006. Effects of habitat structure and adjacent habitats on birds in tropical rainforest fragments and shaded plantations in the Western Ghats, India. *Biodiversity and Conservation* 15:1577-1607.
- Renjifo, L. M. 2001. Effect of natural and anthropogenic landscape matrices on the abundance of subandean bird species. *Ecological Applications* 11:14-31.
- Rhodes, J. R., C. A. McAlpine, A. F. Zuur, G. M. Smith, y E. N. Ieno. 2009. GLMM applied on the spatial distribution of koalas in a fragmented landscape. *Página 469-492. en M. Gail, K. Krickeberg, J. M. Samet, A. Tsiatis, y W. Wong, editores. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Spring Sci. Springer, Nueva York, EEUU.*
- Ribichich, A. M. 2005. From null community to non-randomly structured actual plant assemblages: Parsimony analysis of species co-occurrences. *Ecography* 28:88-98.
- Ribichich, A. M., y J. Protomastro. 1998. Woody vegetation structure of xeric forest stands under different edaphic site conditions and disturbance histories in the Biosphere Reserve «Parque Costero del Sur», Argentina. *Plant Ecology* 139:189-201.
- Richardson, D. M., P. A. Williams, y R. J. Hobbs. 1994. Pine invasions in the southern hemisphere: Determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography* 21:511.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167-171.

- Ricklefs, R. E. 2005. Historical and ecological dimensions of global patterns in plant diversity. *Biologiske Skrifter* 55:583-603.
- Ricklefs, R. E., y D. G. Jenkins. 2011. Biogeography and ecology: towards the integration of two disciplines. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366:2438-2448.
- Ricklefs, R. E., y D. Schluter. 1993. *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, EEUU.
- Ringuelet, R. A. 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur* 2:1-122.
- Roberts, D. W. 2016. labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology. R package versión 1.8-0. <https://CRAN.R-project.org/package=labdsv>.
- Robinson, W. D., J. D. Brawn, y S. K. Robinson. 2000. Forest bird community structure in central Panama: Influence of spatial scale and biogeography. *Ecological Monographs* 70:209-235.
- Rodil, I. F., P. Lucena-Moya, H. Jokinen, V. Ollus, H. Wennhage, A. Villnäs, y A. Norkko. 2017. The role of dispersal mode and habitat specialization for metacommunity structure of shallow beach invertebrates. *PLoS ONE* 12:1-19.
- Ronchi-Virgolini, A. L., A. H. Beltzer, y A. S. Manzano. 2008. Bird communities in wetlands along the Lower Paraná River, Entre Ríos, Argentina. *Avian Biology Research* 1:153-163.
- Ronchi-Virgolini, A. L., R. E. Lorenzón, A. H. Beltzer, y J. M. Alonso. 2010. Ensamblajes de aves del Parque Nacional Pre-Delta (Entre Ríos, Argentina): análisis de la importancia ornitológica de distintas unidades ambientales. *Hornero* 25:27-40.
- Rosen, B. R., y A. B. Smith. 1988. Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. *Geological Society, London, Special Publications* 37:275-306.
- Rossetti, M. A., y A. R. Giraudo. 2003. Comunidades de aves de bosques fluviales habitados y no habitados por el hombre en el río Paraná medio, Argentina. *Hornero* 18:89-96.
- Rotenberry, J. T. 1985. The role of habitat in avian community composition: physiognomy or floristics? *Oecologia* 67:213-217.
- Rotenberry, J. T., y J. A. Wiens. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in north american steppe vegetation: A multivariate analysis. *Ecology* 61:1228-1250.
- Sax, D. F. 2002. Equal diversity in disparate species assemblages: A comparison of native and exotic woodlands in California. *Global Ecology and Biogeography* 2:49-57.
- Scardamaglia, R. C., y J. C. Rebores. 2014. Ranging behavior of female and male Shiny Cowbirds and Screaming Cowbirds while searching for host nests. *The Auk* 131:610-618.

- Schielzeth, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* 1:103-113.
- Shochat, E., Z. Abramsky, y B. Pinshow. 2001. Breeding bird species diversity in the Negev: Effects of scrub fragmentation by planted forests. *Journal of Applied Ecology* 38:1135-1147.
- Short, L. L. 1975. A zoogeographic analysis of the South American Chaco avifauna. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 154:163-352.
- Skowno, A. L., y W. J. Bond. 2003. Bird community composition in an actively managed savanna reserve, importance of vegetation structure and vegetation composition. *Biodiversity and Conservation* 12:2279-2294.
- Smith, K. G. 1977. Distribution of summer birds along a forest moisture gradient in an Ozark watershed. *Ecology* 58:810-819.
- Sosa, R. A. 2008. Efectos de la fragmentación del bosque de caldén sobre las comunidades de aves en el centro-este de La Pampa. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Stupino, S. A., M. F. Arturi, y J. L. Frangi. 2004. Estructura del paisaje y conservación de los bosques de *Celtis tala* Gill ex Planch del NE de la provincia de Buenos Aires. *Revista de la Facultad de Agronomía* 105:37-45.
- Suckling, G. C. 1982. Value of reserved habitat for mammal conservation in plantations. *Australian Forestry* 45:19-27.
- Sutherland, W. J., R. P. Freckleton, H. C. J. Godfray, S. R. Beissinger, T. Benton, D. D. Cameron, Y. Carmel, D. A. Coomes, T. Coulson, M. C. Emmerson, R. S. Hails, G. C. Hays, D. J. Hodgson, M. J. Hutchings, D. Johnson, J. P. G. Jones, M. J. Keeling, H. Kokko, W. E. Kunin, X. Lambin, O. T. Lewis, Y. Malhi, N. Mieszkowska, E. J. Milner-Gulland, K. Norris, A. B. Phillimore, D. W. Purves, J. M. Reid, D. C. Reuman, K. Thompson, J. M. J. Travis, L. A. Turnbull, D. A. Wardle, y T. Wiegand. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* 101:58-67.
- Tews, J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M. C. Wichmann, M. Schwager, y F. Jeltsch. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31:79-92.
- Thomas, S. C., A. R. Martin, y E. E. Mycroft. 2015. Tropical trees in a wind-exposed island ecosystem: Height-diameter allometry and size at onset of maturity. *Journal of Ecology* 103:594-605.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton university press, Nueva Jersey, EEUU.

- Tonkin, J. D., S. Stoll, S. C. Jähnig, y P. Haase. 2015. Variable elements of metacommunity structure across an aquatic-terrestrial ecotone. *PeerJ PrePrints* 3:e1261.
- Torres Robles, S. 2009. Variación geográfica de la composición y riqueza de plantas vasculares en los talares bonaerenses y su relación con el clima, sustrato, estructura del paisaje y uso. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata.
- Torres Robles, S. S., y M. F. Arturi. 2009. Variación de la composición y riqueza florística en los talares del Parque Costero del Sur y su relación con el resto de los talares bonaerenses. Página 104-121. Parque Costero del Sur. Magdalena y Punta Indio. Provincia de Buenos Aires. Athor, Jos. Fundación de Historia Natural «Félix de Azara», Buenos Aires, Argentina.
- Trejo-Torres, J. C., y J. D. Ackerman. 2001. Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography* 28:775-794.
- Tuero, D. T., V. D. Fiorini, y J. C. Reboreda. 2007. Effects of Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* parasitism on different components of House Wren *Troglodytes aedon* reproductive success. *Ibis* 149:521-529.
- Urban, M. C., M. A. Leibold, P. Amarasekare, L. De Meester, R. Gomulkiewicz, M. E. Hochberg, C. A. Klausmeier, N. Loeuille, C. de Mazancourt, J. Norberg, J. H. Pantel, S. Y. Strauss, M. Vellend, y M. J. Wade. 2008. The evolutionary ecology of metacommunities. *Trends in Ecology and Evolution* 23:311-317.
- Urban, M. C., y D. K. Skelly. 2006. Evolving metacommunities: toward an evolutionary perspective on metacommunities. *Ecology* 87:1616-1626.
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85:183-206.
- Venables, W. N., y B. Ripley. 2002. *Modern applied statistics with S*. Cuarta edición. Springer, Nueva York, EEUU.
- Verdú, J. R., C. Numa, y O. Hernández-Cuba. 2011. The influence of landscape structure on ants and dung beetles diversity in a Mediterranean savanna - Forest ecosystem. *Ecological Indicators* 11:831-839.
- Vergara, P. M., y J. A. Simonetti. 2004. Avian responses to fragmentation of the Maulino Forest in central Chile. *Oryx* 38:383-388.
- Vervoorst, F. B. 1967. *Las Comunidades vegetales de la depresión del Salado*. INTA, Buenos Aires.
- Viana, D. S., J. Figuerola, K. Schwenk, M. Manca, A. Hobæk, M. Mjelde, C. D. Preston, R. J. Gornall, J. M. Croft, R. A. King, A. J. Green, y L. Santamaría. 2015. Assembly mechanisms determining high species turnover in aquatic communities over regional and continental

- scales. *Ecography* 39:281-288.
- Violante, R. A., G. Parker, y J. L. Cavallotto. 2001. Evolución de las llanuras costeras del este bonaerense entre la Bahía Samborombón y la laguna Mar Chiquita durante el Holoceno. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 56:51-66.
- Warren, P. H. 1996. Effects of between habitat dispersal rates on protist communities and metacommunities in microcosms at two spatial scales. *Oecologia* 105:132-140.
- Webster, M. S., P. P. Marra, S. M. Haig, S. Bensch, y R. T. Holmes. 2002. Links between worlds: Unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution* 17:76-83.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279-338.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-251.
- Wiens, J. A. 1989a. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3:385-397.
- Wiens, J. A. 1989b. *The ecology of bird communities: Foundations and patterns*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Wiens, J. A., J. T. Rotenberry, y B. Van Horne. 1987. Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: The effects of spatial scale. *Oikos* 48:132.
- Wiens, J. J. 2011. The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366:2336-2350.
- Wiley, E. O., y B. S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics: Theory and practice of phylogenetic systematics*. Segunda edición. Wiley-Blackwell, Nueva Jersey, EEUU.
- Willig, M. R., S. J. Presley, C. P. Bloch, I. Castro-Arellano, L. M. Cisneros, C. L. Higgins, y B. T. Klingbeil. 2011. Tropical metacommunities along elevational gradients: Effects of forest type and other environmental factors. *Oikos* 120:1497-1508.
- Willson, M. F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecological Society of America* 55:1017-1029.
- Wright, D. H., B. D. Patterson, G. M. Mikkelsen, A. Cutler, y W. Atmar. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113:1-20.
- Wunderle, J. M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99:223-235.
- Zamorano, M., G. Daniele, D. Bottino, y J. Negrete. 2009. Riqueza específica de aves en un área militar en el partido de Magdalena, provincia de Buenos Aires, Argentina. *BioScriba* 2:52-59.
- Zapata, A. R. P. 1975. Aves observadas en la proximidad de la confluencia de los ríos Uruguay y Gualeguaychú, Provincia de Entre Ríos. *Hornero* 11:291-304.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. Segunda edición. Prentice Hall, Nueva Jersey, EEUU.

- 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.
- Zuur, A. F., J. M. Hilbe, y E. N. Ieno. 2013. *A beginner's guide to GLM and GLMM with R: A frequentist and bayesian perspective for ecologists*. Highland Statistics Limited, Newburg, Reino Unido.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev, y G. M. Smith. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Página (M. Gail, K. Krickeberg, J. M. Samet, A. Tsiatis, y W. Wong, Eds.). Spring Science and Business Media, Nueva York, EEUU.