UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Formación de ensambles en hábitats antrópicos: diversidad de aves en biomas y paisajes contrastantes

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

Lic. Anahí Sofía Vaccaro

Directora: Dra. María Isabel Bellocq

Consejera de estudios: Dra. María Isabel Bellocq

Lugar de trabajo: Laboratorio de Ecología de Comunidades y Macroecología, Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires – Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires (UBA-CONICET)

Buenos Aires

Fecha de defensa: 28 de febrero de 2019

Formación de ensambles en hábitats antrópicos: diversidad de aves en biomas y paisajes contrastantes

Resumen

El filtrado ambiental *sensu stricto* es el mecanismo principal en el proceso de formación de ensambles en los ambientes modificados por las actividades humanas. Los hábitats antrópicos alteran los filtros ambientales que son impuestos a conjuntos de especies diferentes según el bioma. Se estudió la diferencia en las diversidades alfa y beta, taxonómica y funcional de aves entre hábitats antrópicos (sitios agrícolas, sitios ganaderos, forestaciones y centros urbanos) y el hábitat natural en dos biomas contrastantes (pastizal y bosque subtropical), y entre centros urbanos y hábitat natural en matrices de paisaje boscosa y agrícola-ganadera en bioma de bosque subtropical. Los usos de la tierra que generan hábitats con características estructurales y ambientales contrastantes con el ambiente natural tienen la mayor pérdida de diversidad nativa. Se espera que la influencia de cada uso en la diversidad nativa sea distinta entre biomas porque poseen fisonomías y conjuntos regionales de especies diferentes. Además, la pérdida de diversidad nativa será mayor si la matriz de paisaje se diferencia del hábitat original. Se esperan jerarquías diferentes en los distintos hábitats antrópicos entre biomas respecto a la pérdida de diversidad nativa y diferente influencia de la urbanización según la matriz del paisaje. Los resultados mostraron que las jerarquías de los hábitats antrópicos en base a la riqueza específica y diversidad funcional de aves fueron diferentes entre biomas. Los hábitats antrópicos que conservan algo de la estructura de la vegetación del ambiente natural fueron los que menor impactaron en la composición taxonómica y funcional de los ambientes naturales de referencia. Además, las diferencias en las diversidades taxonómica y funcional entre los centros urbanos y el hábitat natural fueron mayores en el paisaje agrícola-ganadero que en el boscoso en el bosque subtropical. Esta tesis constituye el primer estudio que compara la influencia de varios usos de la tierra en distintos componentes y facetas de la diversidad en biomas con fisonomía contrastante. Estos resultados aportan al ordenamiento territorial compatible con la conservación de la biodiversidad.

Palabras clave: diversidad funcional; diversidad taxonómica; filtrado ambiental; hábitats antrópicos; similitud ambiental; usos de la tierra

Assemblage formation in anthropogenic habitats: bird diversity in contrasting biomes and landscapes

Abstract

Environmental filtering *sensu stricto* is the primary mechanism in the process of assemblage formation in anthropogenic habitats. Anthropogenic habitat types alter environmental filters in different ways, and they also act on different regional species pool given by the biome. Alpha and beta, taxonomic and functional bird diversity were compared between anthropogenic (cropfields, cattle pastures, tree plantations and urban centers) and natural habitats in two contrasting biomes (grassland and subtropical forest), and between urban centers and natural habitats in forested and agricultural landscape matrices in the subtropical forest biome. It is expected that anthropogenic habitat types that underwent drastic changes in vegetation structure relative to the natural habitat will be the most detrimental to native biodiversity. Also, the influence of each land use on bird diversity will differ between biomes with contrasting vegetation structure and species regional pool. In the subtropical forest, the most detrimental effects of urbanization on native bird diversity are expected to occur in the agricultural rather than in forested landscape matrix. We predict that the impact rankings of habitat types with respect to native diversity loss will differed between biomes, and that the influence of urbanization will also differ between different landscape matrices in the subtropical forest. Results showed that the impact rankings of anthropogenic habitats based on bird species richness and functional diversity differed between biomes. Species and functional traits composition were best preserved in those anthropogenic habitat types that are environmentally more similar to the natural habitat. Differences in taxonomic and functional bird diversity between urban centers and natural habitats were higher in the agricultural than in the forested landscape matrix in the subtropical forest. This is the first study that compares the influence of several land uses in different components and facets of diversity between contrasting biomes. Results contribute to land use planning for biodiversity conservation.

Keywords: anthropogenic habitats; environmental filtering; environmental similarity; functional diversity; taxonomic diversity; land uses

Agradecimientos

¡Infinitas gracias Malé! Sin dudas mi crecimiento como científica y como persona se debe en gran parte a tus enseñanzas. Esta tesis es producto de un trabajo en conjunto que me ha enriquecido enormemente y estoy muy agradecida de la oportunidad que me diste para desarrollar mi carrera científica. Gracias por haber estado siempre ahí, más allá de lo académico y a pesar de todas las adversidades. ¡Por el aquí y el ahora!

Mis más profundos agradecimientos a Juli por el acompañamiento en este proceso. Tus consejos, conocimientos, alegría y sobre todo tu gran pasión me han cargado de energía en todo momento. ¡Muchísimas gracias!

Mi vida cambió el día que ingresé en el ECOMA. La felicidad es un estado que se construye día a día, y puedo asegurar que la compañía, los mates, las charlas, los abrazos de mis compañeros "Becaries del 55" han sido el motor de la felicidad en este largo proceso. Durante estos años se han convertido en personas muy importantes en mi vida que realmente me cuidaron y se preocuparon por mí. ¡Muchas gracias!

Por supuesto que este trabajo no hubiera sido posible sin todas las personas que me ayudaron en el trabajo de campo: Santi, Caro R., Lucas, Emilio, Pame, Gabi, Juan K., Diana, Juan V. ¡Gracias! Principalmente por haber aportado alegría y buena energía en mis campañas de muestreo.

¡Mi estadía por la Selva Paranaense fue maravillosa e inolvidable! Gracias Celeste por recibirme en tu casa y ser tan buena compañía. Gracias Gustavo y todos los "Ecomenses" de Iguazú por darme un lugarcito entre ustedes.

La identificación de las especies no hubiera sido posible sin el trabajo impecable de Juan Klavins, que además de haber escuchado muchísimas grabaciones, se preocupó por mi trabajo y aportó su gran sabiduría ornitológica (y de la vida) conmigo. ¡Gracias Juan!

Los muestreos se realizaron gracias a los permisos y apoyo logístico de la Administración de Parques Nacionales y todos los guardaparques que me ayudaron, Leandro Antoniazzi y la Fundación Federico Wildermuth, Forestal Argentina, Paul Forestal S.R.L., La Constancia, Roberto Forclaz, Pomera Maderas S.A., Campos Morombí, PAYCO S.A., Fundación Moisés Bertoni, GUYRA Paraguay, Fundación Temaikén y Reserva Natural Osununú, Surucuá Reserva y Ecolodge, INTA San Antonio, Esteban Avigliano y Centro de Investigaciones Científicas Antonia Ramos, Ministerio de Ecología y R.N.R. Misiones, Federico Castia y todos los guardaparques del Parque Provincial Esmeralda.

¡A mi familia por haberme incentivado siempre a realizar una carrera científica en la universidad pública!

Van también agradecimientos especiales para las Cucas, quienes se han convertido en más que solo amistades, sino compañeras de la vida que me impulsaron a salir adelante en todo momento. ¡Gracias por estar siempre Cuquitas!

De este proceso y crecimiento fue testigo mi compañero de vida a quien también agradezco profundamente. Tu participación en las campañas e identificación de especies son solo un pequeño porcentaje de todo lo que me ayudaste estos años. Estoy segura que sabés el esfuerzo enorme que significa esta tesis y espero que estés orgulloso de mí. ¡¡¡Gracias!!!

Gracias a la Universidad de Buenos Aires y todos los docentes e investigadores que hacen posible la educación pública, gratuita y de calidad. Gracias a todos los miembros del Departamento de Ecología, Genética y evolución del cual me siento una parte importante. Al Concejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por otorgarme la Beca Doctoral que me permitió realizar este trabajo.

¡Y muchísimas gracias a los jurados que se interesaron y accedieron a evaluar mi trabajo!

Índice de contenidos

1. INTRODUCCIÓN GENERAL 9
1.1 Antecedentes y marco teórico 9
1.2 Hipótesis, objetivo general y objetivos particulares 14
1.3 Organización de la tesis 15

2. MÉTODOS GENERALES 17
2.1 Descripción de las áreas de estudio: características de los biomas y sus modificaciones antrópicas 17
2.1.1 Región Pampeana (bioma de pastizal) 17
2.1.2 Bosque Atlántico del Alto Paraná (bioma de bosque subtropical) 19
2.2 Diseño de estudio 21
2.2.1 Síntesis del diseño 21
2.2.2 Selección de sitios 22
2.2.3 Descripción de sitios y tipos de hábitats antrópicos 25
2.2.4 Organismo focal 29
2.3 Muestreo de aves 29
2.4. Estimación de variables ambientales 30
2.5 Selección de rasgos funcionales 32
2.6 Análisis de datos general 34

3. DIFERENCIAS AMBIENTALES ENTRE LOS TIPOS DE HÁBITAT SEGÚN EL BIOMA 37
3.1 Introducción 37
3.2 Objetivo 38
3.3 Análisis de datos 38
3.4 Resultados 39
3.5 Discusión 44

4. INFLUENCIA DE LOS USOS DE LA TIERRA EN LA DIVERSIDAD TAXONÓMICA DE AVES SEGÚN EL BIOMA 49
4.1 Introducción 49
4.2 Objetivos, hipótesis y predicciones 51
4.3 Análisis de datos 52
4.3.1 Estimación de la riqueza y la disimilitud taxonómica 52
4.3.2 Comparaciones entre tipos de hábitat y biomas 52
4.3.3 Ordenamiento de los sitios en base a la disimilitud taxonómica 53

4.4 Resultados....54
4.5 Discusión....60

5. INFLUENCIA DE LOS USOS DE LA TIERRA EN LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE AVES SEGÚN EL BIOMA....67
5.1 Introducción....67
5.2 Objetivos, hipótesis y predicciones....69
5.3 Análisis de datos....70
5.3.1 Estimación de la diversidad y la disimilitud funcional....70
5.3.2 Comparaciones entre tipos de hábitats y biomas....71
5.3.3 Ordenamiento de los sitios según los rasgos funcionales....72
5.4 Resultados....73
5.5 Discusión....79

6. DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y FUNCIONAL EN CENTROS URBANOS Y HÁBITATS NATURALES EN UN MISMO BIOMA CON DIFERENTES MATRICES DE PAISAJE....87
6.1 Introducción....87
6.2 Objetivos, hipótesis y predicciones....89
6.3 Análisis de datos....89
6.3.1 Estimación de la diversidad y de las disimilitudes taxonómica y funcional....89
6.3.2 Influencia de la urbanización según la matriz de paisaje....90
6.3.3 Ordenamiento de los sitios según la composición de especies y rasgos funcionales....91
6.4 Resultados....91
6.5 Discusión....101

7. CONSIDERACIONES FINALES....107

Anexo A....111
Anexo B....117
Anexo C....125
Anexo D....137
Referencias bibliográficas....143

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 Antecedentes y marco teórico

Las actividades humanas han transformado y degradado gran parte de la superficie terrestre ocupando especialmente las regiones más productivas. Esta transformación implica un reemplazo del ambiente natural por sistemas productivos y urbanos, modificando las condiciones ambientales naturales como la estructura y composición de la vegetación y la disponibilidad de recursos (Renjifo 2001, Benton *et al.* 2003). Además, la superficie destinada a reservas naturales es insuficiente para la conservación de la biodiversidad (Dasmann 1972, Burkart 2004), y por lo tanto es fundamental realizar un manejo apropiado de las matrices antrópicas de los paisajes y regiones. Por estas razones, los procesos que determinan la utilización de los ambientes antropizados por especies nativas resultan un tema central en ecología y conservación (McIntyre y Hobbs 1999), planificación del paisaje y ordenamiento territorial (Fischer y Lindenmayer 2007).

Desde comienzos del siglo XXI ha aumentado aceleradamente el número de estudios que analizan la biodiversidad tanto en hábitats y paisajes nativos como antrópicos para entender cómo las actividades humanas, que implican usos extensivos de la tierra, afectan a las comunidades biológicas nativas (Bulla y Bach 1999, Bennett *et al*. 2004). Sin embargo, la biodiversidad en hábitats naturales y antrópicos a escalas regional e inter-regional ha sido menos explorada (pero ver Allen y O'Connor 2000, Catterall *et al.* 2010, Filloy *et al.* 2015), y estudios que consideren simultáneamente varios usos de la tierra (Zurita y Bellocq 2012, Birkhofer *et al*. 2017, Phillips et al. 2017) y cómo ellos alteran los ensambles de rasgos funcionales de las especies (Luck *et al.* 2013, Bregman *et al.* 2016) son aún menos frecuentes. Hasta mi conocimiento, esta tesis constituye el primer estudio que compara el efecto en distintos componentes y facetas de la biodiversidad que ocurre en hábitats resultantes de usos de la tierra similares, pero que se desarrollan en biomas con fisonomía y conjuntos regionales de especies contrastantes, lo que constituye el aspecto más original de esta obra.

Componentes y facetas de la diversidad

Los estudios ecológicos que enfocan simultáneamente los distintos componentes (alfa, beta, gama) y facetas (taxonómica, funcional, filogenética) de la diversidad son bastante recientes, y muy relevantes para comprender el proceso de cambio de los ensambles nativos por las actividades humanas. En la década de 1990 comenzó a enfatizarse el estudio de los patrones espaciales de riqueza específica (o diversidad alfa) a grandes escalas (ver Hawkins *et al*. 2003, Willig *et al*. 2003) y en la década del 2000 la identidad de las especies como componente esencial de la biodiversidad (e.g. Melo *et al*. 2009, Qian 2009). Aunque el uso de medidas de similitud para comparar la composición de los conjuntos de especies tuvo su origen hace mucho tiempo (Jaccard 1912, Sorensen 1948), el concepto de diversidad beta fue definido por primera vez por Whittaker (1960) como el cambio espacial en la identidad de las especies para medir la diferenciación entre ensambles. Conocer las causas de la diferencia de la composición de especies entre ensambles es clave en ecología, biogeografía y conservación; procesos ecológicos como la homogeneización de la biota (McKinney y Lockwood 1999) o las invasiones biológicas (Sax *et al.* 2005) se basan en cambios en la composición de especies.

Simultáneamente al estudio de los patrones espaciales de diversidad alfa y beta, el enfoque en la diversidad taxonómica comenzó a complementarse con estudios de diversidad funcional (e.g. Tilman *et al*. 1997, Hooper *et al*. 2005). La diversidad funcional fue definida por primera vez como el valor, rango, distribución y abundancia relativa de los caracteres funcionales que relacionan a los organismos con las funciones del ecosistema (Díaz y Cabido 2001, Tilman 2001). Pero luego Petchey *et al*. (2004) extendieron el concepto para abarcar los rasgos de historia de vida relacionados con la capacidad de los organismos para vivir en un ambiente determinado y responder a los cambios ambientales tanto naturales como antrópicos. Los caracteres funcionales (o rasgos) pueden influir en la tolerancia ambiental y requerimientos de hábitat determinando donde las especies pueden vivir, cómo interactúan con otras, y cuál es su contribución al

funcionamiento de los ecosistemas (Cadotte *et al.* 2011). El concepto de "rasgo" varía en la literatura y usualmente está definido a nivel individual (Casanoves *et al.* 2011); en esta tesis se utiliza el concepto más amplio que se ha aplicado a varios niveles de organización (por ejemplo población o comunidad) (Violle *et al.* 2007, Luck *et al.* 2012).

En esta tesis se considera el concepto de diversidad funcional según Petchey *et al*. (2004), y se estudian rasgos ecológicos y biológicos relacionados a la historia de vida de las especies en base a trabajos previos en diversidad funcional o respuesta de las aves al reemplazo del hábitat (Cofre *et al*. 2007, Feeley *et al*. 2007, Petchey y Gaston 2007, López-Lanús *et al*. 2008, Flynn *et al*. 2009, Vandewalle *et al*. 2010, Leveau 2013, Corbelli *et al*. 2015). El estudio de la diversidad funcional complementa la riqueza y composición de especies porque permite entender las respuestas de las especies a cambios ambientales (Schleuter *et al.* 2010, Cadotte *et al.* 2011) y el proceso de formación de ensambles (Petchey y Gaston 2007, Cornwell y Ackerly 2009). Las condiciones ambientales y disturbios antrópicos influyen en la diversidad funcional porque resultan en la pérdida o adición de especies con ciertos rasgos funcionales (Flynn *et al.* 2009, Vandewalle *et al.* 2010, Villéger *et al.* 2010, Luck *et al.* 2013).

El filtrado ambiental como mecanismo formador de ensambles

El proceso de formación de ensambles biológicos ha sido descripto mediante un conjunto de mecanismos discretos y secuenciales que filtran un conjunto de especies residentes potenciales ("conjunto regional"). Para que un organismo pueda establecerse en un hábitat, primero debe lograr llegar al sitio (dispersión, mecanismo biótico), luego las condiciones ambientales (filtrado ambiental, mecanismo abiótico) determinarán si el nicho de la especie es compatible para establecerse o no. Finalmente, si la especie logró llegar y persistir, debe poder tolerar las interacciones negativas con otras especies (e.g. competencia, predación, mecanismo biótico) (Kraft *et al*. 2015, Cadotte y Tucker 2017).

Recientemente, Cadotte y Tucker (2017) argumentaron que los filtros son abstracciones de procesos ecológicos, que en realidad los patrones de ocurrencia de especies están determinados por factores bióticos y abióticos que actúan simultáneamente. En estudios observacionales, no se puede asegurar si la ausencia de una determinada especie en un sitio se debe al efecto del filtrado ambiental o de otro mecanismo actuando en conjunto (limitaciones en la dispersión o interacciones negativas con otras especies), pero la presencia de la población de una especie en un sitio refleja que la misma puede tolerar esas condiciones ambientales. Por esta razón, Kraft *et al*. (2015) definen el filtrado ambiental *sensu stricto*, en ausencia de interacciones bióticas, como las condiciones ambientales y recursos que excluyen especies con límites fisiológicos o ecológicos inviables (dados por los rasgos funcionales que expresan su nicho ecológico), evitando que se establezcan o persistan en un determinado lugar.

La intensificación en el uso de la tierra puede alterar la fuerza o magnitud de los filtros, produciendo en muchos casos que el mecanismo preponderante en la formación de los ensambles sea el filtrado ambiental (Temperton 2004, Birkhofer *et al*. 2017). Los usos de la tierra alteran las condiciones ambientales y recursos e influyen en las interacciones bióticas según las características de cada uso en particular, generalmente provocando una simplificación del ambiente original y removiendo todas las especies que carecen de una determinada combinación de características o rasgos asociados a su desempeño ("fitness") en el nuevo tipo de hábitat resultante. Por lo tanto, es esperable que diferentes tipos de hábitats antrópicos alteren los filtros ambientales de distinta manera, resultando en ensambles biológicos diferentes.

Influencia del bioma y de la matriz del paisaje

Los biomas son unidades ecológicas en que se divide la biosfera, productos del clima actuando a escala evolutiva, clasificados según la fisonomía de la vegetación predominante y caracterizados por las adaptaciones de los organismos a ese ambiente en particular (Carpenter 1939). Los efectos de las actividades

humanas en las comunidades biológicas dependerán del bioma en el que las actividades se desarrollen, especialmente en aquellos con estructura y fisonomía de vegetación preponderante contrastante como los pastizales y bosques (Filloy *et al.* 2010, Corbelli *et al.* 2015) y, a menor escala geográfica, también dependerán de la matriz del paisaje (Zurita y Bellocq 2010). Esto se debe a que un mismo uso de la tierra cambiará los filtros ambientales de manera diferente dependiendo del bioma en el cual se desarrolla, actuando sobre conjuntos regionales de especies con diferentes adaptaciones al ambiente (Mayfield *et al.* 2010). Por ejemplo, una forestación desarrollada en bioma de bosque subtropical va a disminuir la estratificación de la vegetación, aumentar la cantidad de luz que llega al suelo y aumentar la temperatura del suelo respecto al ambiente natural; contrariamente, la misma forestación desarrollada en bioma de pastizal va a complejizar la estructura de la vegetación, disminuir la cantidad de luz que llega al suelo y disminuir la temperatura del suelo. Estudios previos indican que usos de la tierra que resultan en ambientes multiestratificados impactan en menor medida en la diversidad de especies nativas en regiones de bosque mientras que usos de la tierra monoestratificados tienen menor impacto en zonas de pastizal (Zurita y Bellocq 2007, 2012, Filloy *et al*. 2010).

A escala regional, la influencia de las actividades humanas en las comunidades biológicas nativas dependerá de las matrices del paisaje (entre otros elementos del paisaje). Los paisajes generalmente son transformados casi en su totalidad por la actividad humana, modificando la conectividad y cantidad de parches de ambiente natural. La conectividad es el grado en que la estructura del paisaje facilita los movimientos de organismos entre los parches de recursos (Taylor *et al*. 1993). Las interacciones y movimientos de individuos de diferentes especies pueden verse facilitados por algunos elementos del paisaje que actúan como corredores (Dunning *et al.* 1995, Haas 1995, Machtans *et al.* 1996, Rosenberg *et al.* 1997). Por ejemplo, las aves de bosque suelen utilizar hábitats más similares al nativo para movilizarse a través del paisaje y evitar otros tipos de hábitats como campos agrícolas (Sieving *et al.* 1996) o desmontes recientes (Stouffer y Bierregaard 1995). En paisajes con mayor cantidad de corredores y parches

similares al ambiente natural, se conserva mejor la fauna nativa (Rosenberg *et al.* 1997, Schmiegelow 2008).

1.2 Hipótesis, objetivo general y objetivos particulares

En esta tesis se asume que el filtrado ambiental *sensu stricto* es el mecanismo preponderante en la formación de ensambles en los ambientes modificados por la actividad humana (Temperton 2004, Kraft *et al.* 2015, Birkhofer *et al.* 2017). Las actividades humanas que implican usos extensivos de la tierra alteran el tipo o magnitud de los filtros ambientales, permitiendo la persistencia de las especies con ciertos rasgos funcionales que las hacen tolerantes a ese ambiente. Los filtros ambientales son impuestos a conjuntos de especies diferentes según el bioma en el que los usos de la tierra se desarrollan. La hipótesis de trabajo central es que los usos de la tierra que generan hábitats con características estructurales y ambientales contrastantes con el ambiente natural tienen una influencia negativa en la diversidad nativa que es distinta entre biomas que poseen fisonomías y conjuntos regionales de especies diferentes. A su vez, en un mismo bioma, los usos de la tierra generan mayor pérdida de la diversidad nativa si se desarrollan en matrices de paisaje que se diferencian del hábitat original predominante. La predicción general que se desprende de la hipótesis es que los tipos de hábitats antrópicos que sean más similares al ambiente natural conservarán más diversidad de aves nativas tanto taxonómica como funcional.

El objetivo general de la tesis es evaluar la influencia diferencial de la agricultura, ganadería, forestaciones y urbanización en la diversidad de aves de los ambientes naturales en biomas con fisonomía contrastante (pastizal y bosque subtropical), considerando los componentes alfa y beta y las facetas taxonómica y funcional de la diversidad. Adicionalmente, se evalúa la influencia de un mismo uso de la tierra (urbanización) en la diversidad de aves en el bioma de bosque subtropical con matrices de paisaje diferentes, utilizando a las áreas protegidas como ambientes naturales de referencia.

Los objetivos particulares que se desprenden del objetivo general son los siguientes:

1. Caracterizar ambientalmente los hábitats que resultan de cada uso de la tierra en cada bioma. Describir las jerarquías de la disimilitud ambiental entre los hábitats antrópicos y los hábitats naturales para cada bioma.
2. Comparar las diversidades alfa y beta taxonómicas de aves en hábitats naturales con la de hábitats modificados por ganadería, agricultura, forestaciones y urbanización en bioma de pastizal y de bosque subtropical.
3. Comparar las diversidades alfa y beta funcionales de aves en hábitats naturales y en hábitats modificados por ganadería, agricultura, forestaciones y urbanización en bioma de pastizal y de bosque subtropical.
4. Evaluar si la influencia de distintos usos de la tierra en la diversidad de aves depende del bioma, estableciendo jerarquías entre los tipos de hábitats respecto a cuánto se apartan las diversidades en relación al hábitat natural, y comparar las jerarquías entre biomas.
5. Analizar y comparar las respuestas de las diversidades alfa y beta (taxonómica y funcional) de aves al uso urbano desarrollado en el bioma de bosque subtropical con diferentes matrices de paisaje (agrícola-ganadera y boscosa).

1.3 Organización de la tesis

La tesis está organizada en seis Capítulos y una séptima sección con las Consideraciones finales. En el Capítulo 1 se desarrolla la introducción general, donde se presentan los antecedentes y el marco teórico relacionados con el estudio de la diversidad en ambientes modificados por la actividad humana, el mecanismo predominante involucrado en la formación de ensambles, los diferentes componentes y facetas de la diversidad y la influencia del bioma en el impacto de los usos de la tierra en la diversidad nativa. También se plantea la hipótesis general, objetivo general y objetivos particulares. En el Capítulo 2 se describen las

áreas de estudio, el diseño general del estudio, la selección de sitios, la descripción de los hábitats, el muestreo de aves y de variables ambientales y la selección de rasgos funcionales. Además se presenta el análisis general de datos. Los capítulos siguientes (3, 4, 5 y 6) poseen su propia introducción y objetivos con un detalle de los correspondientes análisis estadísticos para abordarlos. En el Capítulo 3 se desarrolla la caracterización ambiental de los tipos de hábitats, en el cual se estudian las jerarquías en la disimilitud ambiental entre los tipos de hábitats antrópicos y el ambiente natural, en los dos biomas (Objetivo Particular 1). Los Capítulos 4 y 5 además tienen las hipótesis y predicciones asociadas, según los resultados del Capítulo 3. En ellos se analizan las diferencias entre tipos de hábitats y biomas en la diversidad alfa y beta taxonómica (Capítulo 4, Objetivo Particular 2), y funcional (Capítulo 5, Objetivo Particular 3). En ambos capítulos se evalúa si la influencia del tipo de uso de la tierra en la diversidad depende del bioma, y si las jerarquías de impacto de los hábitats antrópicos en la diversidad del ambiente natural difieren entre biomas (Objetivo Particular 4). En el Capítulo 6 se comparan las diversidades alfa y beta (taxonómica y funcional) entre el uso urbano y el ambiente natural en las matrices boscosa y agrícola-ganadera del bosque subtropical (Objetivo Particular 5). En la última sección de la tesis se elaboran las consideraciones finales.

2. MÉTODOS GENERALES

2.1 Descripción de las áreas de estudio: características de los biomas y sus modificaciones antrópicas

Para estudiar y comparar la diversidad de aves en los hábitats resultantes de los usos de la tierra que se desarrollan en biomas fisonómicamente contrastantes, se seleccionó la región Pampeana argentina (Buenos Aires, sur de Entre Ríos y sur de Santa Fe) como representante del bioma de pastizal, y las áreas del Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP) del este de Paraguay y la provincia de Misiones como representantes del bioma de bosque subtropical. A partir de aquí se hará referencia a bioma de pastizal y bioma de bosque subtropical. Estos biomas se seleccionaron porque, además de ser fisonómicamente contrastantes, ambos presentan extensiones amplias de los cuatro usos de la tierra considerados (agrícola, ganadero, forestal, urbano) y áreas protegidas. Tanto la región Pampeana como el área de BAAP del este de Paraguay poseen actualmente una matriz de agricultura y ganadería, además de actividad forestal. La provincia de Misiones es el único sector del BAAP que aún conserva una matriz de paisaje más similar al ambiente natural (bosque nativo y plantaciones), debido a la actividad forestal y a la extensión de sus áreas protegidas.

Tanto los pastizales de la región Pampeana como los bosques subtropicales del BAAP son biomas prioritarios para la conservación de la biodiversidad (Myers *et al.* 2000, Henwood 2010). En ambos, el uso de la tierra está destinado mayormente a la agricultura y a la ganadería, y además a la plantación de especies forestales exóticas en ciertas áreas; por lo tanto la vegetación nativa sólo existe en porciones remanentes en un estado altamente degradado y fragmentado (Donald 2004, Baldi *et al.* 2006). Además, en ambos biomas hay centros urbanos.

2.1.1 Región Pampeana (bioma de pastizal)

La Región Pampeana ocupa las llanuras del este de Argentina cubriendo el sur de Entre Ríos, Santa Fe y Córdoba, casi toda Buenos Aires y el este de La Pampa. El clima es templado cálido, con lluvias todo el año que disminuyen de norte a sur y de este a oeste, desde 1100 a unos 600 mm anuales. La temperatura media anual oscila entre 13 y 17 ºC (Cabrera 1971). Originalmente, los pastizales pampeanos estaban dominados por gramíneas como *Paspalum*, *Axonopus*, *Nasella*, *Bromus* y *Piptochaetium* (Landi *et al.* 1987; Soriano *et al.* 1991). Los árboles nativos están prácticamente ausentes en la región, pero se encuentran arboledas pequeñas y aisladas en las comunidades edáficas o asociadas con refugios para el ganado o protección contra el viento (Cabrera 1971).

Actualmente, la región Pampeana se encuentra casi completamente transformada por las actividades humanas, principalmente por la agricultura. Este proceso de transformación se aceleró en el siglo XX con la llamada "revolución agrícola" (Giberti 1985, Molinari 1987). Los cultivos más comunes son el trigo, el girasol, el maíz y la soja. Además, hay plantaciones comerciales de Eucalipto (*Eucalyptus spp.*) y Pino (*Pinus spp.*) en las zonas más húmedas (Jobbágy *et al.* 2006).

Dentro de la región es posible distinguir una serie de unidades o áreas ecológicas que se diferencian entre sí por características geológicas, geomorfológicas, edáficas y de vegetación (Soriano *et al.* 1991). Las mismas son: Pampa Ondulada, Pampa Interior Plana, Pampa Interior Occidental o Arenosa, Pampa Inundable o Pampa Deprimida, Pampa Austral y Pampa Mesopotámica. En esta tesis se trabajó en las Pampas Ondulada, Deprimida y Mesopotámica. En la Pampa Ondulada la matriz del paisaje se encuentra dominada por parches con campos de cultivos (principalmente soja, maíz y secundariamente girasol, sorgo). La Pampa Deprimida está caracterizada principalmente por campos ganaderos en pastizales naturales o semi-naturales con vegetación espontánea, debido a que limitantes edáficas han restringido el ingreso de cultivos en algunas zonas. En la Pampa Mesopotámica existen plantaciones forestales sobre las terrazas del río Uruguay. La especie más frecuentemente utilizada es *Eucalyptus grandis* y en menor medida *E. dunni*, *Pinus elliottii*, *P. taeda* y *E. globulus* (Díaz y Tesón 2001). Si

bien cada área posee una actividad humana predominante, en todas se pueden encontrar los diferentes usos de la tierra (Lart-Maayp 2004; Viglizzo *et al.* 2010).

2.1.2 Bosque Atlántico del Alto Paraná (bioma de bosque subtropical)

El Bosque Atlántico es uno de los cinco principales focos de biodiversidad del mundo y conserva sólo el 7% de su cobertura forestal original (Myers *et al*. 2000, Holz y Placci 2008). Se extiende desde la costa noreste de Brasil (estados de Ceará y Río Grande del Norte) hasta el estado de Río Grande del Sur; y desde el Océano Atlántico hasta la cuenca del Río Paraná en el este de Paraguay y la provincia de Misiones en Argentina (Morrone 2001). El Bosque Atlántico del Alto Paraná es la eco-región más grande del Bosque Atlántico, con una superficie de 471.204 km^2 (Di Bitetti *et al.* 2003). Se extiende desde las laderas occidentales de la Serra do Mar en Brasil hasta el este de Paraguay y la provincia de Misiones en Argentina. El clima de la región es subtropical, con una temperatura media anual que oscila entre 16 y 22ºC, con una estación fría entre junio y agosto, y una precipitación media anual que oscila entre 1000-2000 mm. La vegetación predominante es bosque semi-deciduo formada por tres estratos arbóreos con numerosas epífitas y lianas, cañas y helechos arborescentes (Di Bitetti *et al.* 2003).

En promedio, el 45 y el 17% de la cubierta forestal original permanece como áreas protegidas o fragmentos en tierras privadas en Argentina y Paraguay, respectivamente (Galindo Leal y Câmara 2003). En esta tesis se trabajó en dos áreas del BAAP con diferente matriz de paisaje: matriz agrícola-ganadera en el sector este de Paraguay y matriz boscosa (macizos y fajas de bosque nativo y plantaciones forestales), similar al ambiente natural en Misiones. A partir de aquí se hará referencia a matriz boscosa y matriz agrícola-ganadera.

En el sector este de Paraguay, en los remanentes del bosque nativo original el dosel del bosque está dominado por árboles de las familias Myrtaceae, Lauraceae y Leguminosea y el sotobosque está cubierto principalmente por helechos y bambúes (Oliveira-Filho y Fontes 2000). En este sector se concentra

aproximadamente el 80% de la superficie sembrada con soja del país (INBIO 2008). Además, desde la década del 70 se han implementado varios incentivos para aumentar la superficie de plantaciones forestales, como la Ley de Fomento a la Forestación y Reforestación. Paraguay cuenta con aproximadamente 66.000 ha de plantaciones forestales, de las cuales el 50% se implantó a partir de la mencionada ley (Instituto Forestal Nacional 2013).

La región del BAAP en la provincia de Misiones es heterogénea y puede ser caracterizada con diferentes subdivisiones biogeográficas. En esta tesis se adoptó la división propuesta por Giraudo y Povedano (2004) basada en características de la vegetación, la fauna y la geomorfología. La selva en el extremo norte de la provincia se encuentra caracterizada por especies vegetales exclusivas de esta región, el Palo rosa (*Aspidosperma polyneuron*) y el Palmito (*Euterpe edulis*) (Cabrera 1971). En el oeste, desde los terrenos bajos a levemente ondulados del pediplano del Paraná y hasta las primeras estribaciones de las serranías, se extiende la selva de Laurel (*Nectandra saligna*) y Guatambú (*Balfourodendron riedelianum*). Además de las selvas, hay pajonales y arbustales de inundación, bosques en galería y extensos cañaverales de *Guadua angustifolia*. En el centro, este y nordeste de Misiones la principal característica es la presencia de serranías y acantilados con valles quebrados y pendientes abruptas. También se lo llama Distrito de los Helechos Arborescentes debido a la abundancia de Chachíes (*Trichipteris*, *Alsophyla* y *Dicksonia*) (Martínez-Crovetto 1963). El nordeste tiene las mayores altitudes de la provincia y está caracterizado por la presencia de Pino Paraná o Araucaria (*Araucaria angustifolia*) (Cabrera 1971).

La mayor parte de la superficie de la provincia de Misiones está cubierta por bosque nativo (en grandes áreas protegidas y pequeños fragmentos) y plantaciones comerciales de Pino (*Pinus spp.*), Araucaria (*Araucaria angustifolia*) y Eucalipto (*Eucalyptus spp.*). En el noreste de la provincia hay cultivos de Yerba mate (*Ilex paraguarienses*), maíz (*Zea mays*), madioca (*Manihot esculenta*) pasturas para ganado y pequeñas granjas (Zurita *et al.* 2006, Furlan *et al.* 2015).

2.2 Diseño de estudio

2.2.1 Síntesis del diseño

Para comparar la diversidad de aves entre usos de la tierra y biomas, se consideraron cinco usos de la tierra a los cuales a partir de aquí se hará referencia como: ganadero, agrícola, forestal, urbano y áreas protegidas. Se seleccionaron hábitats resultantes de cada uno de ellos, a los que se hará referencia como: sitios ganaderos, sitios agrícolas, forestaciones, centros urbanos y hábitat natural. Los hábitats resultantes de los usos de la tierra donde se realizó este estudio se desarrollaron en el bioma de pastizal (de la región Pampeana) y en el bosque subtropical (del BAAP en el este de Paraguay). Para comparar la diversidad de aves entre matriz de paisaje boscosa y agrícola-ganadera del bioma de bosque subtropical, se seleccionaron centros urbanos y hábitats naturales ubicados en la matriz boscosa (BAAP en Misiones) y en la matriz agrícola-ganadera (BAAP en Paraguay).

El total de sitios seleccionados en el bioma de pastizal fue 27 (seis ganaderos, seis agrícolas, seis forestaciones, seis centros urbanos y tres hábitats naturales), en la matriz de paisaje agrícola-ganadera del bosque subtropical fue 22 (cinco ganaderos, cinco agrícolas, cinco forestaciones, cuatro centros urbanos y tres hábitats naturales) y en la matriz boscosa fue 10 (cinco centros urbanos y cinco hábitats naturales). En la Figura 2.1 se puede observar la ubicación de los sitios de muestreo en las áreas de estudio. En las Tablas A2.1, A2.2 y A2.3 en el Anexo A se encuentran las coordenadas de ubicación para todos los sitios.

En cada sitio se establecieron 10 puntos de muestreo separados entre sí entre 150 y 250 metros. En cada punto de muestreo se relevaron aves y variables ambientales en un radio de 50 m. Se calcularon los valores de diversidad alfa taxonómica y funcional para cada sitio de muestreo y los valores de diversidad beta (disimilitud) taxonómica y funcional entre los sitios ganaderos, agrícolas, forestaciones y centros urbanos respecto al conjunto de hábitats naturales. Se

compararon los resultados obtenidos entre los tipos de hábitat, entre biomas y entre matrices de paisaje diferentes en el bosque subtropical.

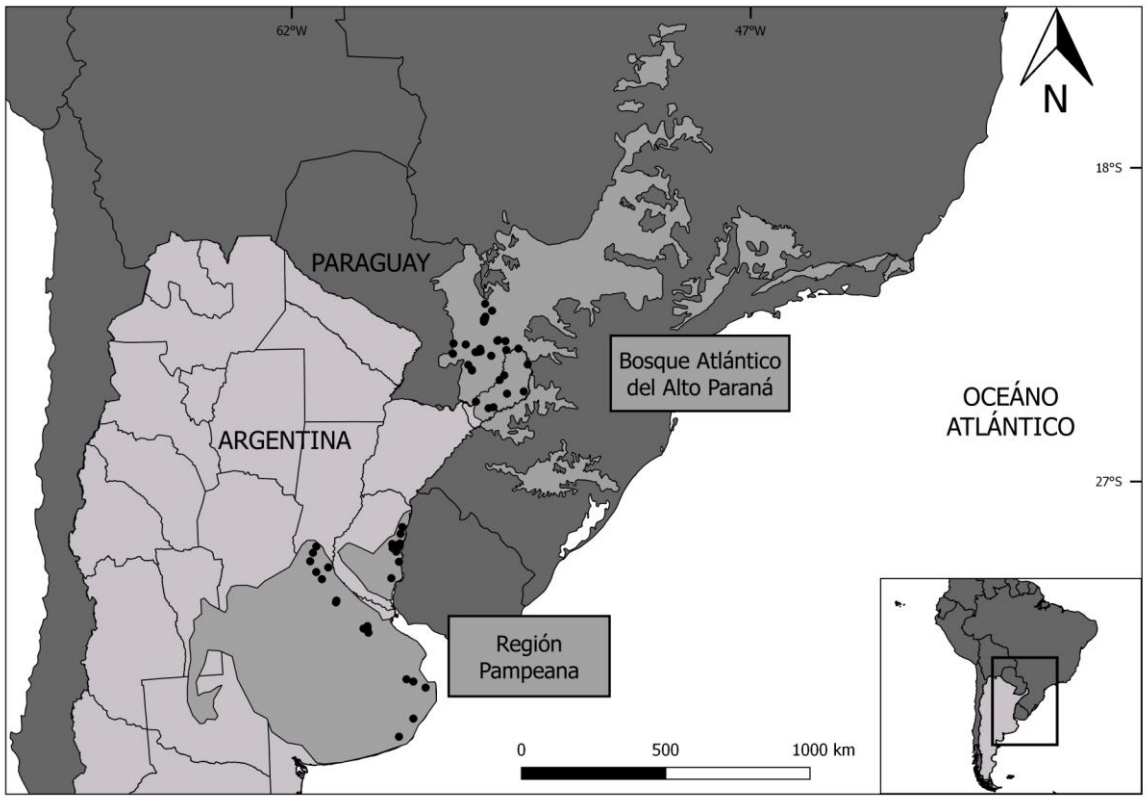

Figura 2.1: Localización de los sitios de muestreo en las áreas de estudio que representaron el bioma de pastizal (región Pampeana) y de bosque subtropical (Bosque atlántico del Alto Paraná).

2.2.2 Selección de sitios

Recopilando información y utilizando imágenes satelitales, se localizaron sitios ganaderos, agrícolas, forestaciones y centros urbanos. Se realizó una búsqueda exhaustiva de información para seleccionar las áreas protegidas y gestionar los permisos correspondientes. También se contactó a empresas forestales para ubicar las plantaciones. La selección definitiva de los campos agrícolas y ganaderos se hizo durante un viaje de campaña, realizando recorridos en vehículo y pidiendo los permisos para acceder.

Los sitios de muestreo consistieron en áreas de un mismo uso de la tierra con una superficie promedio de 38 ha (superficie mínima: 23 ha, superficie máxima: 100 ha), separados por al menos 1 km entre sí, pero la mayoría de los sitios estuvieron separados desde 2 a 6 km. El número de sitios por cada hábitat resultante de los usos de la tierra considerados fue desbalanceado en algunas de las áreas de estudio porque se priorizó la selección de sitios que sean representativos de los diferentes usos de la tierra y a los cuales fuera posible acceder. Por ejemplo, en la matriz de paisaje agrícola-ganadera del bosque subtropical se seleccionaron cuatro centros urbanos en vez de seis (como en el bioma de pastizal), porque la cantidad de ciudades con el tamaño y ubicación adecuadas no fueron suficientes para que el número de sitios fuera balanceado. Para el caso de las áreas protegidas, por ejemplo, hubo dos sitios en la matriz agrícola-ganadera del bosque subtropical en los cuales no se pudo acceder por el estado de los caminos. En el bioma de pastizal los sitios relevados estaban distribuidos en las provincias de Entre Ríos, Santa Fe y Buenos Aires (Figura 2.2). Los sitios relevados en el bioma de bosque subtropical con matriz agrícola-ganadera estaban en los departamentos de Canindeyú, Caaguazú, Guairá, Alto Paraná y Caazapá en Paraguay, y los sitios en la matriz boscosa en la provincia de Misiones (Figura 2.3).

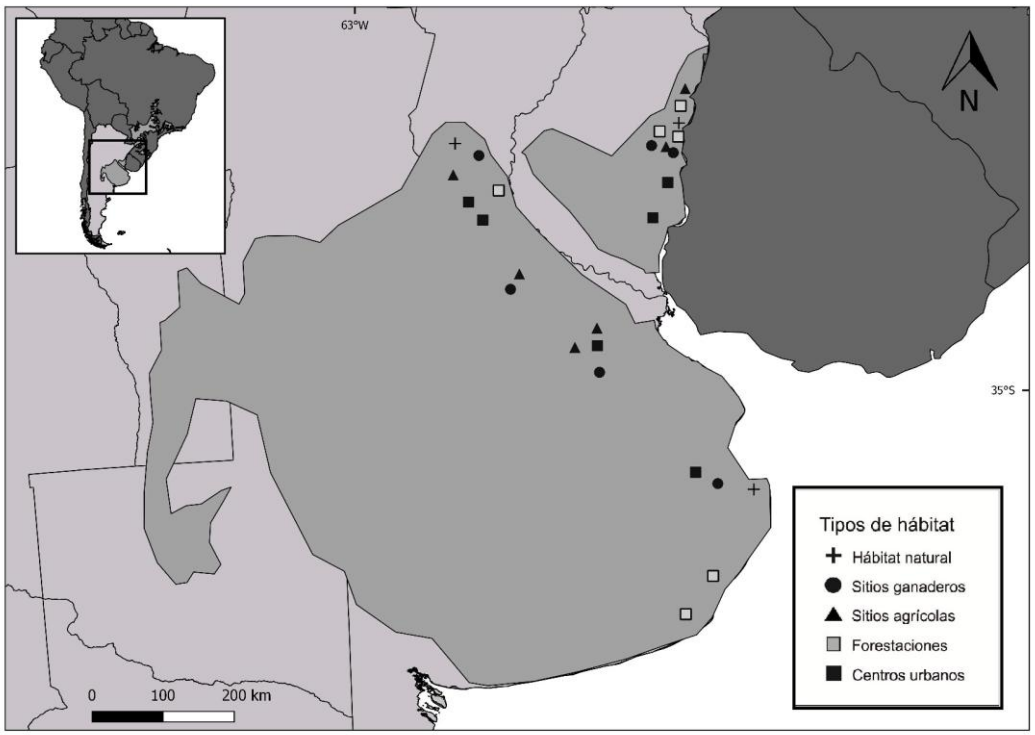

Figura 2.2: Ubicación de los 27 sitios de muestreo correspondientes a los distintos tipos de hábitats en el bioma de pastizal representado en la región Pampeana.

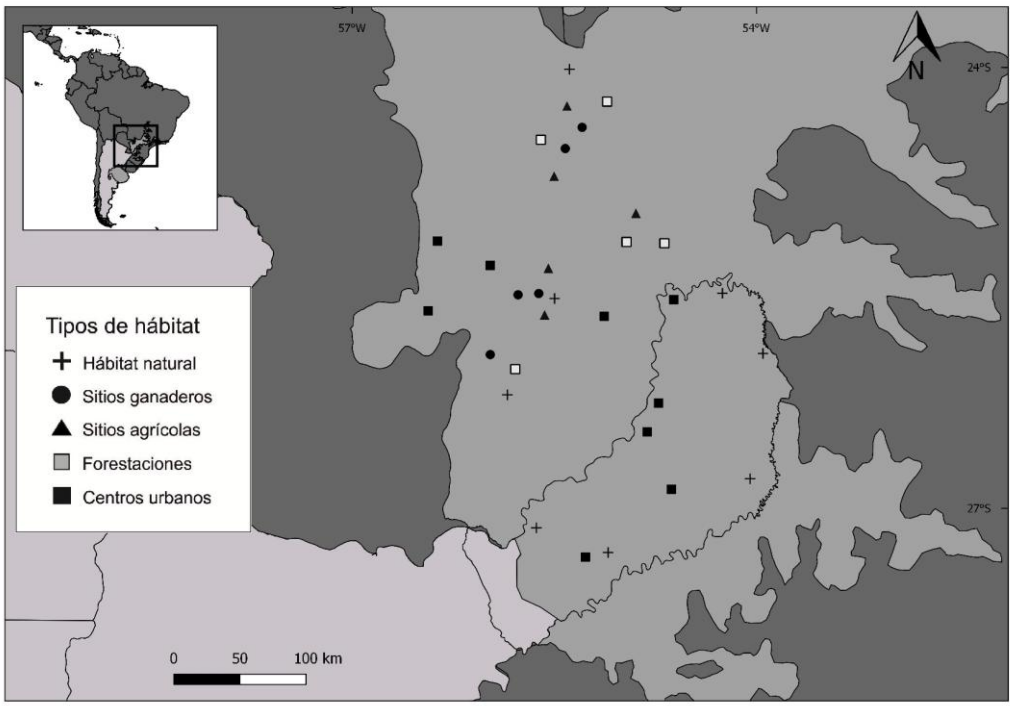

Figura 2.3: Ubicación de los 32 sitios de muestreo correspondientes a los distintos tipos de hábitats en el bioma de bosque subtropical representado en las regiones del BAAP en Paraguay y en Misiones.

2.2.3 Descripción de sitios y tipos de hábitats antrópicos

Los sitios fueron seleccionados según el porcentaje de superficie dominante del tipo de hábitat antrópico. Por ejemplo, si un campo estaba ocupado por más del 70% de su superficie con cultivos o rastrojo se lo consideró sitio agrícola. Además se priorizó la representación del uso de la tierra y no restringir las conclusiones a características particulares. Por ejemplo, se incluyeron cultivos de soja, maíz, trigo en los sitios agrícolas para no restringir las conclusiones a un solo tipo de cultivo y representar el uso agrícola. De forma similar, se incluyeron dos especies de árboles en las plantaciones forestales de diferente edad en ambos biomas.

Los sitios de uso ganadero (Figura 2.4) fueron definidos como áreas con más del 80% de superficie con pastizales semi-naturales y ganado vacuno (o signos de su presencia reciente, como estiércol y pisadas) con una presión de pastoreo moderada (0,4 a 0,7 animales/ha) y con una cobertura de árboles menor al 5%. Al igual que en los sitios de uso agrícola, los sitios ganaderos podían estar constituidos por varias parcelas separadas con alambrado, siempre y cuando el uso fuera ganadero. Los sitios ganaderos en promedio tuvieron una superficie de 40 hectáreas y estuvieron constituidos principalmente por pastizales semi-naturales cortos y medianamente largos, con pocas cabezas de ganado.

Figura 2.4: Fotografías de sitios ganaderos en los biomas de bosque subtropical (izquierda) y pastizal (derecha).

Se consideró sitio de uso agrícola (Figura 2.5) aquel que poseía más del 70% de la superficie cubierta con los cultivos más frecuentes de la región (soja, trigo y maíz), ya sea en pie o en rastrojo. En un mismo sitio podía haber distintos tipos de cultivos maduros y zonas aradas, recientemente sembradas o con rastrojo. A su vez, el sitio también podía tener varias parcelas divididas con alambrado, pero siempre y cuando todas se hallaran bajo uso agrícola. Solamente en el bioma de pastizal se incluyeron cultivos de trigo. En el bioma de bosque en general los cultivos fueron de soja.

Figura 2.5: Fotografías de sitios agrícolas en los biomas de bosque subtropical (izquierda, rastrojo de soja) y pastizal (derecha, cultivo de trigo).

Los sitios de uso forestal (Figura 2.6) se definieron como áreas cubiertas con más de 80% con plantación de árboles que se utilicen para la producción comercial de madera o pulpa (principalmente Eucalipto y en algunos casos Pino) con una edad mayor a 5 años para garantizar el cierre de la canopia. Un mismo sitio de muestreo incluyó varios rodales que podían tener diferentes edades y las calles entre rodales. En general, en ambos biomas, las plantaciones tenían manejos de poda y raleo, pero hubo algunos sitios con poco manejo y que presentaron estrato arbustivo.

Figura 2.6: Fotografías de forestaciones de *Eucalyptus grandis* en los biomas de bosque subtropical (izquierda) y pastizal (derecha).

Un sitio de uso urbano (referido como centro urbano, Figura 2.7) se definió como el área de una ciudad con más del 70% de la superficie impermeable debido a construcciones, veredas o asfalto. La densidad de construcciones es directamente proporcional al número de habitantes, por lo tanto se seleccionaron centros urbanos según el número de habitantes. Se eligieron ciudades de tamaño intermedio (entre 25.000 y 80.000 habs.) para evitar la influencia del tamaño en el ensamble de aves (Garaffa *et al.* 2009). Las ciudades seleccionadas tuvieron una superficie promedio de 800 ha (superficie mínima: 700 ha, superficie máxima: 1200 ha).

Figura 2.7: Fotografías de centros urbanos en los biomas de bosque subtropical (izquierda, Coronel Oviedo) y pastizal (derecha, Dolores).

En base a una búsqueda exhaustiva de información, se seleccionaron áreas protegidas representativas de cada bioma de la región Pampeana y del Bosque Atlantico en Paraguay y Misiones, ya sean privadas, municipales, provinciales o nacionales. Dentro de las áreas protegidas seleccionadas, los sitios de muestreo fueron áreas con una cobertura de pastizal o bosque subtropical mayor al 80% (Figura 2.8). En algunas áreas protegidas de pastizal había arbustos y pequeños árboles en las cercanías de los puntos de muestreo, no eran pastizales totalmente homogéneos.

Figura 2.8: Fotografías de hábitats naturales en los biomas de bosque subtropical (izquierda, Reserva Privada Ypetí) y pastizal (derecha, Reserva Natural Privada Federico Wildermuth).

2.2.4 Organismo focal

Se seleccionaron a las aves para realizar este estudio porque son abundantes, relativamente fáciles de relevar, su taxonomía es bien conocida y son sensibles a las alteraciones en la estructura de la vegetación (MacArthur 1972; Cody 1985) y las modificaciones humanas del hábitat (Stotz *et al.* 1996). Han sido frecuentemente utilizadas como organismo focal para evaluar el efecto de usos de la tierra en la diversidad taxonómica (Verhulst *et al.* 2004, Waltert *et al.* 2004). Además, son un buen modelo para estudiar diversidad funcional ya que presentan la gama más diversa de funciones ecológicas entre los vertebrados y son funcionales como vínculos móviles en la dinámica de los ecosistemas tanto naturales como los dominados por actividad humana (Sekercioglu 2006).

2.3 Muestreo de aves

Una unidad de análisis consistió en un conjunto de 10 puntos de observación de aves y muestreo de variables ambientales ubicados en un mismo sitio de muestreo. Para el muestreo de aves se utilizó el método de conteo por puntos y la metodología propuesta por Ralph *et al*. (1996) y Bibby *et al*. (1998). En cada sitio, los puntos de observación estuvieron separados entre sí 150 a 250 metros para evitar el solapamiento de las submuestras y el doble conteo de aves (Bibby *et al.* 1998). En algunos casos, por las características del área, se ubicaron grupos de puntos separados a más distancia (por ejemplo, distintos rodales en un mismo predio forestal). Para minimizar el efecto borde, los puntos fueron ubicados a por lo menos 100 metros del límite con otro tipo de hábitat, el cual podía pertenecer a otro uso de la tierra, o ser un camino, ruta o arroyo, etc. En los casos en los cuales el ambiente adyacente era del mismo uso de la tierra que el relevado (con un alambrado o hilera de árboles de separación), se permitió utilizar una distancia mínima de 50 m desde la separación de parcelas hasta los puntos. Se

utilizó una distancia mínima de 200 m desde el borde hasta los puntos si al lado del sitio de muestreo había una ruta asfaltada.

En los centros urbanos, los puntos de observación se ubicaron separados entre sí por 2 cuadras (típicamente 200 m), en intersecciones de calles y alejados como mínimo una cuadra de plazas o parques. En las áreas protegidas los puntos de observación fueron ubicados en áreas homogéneas de pastizal (Región Pampeana) o bosque (BAAP), utilizando senderos poco transitados o picadas para investigación.

Para aumentar la confiabilidad de la identificación de especies, los relevamientos de aves fueron realizados por dos observadores independientes entrenados, desde el amanecer hasta aproximadamente 4 horas después, en días soleados y de viento leve o moderado. Los muestreos se realizaron durante la primavera (septiembre, octubre y noviembre) de 2014 y 2015, en el bioma de pastizal y bosque subtropical, respectivamente. En cada punto de observación se registraron todas las aves vistas y oídas durante 5 minutos en un radio de 50 m. Las aves de paso que volaban por encima del área no fueron consideradas (Ralph *et al.* 1996, Bibby *et al.* 1998). Se grabaron los cantos durante ese tiempo para mejorar los registros. No se tuvieron en cuenta los cantos de aves provenientes por fuera del sitio de muestreo. Dado que el estudio es a gran escala, decidimos maximizar el número de puntos de observación por sobre el número de visitas y el tiempo de relevamiento (Koper y Schmiegelow 2006, Dormann *et al*. 2007). El proceso de identificación de aves culminó luego del trabajo de campo y con el análisis de un total de 590 grabaciones.

2.4. Estimación de variables ambientales

Se seleccionaron variables ambientales para caracterizar la estructura de la vegetación en cada tipo de hábitat. Estas variables fueron los porcentajes de cobertura de los principales estratos que conforman la vegetación: estrato arbóreo, definido como el estrato superior dominado por árboles maduros (mayores a 5 m

de altura); estrato arbustivo, dominado por arbustos o árboles jóvenes entre 50 cm y 5 m de altura; estrato herbáceo, compuesto por especies de baja altura (menor a 50 cm), normalmente no leñosas, aunque puede incluir arbustos y árboles en las primeras fases de crecimiento; el suelo, que puede estar desnudo, cubierto por broza o con especies de musgos y líquenes de menos de 10 cm de altura. También se midió la altura del estrato herbáceo. Además para los sitios agrícolas se midió el porcentaje de superficie cubierta por cultivo (soja, trigo o maíz) el cual fue considerado parte del estrato herbáceo, y el porcentaje de cobertura de suelo con rastrojo, el cual fue considerado parte de suelo con broza. Particularmente para los centros urbanos, se consideró valor cero a los porcentajes de cobertura de estrato herbáceo, arbustivo y suelo, debido a que fueron insignificantes, y se midieron los porcentajes de cobertura de estrato arbóreo y superficie impermeable.

En cada punto de observación, las variables de cobertura del estrato arbustivo, herbáceo, suelo, broza, y cultivo se midieron en el campo utilizando el método de Braun-Blanquet con tres cuadrantes de 1m x 1m en los sitios ganaderos, agrícolas, forestaciones y hábitats naturales. En las forestaciones se midió el porcentaje de cobertura de canopia utilizando tres fotografías en formato digital apuntando verticalmente al cielo (toma de angulación en nadir) a 1,5 m de altura con respecto al suelo (Vespa *et al.* 2014). La imagen color se transformó a blanco y negro de forma que el cielo fuera blanco y la canopia de color negro. La cobertura de la canopia se calculó como el porcentaje de la imagen ocupada por los pixeles de color negro. Para medir la cobertura de estrato arbóreo en los sitios pertenecientes a los otros usos de la tierra, se utilizó el mismo procedimiento pero con imágenes satelitales de Google Earth. Para cada imagen (un círculo de radio de 50 m con el punto de observación en el centro) se coloreó de color negro los árboles, y de color blanco el resto. De la misma manera se registró la cobertura impermeable en los sitios de uso urbano.

2.5 Selección de rasgos funcionales

Se seleccionaron 11 rasgos funcionales (y sus categorías) relacionados con la historia de vida de las especies y basados en estudios previos de diversidad funcional o de las respuestas al reemplazo del hábitat natural (Cofre *et al.* 2007, Feeley *et al.* 2007, Petchey *et al.* 2007, López-Lanús *et al.* 2008, Flynn *et al.* 2009, Vandewalle *et al.* 2010, Leveau 2013, Corbelli *et al.* 2015). Se consideraron rasgos ecológicos (por ejemplo, principal estrato de forrajeo, amplitud de uso de hábitat, sensibilidad al disturbio humano, distribución) y rasgos biológicos (por ejemplo, dieta principal, tamaño corporal, cantidad de huevos por postura) (Tabla 2.1 y Tabla C5.1, Anexo C). Estos rasgos fueron seleccionados porque son relevantes para entender cómo las especies de aves responden a los cambios ambientales (Luck *et al.* 2013). Todos los rasgos fueron categóricos y cada categoría fue binaria: se asignó 1 o 0 dependiendo si la especie presentaba o no esa categoría de rasgo. Por ejemplo, el rasgo dieta fue subdividido en tantas categorías como estados, para una especie que consume principalmente insectos y semillas, se le asignó 1 a esas categorías, y 0 al resto de las categorías. Todas las categorías de un mismo rasgo fueron mutuamente excluyentes (solo una de las categorías podía tener valor 1), excepto para los rasgos dieta, estrato de forrajeo y hábitat principal de anidamiento. La información para asignar las categorías de los rasgos fue extraída de Narosky *et al*. (2010), De la Peña (2013), Del Hoyo *et al*. (2016), BirdLife International (2018), De la Peña (2016) y López-Lanús *et al*. (2008).

Tabla 2.1: Rasgos funcionales de aves seleccionados y sus categorías.

Rasgo funcional	Categorías
DIETA	Frugívoro
	Granívoro
	Carnívoro
	Carroñero
	Herbívoro
	Insectívoro
	Otros invertebrados
	Omnívoro
	Nectarívoro
PRINCIPAL SUSTRATO DE FORRAJEO	Suelo
	Arbustos
	Árboles
	Aire
	Agua
	Varios
TAMAÑO CORPORAL	Menor a 100 gr
	100-500 gr
	Mayor a 500 gr
TAMAÑO DE PUESTA	Un huevo
	Dos o tres huevos
	Más de tres huevos
SITIO DE NIDIFICACIÓN	Suelo
	Agua
	Herbáceas
	Arbustos
	Árboles
	Cavidades naturales
	En nidos de otras especies
	Parásito de cría
	Varios
	Edificios o construcciones humanas

Tabla 2.1: Continuación.

Rasgo funcional	Categorías
ESTATUS MIGRATORIO	Residente
	Migrador A
	Migrador B
	Migrador C
NÚMERO DE HÁBITATS QUE PUEDE UTILIZAR	Uno a tres hábitats
	Más de tres hábitats
HÁBITAT PRINCIPAL	Bosque
	Arbustales
	Áreas rurales y poblados
	Áreas urbanas
	Humedales
	Pastizales
	No tiene
VULNERABILIDAD AL DISTURBIO ANTRÓPICO	Favorable
	Bajo
	Medio
	Alto
ABUNDANCIA	Común
	Frecuente
	Limitado
DISTRIBUCIÓN	Cosmopolita
	Neotropical
	Sudamérica
	Sur de Sudamérica

2.6 Análisis de datos general

Para los análisis se construyeron tres matrices de datos para cada área de estudio (bioma de pastizal, bioma de bosque con matriz agrícola-ganadera y bioma de bosque con matriz boscosa): (1) matriz de sitios y variables ambientales, (2): matriz de sitios y especies con sus respectivas abundancias, (3): matriz de especies y rasgos funcionales. Para construir la matriz (1), calculamos el valor promedio de los 10 puntos de observación para cada una de las siete variables ambientales en

cada sitio, obteniendo una matriz de sitios por variables ambientales con una dimensión de 27x7 para bioma de pastizal, 22x7 para bioma de bosque con matriz agrícola-ganadera y 10x7 para bioma de bosque con matriz boscosa. La matriz (2) fue construida sumando los datos de abundancia de las especies correspondientes a los 10 puntos de observación en cada sitio, obteniéndose una matriz de sitios por especies con 27x92 dimensiones en bioma de pastizal (porque se relevó un total de 92 especies), 22x151 en bioma de bosque con matriz agrícola-ganadera (Paraguay) y 20x146 en bioma de bosque con matriz boscosa (Misiones). Finalmente, la matriz (3) tuvo 92x55, 151x55 y 146x55 dimensiones en bioma pastizal, bioma bosque con matriz agrícola-ganadera y bioma bosque con matriz boscosa, respectivamente, porque todos los rasgos funcionales seleccionados sumaron un total de 55 categorías (Tabla 2.1).

Páginas 36 a 106 eliminadas a pedido del autor.

7. CONSIDERACIONES FINALES

Los cambios en la biodiversidad debido a las actividades humanas han sido más rápidos en los últimos 50 años que en cualquier otro tiempo de la historia. Una de las principales causas es la modificación de los hábitats por cambios en el uso de la tierra (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Debido a estas modificaciones y a la escasa extensión de las áreas protegidas, para contribuir a la conservación de la biodiversidad resulta fundamental primero comprender los mecanismos involucrados en la formación de ensambles en los hábitats generados por las actividades humanas. Hasta mi conocimiento, este es el primer estudio que compara la influencia de varios usos de la tierra en diferentes componentes y facetas de la diversidad y en biomas diferentes, aportando evidencias sobre los ensambles resultantes en los hábitats antrópicos dependiendo del conjunto regional de especies que responde. La motivación de realizar esta investigación fue por su originalidad y relevancia para generar resultados y conclusiones útiles para el ordenamiento territorial compatible con la conservación de las aves en particular y la biodiversidad en general en dos biomas altamente amenazados.

Nuestra principal predicción se cumplió: la influencia de los usos de la tierra en la diversidad dependió del bioma en el cual la actividad se desarrolla. Esta tesis presenta evidencia que la similitud ambiental entre el hábitat natural y los hábitats antrópicos determina la formación de ensambles en los ambientes dominados por las actividades humanas. Principalmente porque los resultados de la disimilitud taxonómica y funcional fueron consistentes entre si y con respecto a la disimilitud ambiental. Los resultados indicaron que los usos de la tierra que generan hábitats con estructura de la vegetación diferente a la del ambiente natural generan ensambles con mayores pérdidas en la diversidad nativa. La similitud ambiental y la influencia de cada uso dependen del bioma donde la actividad humana se desarrolla, ya que en el mecanismo de filtrado ambiental *sensu stricto* los hábitats antrópicos actúan como filtros ambientales que se imponen a conjuntos de especies con diferentes adaptaciones al ambiente. Además, los elementos del paisaje que aportan a su similitud con el ambiente

natural favorecen la permanencia de especies nativas con rasgos funcionales adaptados al hábitat natural, incluso en las urbanizaciones.

El estudio de la diversidad funcional permitió complementar la diversidad taxonómica. Explorando los rasgos funcionales podemos saber si potencialmente las especies pueden usar cada hábitat y profundizar en las causas de diferenciación entre ensambles de distintos tipos de hábitat. Por ejemplo, en el bioma de pastizal los centros urbanos parecen ser más contrastantes al hábitat natural que los sitios agrícolas respecto al ensamble de rasgos funcionales, y esa diferencia no es tan evidente respecto al ensamble de especies.

Por otro lado, la influencia diferencial de los usos de la tierra en la diversidad nativa según el bioma fue más evidente en los resultados de la diversidad beta que en los resultados de la diversidad alfa. Es decir que es fundamental considerar la identidad de las especies y rasgos funcionales de cada ensamble. Por ejemplo, los sitios ganaderos en el bioma de bosque presentaron una riqueza similar a las forestaciones, pero la composición de especies y rasgos de sus ensambles se diferenció más del ensamble nativo.

Esta tesis contribuye a la conservación y ordenamiento territorial a escala de bioma. Teniendo en cuenta tanto los resultados de diversidad taxonómica como de la diversidad funcional, al realizar la planificación del uso de la tierra a nivel nacional (e.g. otorgamiento de incentivos económicos para las distintas actividades productivas) dentro de las matrices antrópicas deberían evitarse las actividades que generen hábitats contrastantes con el ambiente natural del bioma donde se desarrollan, y por el contrario priorizar actividades humanas que generan hábitats más similares; por ejemplo, plantaciones forestales en bioma de bosque y no de pastizal. Los hábitats contrastantes representan ambientes más disturbados y por lo tanto pueden generar ensambles con alta redundancia funcional. Asegurar baja redundancia funcional es clave para el funcionamiento de ecosistemas y la resiliencia de los procesos ecosistémicos luego de la pérdida de especies a causa de los disturbios (Hooper *et al.* 2002, Bender *et al.* 2017). En un bioma de pastizal la ganadería y algunos tipos de agricultura influyen menos negativamente en el ensamble de aves y rasgos funcionales de ese bioma que otras actividades

humanas como las forestaciones. Por el contrario, en un bioma de bosque, las forestaciones pueden causar menores pérdidas de diversidad nativa que otros tipos de hábitat como la agricultura o ganadería. Además, la incorporación de elementos del paisaje que funcionen como corredores biológicos es clave para permitir la dispersión de algunas especies nativas hacia los hábitats antrópicos. Por otro lado, la existencia de áreas protegidas es fundamental para la conservación, ya que varias especies nativas y rasgos funcionales particulares solamente se encontraron en los hábitats naturales.

También se puede mejorar la aptitud de los hábitats antrópicos en cada bioma para que sean utilizados por la avifauna nativa. Las medidas tendientes a incrementar la aptitud de los hábitats antrópicos puede tener efectos positivos en la integridad de las comunidades y reducir los riesgos de extinción locales (Fahrig 1997). La incorporación de la diversidad funcional permitió entender con mayor profundidad la relación entre las especies y el ambiente en la formación de los ensambles en los hábitats antrópicos. De esa manera, se puede conocer cuáles son las características del ambiente que pueden ayudar a mejorar la aptitud de los hábitats para que sean utilizados por las aves nativas. Por ejemplo, incorporar parches de pastizal y calles abiertas entre rodales dentro de las forestaciones en el bioma de pastizal, intercalar cultivos agrícolas con corredores de forestaciones exóticas y nativas en el bioma de bosque, etc.

Esta tesis constituye un estudio a gran escala y por lo tanto enfatiza las generalidades y no las particularidades, lo que conlleva a ciertas limitaciones en las conclusiones. Muchos factores que probablemente influyen en las comunidades locales no se han podido considerar. Como por ejemplo, el entorno de paisaje de cada uno de los sitios (Codesido 2010). Por otro lado, los resultados reflejan la situación en los momentos de los muestreos y habría que estudiar qué ocurre, por ejemplo, luego de la cosecha de los cultivos o tala de forestaciones.

Durante el desarrollo de la tesis fueron surgiendo algunas preguntas que excedieron los alcances del estudio y plantean nuevos desafíos. Por ejemplo, en el bioma de pastizal las aves encontradas en los sitios ganaderos que poseen rasgos de nidificación asociados a los pastos o suelo, ¿utilizan los sitios ganaderos para

nidificar? En el bioma de bosque subtropical, las especies con requerimientos de bosque para su alimentación, ¿obtienen alimento en las forestaciones? ¿Cómo será la formación de ensambles de otros organismos en usos de la tierra desarrollados en otros biomas? ¿Cuáles son las variables ambientales que determinan la similitud de los hábitats de cada uso de la tierra en relación al bioma? Responder estas preguntas aportaría mayor conocimiento a los mecanismos de formación de ensambles, aumentaría el alcance de estos resultados, y se podría generar más evidencia para compatibilizar las actividades humanas y la conservación de la biodiversidad en pastizales, bosques subtropicales y otros ambientes.

La ecología es la ciencia que permite estudiar dónde, cómo y por qué los organismos están distribuidos de una forma y no de otra y de esa manera aportar información relevante para poder utilizar los productos del mundo natural de una forma sustentable. Sin embargo, la aplicación de medidas de manejo y conservación en los hábitats generados por las actividades humanas es un tema bastante complejo ya que involucra múltiples intereses económicos y políticos que exceden a la ecología. Desde ya la implementación de las medidas de conservación a escala regional es un problema porque involucra diferentes municipios, provincias e incluso países. Sin dudas el trabajo interdisciplinario y la comunicación de resultados de investigaciones de gran relevancia como los de esta tesis son algunas de las claves para el próximo desafío de demostrar que se pueden compatibilizar la eficiencia en la producción y la conservación de las comunidades nativas.

Páginas 111 a 142 eliminadas a pedido del autor.

Referencias bibliográficas

Aide, T.M., Zimmerman, J.K., Herrera, L., Rosario, M. & Serrano, M. (1995). Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. For. Ecol. Manage., 77, 77–86.

Allan, D.G., Harrison, J.A., Navarro, R.A., van Wilgen, B.W. & Thompson, M.W. (1997). The impact of commercial afforestation on bird populations in Mpumalanga province, South Africa - Insights from bird-atlas data. Biol. Conserv., 79, 173–185.

Allen, A.P. & O'Connor, R.J. (2000). Interactive effects of land use and other factors on regional bird distributions. J. Biogeogr., 27, 889–900.

Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., et al. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: A roadmap for the practicing ecologist. Ecol. Lett., 14, 19–28.

Anderson, M.J., Ellingsen, K.E. & McArdle, B.H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. Ecol. Lett., 9, 683–693.

Antongiovanni, M. & Metzger, J.P. (2005). Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. Biol. Conserv., 122, 441–451.

Askins, R.A., Chávez-Ramírez, F., Dale, B.C., Haas, C.A., Herkert, J.R., Knopf, F.L., et al. (2007). Conservation of grassland birds in North America: Understanding ecological processes in different regions. Ornithol. Monogr., 64, 1–46.

Atkinson, P.W., Fuller, R.J., Atkinson, J.A.V., Vickery, R.J., Atkinson, P.W., Fuller, R.J., et al. (2002). Large-scale patterns of summer and winter bird distribution in relation to farmland type in England and Wales. Ecography, 25, 466–480.

Azpiroz, A.B., Isacch, J.P., Dias, R.A., Di Giacomo, A.S., Fontana, C.S. & Palarea, C.M. (2012). Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. J. F. Ornithol., 83, 217–246.

Baldi, G., Guerschman, J.P. & Paruelo, J.M. (2006). Characterizing fragmentation in temperate South America grasslands. Agric. Ecosyst. Environ., 116, 197–208.

Baldi, G. & Paruelo, J.M. (2008). Land-use and land cover dynamics in South American Temperate Grasslands. Ecol. Soc., 13, 6.

Barbaro, L., Rossi, J.P., Vetillard, F., Nezan, J. &Jactel, H. (2007). The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: The role of landscape composition and structure. J. Biogeogr., 34, 652–664.

Barona, E., Ramankutty, N., Hyman, G. &Coomes, O.T. (2010). The role of pasture and soybean in deforestation of the Brazilian Amazon. Environ. Res. Lett., 5.

Baselga, A. & Orme, C.D.L. (2012). Betapart: An R package for the study of beta diversity. Methods Ecol. Evol., 3, 808–812.

Baskin, Y. (1998). Winners and losers in a changing world. Bioscience, 48, 788–792.

Belton, W. (1994). Aves do Rio Grande do Sul: distribuição e biologia. Editora Unisinos. São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brazil.

Bender, M.G., Leprieur, F., Mouillot, D., Kulbicki, M., Parravicini, V., Pie, M.R., et al. (2017). Isolation drives taxonomic and functional nestedness in tropical reef fish faunas. Ecography, 40, 425–435.

Bennett, A.F., Hinsley, S.A., Bellamy, P.E., Swetnam, R.D. & Mac Nally, R. (2004). Do regional gradients in land-use influence richness, composition and turnover of bird assemblages in small woods? Biol. Conserv., 119, 191–206.

Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? Trends Ecol. Evol., 18, 182–188.

Berthrong, S.T., Schadt, C.W., Piñeiro, G. & Jackson, R.B. (2009). Afforestation alters the composition of functional genes in soil and biogeochemical processes in South American grasslands. Appl. Environ. Microbiol., 75, 6240–6248.

Bibby, C., Jones, M. & Marsden, S. (1998). Expedition field techniques: bird surveys. Expedition Advisory Centre, Royal Geographical Society, London, UK.

BirdLife International. (2019). BirdLife International Data Zone. http://datazone.birdlife.org

Birkhofer, K., Gossner, M.M., Diekötter, T., Drees, C., Ferlian, O., Maraun, M., et al. (2017). Land-use type and intensity differentially filter traits in above- and below-ground arthropod communities. J. Anim. Ecol., 86, 511–520.

Di Bitetti, M.S., Placci, G. & Dietz, L.A. (2003). A biodiversity vision for the Upper Paraná Atlantic Forest ecoregion: Designing a biodiversity conservation landscape and setting priorities for conservation. Fundación Vida Silvestre Argentina, World Wildlife Fundation. Washington, D.C., USA.

Bregman, T.P., Lees, A.C., MacGregor, H.E.A., Darski, B., de Moura, N.G., Aleixo, A., et al. (2016). Using avian functional traits to assess the impact of land-cover change on ecosystem processes linked to resilience in tropical forests. Proc. R. Soc. B Biol. Sci., 283, 20161289.

Brockerhoff, E.G., Jactel, H., Parrotta, J.A., Quine, C.P. & Sayer, J. (2008). Plantation forests and biodiversity: Oxymoron or opportunity? Biodivers. Conserv., 17, 925–951.

Bryant, J.A., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A.J., Enquist, B.J. & Green, J.L. (2008). Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. Proc. Natl. Acad. Sci., 105, 11505–11511.

Bulla, L. & Bach, C. (1999). The impact caused by the introduction of a pine forest in the arthropod's fauna of a tropical savanna and its consequences. Trans. Ecol. Environ., 27.

Burkart, R. (2004). Las áreas protegidas de Argentina. La Situación Ambient. Argentina 2005, 399–431.

Buscardo, E., Smith, G.F., Kelly, D.L., Freitas, H., Iremonger, S., Mitchell, F.J.G., et al. (2008). The early effects of afforestation on biodiversity of grasslands in Ireland. Biodivers. Conserv., 17, 1057–1072.

Cabanne, G.S., Zurita, G.A., Seipke, S.H. & Bellocq, M.I. (2007). Range expansion, density and conservation of the Araucaria Tit-spinetail *Leptasthenura setaria* (Furnariidae) in Argentina: The role of araucaria *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) plantations. BirdConserv. Int., 17, 341–349.

Cabrera, A.L. (1971). Fitogeografía de la república Argentina. Bol. Soc. Argent. Bot, 14, 1–42.

Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. J. Appl. Ecol., 48, 1079–1087.

Cadotte, M.W. & Tucker, C.M. (2017). Should environmental filtering be abandoned? Trends Ecol. Evol., 32, 429–437.

Canavelli, S., Zaccagnini, M.E., Torresin, J., Calamari, N., Ducommun, P. & Capllonch, P. (2004). Monitoreo Extensivo de Aves en el Centro-Sur de Entre Ríos. Insugeo, 12, 349–362.

Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., et al. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature, 486, 59–67.

Carpenter, J.R. (1939). The Biome. Am. Midl. Nat., 21, 75–91.

Casanoves, F., Pla, L. & Di Rienzo, J.A. (2011). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Informe técnico 384. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE Turrialba, Costa Rica.

Casatti, L., Teresa, F.B., Zeni, J. de O., Ribeiro, M.D., Brejão, G.L. & Ceneviva-Bastos, M. (2015). More of the Same: High functional redundancy in stream fish assemblages from tropical agroecosystems. Environ. Manage., 55, 1300–1314.

Castellón, T.D. & Sieving, K.E. (2006). An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. Conserv. Biol., 20, 135–145.

Catterall, C.P., Cousin, J.A., Piper, S. & Johnson, G. (2010). Long-term dynamics of bird diversity in forest and suburb: Decay, turnover or homogenization? Divers. Distrib., 16, 559–570.

Chace, J.F. & Walsh, J.J. (2006). Urban effects on native avifauna: A review. In: Landscape and Urban Planning. pp. 46–69.

Clarke, K.R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Aust. J. Ecol., 18, 117–143.

Clavel, J., Julliard, R. & Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? Front. Ecol. Environ., 9, 222–228.

Cleary, D.F.R., Boyle, T.J.B., Setyawati, T., Anggraeni, C.D., Loon, E.E. Van, Menken, S.B.J., et al. (2007). Bird species and traits associated with logged and unlogged forest in Borneo. Ecol. Appl., 17, 1184–1197.

Cockle, K.L., Leonard, M.L. & Bodrati, A.A. (2005). Presence and abundance of birds in an Atlantic forest reserve and adjacent plantation of shade-grown yerba mate, in Paraguay. Biodivers. Conserv., 14, 3265–3288.

Codesido, M. (2010). Ensambles de aves en agroecosistemas de la provincia de Buenos Aires: su relación con los patrones de uso de la tierra y las características del paisaje. Buenos Aires, Argentina. Universidad de Buenos Aires.

Codesido, M. & Bilenca, D.N. (2011). Los pastizales y el servicio de soporte de la biodiversidad: Respuesta de la riqueza de aves terrestres a los usos de la tierra en la provincia de Buenos Aires. Pages 511-526 in P. Laterra, E. G. Jobbágy, and J. M. Paruelo, editors. Valoración de servicios ecosistémicos: Conceptos, herramientas y aplicaciones para el ordenamiento territorial. Ediciones INTA, Buenos Aires, Argentina.

Codesido, M. & Fraga, R.M. (2009). Distributions of threatened grassland passerines of Paraguay, Argentina, and Uruguay, with new locality records and notes on their natural history and habitat. Ornitol. Neotrop., 20, 585–595.

Codesido, M., González-Fischer, C. & Bilenca, D. (2011). Distributional changes of landbird species in agroecosystems of central Argentina. Condor, 113, 266–273.

Codesido, M., González-Fischer, C. & Bilenca, D. (2012). Agricultural land-use, avian nesting and rarity in the Pampas of central Argentina. Emu, 112, 46–54.

Codesido, M., González-Fischer, C.M. & Bilenca, D.N. (2013). Land bird assemblages in different agricultural landscapes: A case study in the pampas of central argentina (ensambles de aves terrestres en diferentes paisajes rurales: un estudio de caso en las Pampas del centro de Argentina). Condor, 115, 8–16.

Cody, M.L. (1985). Habitat selection in birds. Academic Press, New York, USA.

Cofre, H.L., Böhning-Gaese, K. & Marquet, P.A. (2007). Rarity in Chilean forest birds: Which ecological and life-history traits matter? Divers. Distrib., 13, 203–212.

Corbelli, J.M., Zurita, G.A., Filloy, J., Galvis, J.P., Vespa, N.I. & Bellocq, I. (2015). Integrating taxonomic, functional and phylogenetic beta diversities: Interactive effects with the biome and land use across taxa. PLoS One, 10, 1–17.

Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. Ecol. Monogr., 79, 109–126.

Croci, S., Butet, A. & Clergeau, P. (2008). Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits? Condor, 110, 223–240.

Czech, B., Krausman, P.R. & Devers, P.K. (2000). Economic Associations among Causes of Species Endangerment in the United States. Bioscience, 50, 593.

Daily, G.C., Ehrlich, P.R. & Sánchez-Azofeifa, G.A. (2001). Countryside biogeography: Use of human-dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. Ecol. Appl., 11, 1–13.

Dasmann, R.F. (1972). Towards a system for classifying natural regions of the world and their representation by national parks and reserves. Biol. Conserv., 4, 247–255.

de la Peña, M. R. (2013). Nidos y reproducción de las Aves Argentinas. Ediciones Biológica. Serie Naturaleza, Conservación y Sociedad N°8. Santa Fe, Argentina.

de la Peña, M. R. (2016). Aves argentinas: descripción, comportamiento, reproducción y distribución. Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino" (Nueva Serie) 20:1-620.

del Hoyo, J., A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, and E. de Juana. (2016). Handbook of the birds of the world alive. Lynx Edicions. Barcelona, Spain.

Derner, J.D., Lauenroth, W.K., Stapp, P. & Augustine, D.J. (2009). Livestock as ecosystem engineers for grassland bird habitat in the Western Great Plains of North America. Rangel. Ecol. Manag., 62, 111–118.

Díaz, D. & Tesón, N. (2001). Unidades de manejo forestal en los Departamentos Federación, Concordia y Colón, del Nordeste de Entre Ríos. EEA Concordia INTA. http://www.concordia.com.ar

Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends Ecol. Evol., 16, 646–655.

Di Giacomo, A. & Krapovickas, S. (2001). Afforestation threatens Argentina's grasslands. WorldBirdwatch, 23.

Diniz-Filho, J.A.F., Cianciaruso, M.V., Rangel, T.F. & Bini, L.M. (2011). Eigenvector estimation of phylogenetic and functional diversity. Funct. Ecol., 25, 735–744.

Donald, P.F. (2004). Biodiversity impacts of some agricultural commodity production systems. Conserv. Biol., 18, 17–38.

Donald, P.F., Gree, R.E. & Heath, M.F. (2001). Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. Proceedings. Biol. Sci., 268, 25–9.

Dormann, C.F., Schweiger, O., Augenstein, I., Bailey, D., Billeter, R., De Blust, G., et al. (2007). Effects of landscape structure and land-use intensity on similarity of plant and animal communities. Glob. Ecol. Biogeogr., 774–787.

Dunford, W. &Freemark, K. (2005). Matrix matters: Effects of surrounding land uses on forest birds near Ottawa, Canada. Landsc. Ecol., 20, 497–511.

Dunning, J.B., Borgella, R., Clements, K. & Meffe, G.K. (1995). Patch isolation, corridor effects, and colonization by a resident sparrow in a managed pine woodland. Conserv. Biol., 9, 542–550.

Faeth, S.H., Bang, C. & Saari, S. (2011). Urban biodiversity: Patterns and mechanisms. Ann. N. Y. Acad. Sci., 1223, 69–81.

Fahrig, L. (1997). Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. J. Wildl. Manage., 61, 603.

Farwig, N., Sajita, N. & Böhning-Gaese, K. (2008). Conservation value of forest plantations for bird communities in western Kenya. For. Ecol. Manage., 255, 3885–3892.

Feeley, K.J., Gillespie, T.W., Lebbin, D.J. & Walter, H.S. (2007). Species characteristics associated with extinction vulnerability and nestedness rankings of birds in tropical forest fragments. Anim. Conserv., 10, 493–501.

Filloy, J. & Bellocq, M.I. (2007). Patterns of bird abundance along the agricultural gradient of the Pampean region. Agric. Ecosyst. Environ., 120, 291–298.

Filloy, J., Grosso, S. & Bellocq, M.I. (2015). Urbanization altered latitudinal patterns of bird diversity-environment relationships in the southern Neotropics. Urban Ecosyst., 18, 777–791.

Filloy, J., Zurita, G.A. & Bellocq, M.I. (2018). Bird diversity in urban ecosystems: The role of the biome and land use along urbanization gradients. Ecosystems, 22, 213–227.

Filloy, J., Zurita, G.A., Corbelli, J.M. & Bellocq, M.I. (2010). On the similarity among bird communities: Testing the influence of distance and land use. Acta Oecologica, 36, 333–338.

Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. Glob. Ecol. Biogeogr., 16, 265–280.

Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., et al. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. Ecol. Lett., 12, 22–33.

Foley, J.A., Defries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., et al. (2005). Global consequences of land use. Science 309, 570–574.

Fontana, C.S., Dotta, G., Marques, C.K., Repenning, M., Agne, C.E. & dos Santos, R.J. (2016). Conservation of grassland birds in South Brazil: a land management perspective. Nat. Conserv., 14, 83–87.

Fontana, C.S., Repenning, M. & Rovedder, C.E. (2009). Fauna terrestre: Aves. In: Biodiversidade dos campos do Planalto das Araucarias (ed. Boldrini, I.I.). Brasília, Brazil, pp. 159–207.

Forman, R.T.T. & Godron, M. (1981). Patches and structural components for a landscape ecology. Bioscience, 31, 733–740.

Fraga, R.M., Casañas, H. & Pugnali, G. (1998). Natural history and conservation of the endangered saffron-cowled blackbird *Xanthopsar flavus* in Argentina. Bird Conserv. Int., 8, 255–267.

Furlan, V., Cariola, L., García, D. & Hilgert, N. (2015). Caracterización de los sistemas agroforestales familiares y estrategias de uso del ambiente en el Bosque Atlántico Argentino. GaiaSci., 9.

Galindo Leal, C., and I. de Gusmão Câmara. (2003). The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook. Island Press, Washington, D.C., USA.

Garaffa, P.I., Filloy, J. & Bellocq, M.I. (2009). Bird community responses along urban-rural gradients: Does the size of the urbanized area matter? Landsc. Urban Plan., 90, 33–41.

Gascon, C., Lovejoy, T.E., Bierregaard, R.O., Malcolm, J.R., Stouffer, P.C., Vasconcelos, H.L., et al. (1999). Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. Biol. Conserv., 91, 223–229.

Germaine, S.S., Rosenstock, S.S., Schweinsburg, R.E. & Richardson, W.S. (1998). Relationships among breeding birds, habitat, and residential development in Greater Tucson, Arizona. Ecol. Appl., 8, 680–691.

Giberti, H.C.E. (1985). Historia económica de la ganadería argentina. Hyspamérica Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina.

Gibson, C.W.D., Hambler, C. & Brown, V.K. (1992). Changes in spider (Araneae) assemblages in relation to succession and grazing management. Br. Ecol. Soc., 29, 132–142.

Gillespie, T.W. (2002). Latitudinal extent and natural history characteristics of birds in Nicaragua. Glob. Ecol. Biogeogr., 11, 411–417.

Gillies, C.S. & Clair, C.C.S. (2010). Functional responses in habitat selection by tropical birds moving through fragmented forest. J. Appl. Ecol., 47, 182–190.

Giraudo, A.R. & Povedano, H. (2004). Avifauna de la región biogeográfica Paranaense o Atlántica Interior de Argentina: biodiversidad, estado del conocimiento y conservación. INSUGEO, Miscelánea, 12, 331–348.

Gómez-Cifuentes, A., Munevar, A., Gimenez, V.C., Gatti, M.G. & Zurita, G.A. (2017). Influence of land use on the taxonomic and functional diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Atlantic forest of Argentina. J. Insect Conserv., 21, 147–156.

Gower, J.C. (1971). A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. Biometrics, 27, 857.

Greenberg, R., Bichier, P. & Sterling, J. (1997). Bird populations in rustic and planted shade coffee plantations of eastern Chiapas, México. Biotropica, 29, 501–514.

Grime, J.P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature, 242, 344–347.

Grimm, N.B., Grove, J.M., Pickett, S.T.A. & Redman, C.L. (2008). Integrated approaches to long-term studies of urban ecological systems. In: Urban Ecology: An International Perspective on the Interaction Between Humans and Nature. pp. 123–141.

Groffman, P.M., Cadenasso, M.L., Cavender-Bares, J., Childers, D.L., Grimm, N.B., Grove, J.M., et al. (2017). Moving towards a new urban systems science. Ecosystems, 20, 38–43.

Gutzwiller, K.J. (2002). Applying landscape ecology in biological conservation: Principles, constraints, and prospects. In: Applying Landscape Ecology in Biological Conservation. pp. 481–495.

Haas, C.A. (1995). Dispersal and use of corridors by birds in wooded patches on an agricultural landscape. Conserv. Biol., 9, 845–854.

Haddad, N.M. & Tewksbury, J.J. (2005). Low-quality habitat corridors as movement conduits for two butterfly species. Ecol. Appl., 15, 250–257.

Haedo, J., Gioia, A., Aráoz, E., Paolini, L. & Malizia, A. (2017). Primary productivity in cities and their influence over subtropical bird assemblages. Urban For. Urban Green., 26, 57–64.

Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. Science, 131, 1292–1297.

Hausner, V.H., Yoccoz, N.G. &Ims, R.A. (2003). Selecting indicator traits for monitoring land use impacts: Birds in northern coastal birch forests. Ecol. Appl., 13, 999–1012.

Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D.J., Guégan, J., Kaufman, D.M., et al. (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. Ecology, 84, 3105–3117.

Heikkinen, R.K., Luoto, M., Virkkala, R. & Rainio, K. (2004). Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic. J. Appl. Ecol., 41, 824–835.

Henwood, W.D. (2010). Toward a strategy for the conservation and protection of the world's temperate grasslands. Univ. Nebraska Press, 20, 121–134.

Hill, J.K. & Hamer, K.C. (2004). Determining impacts of habitat modification on diversity of tropical forest fauna: The importance of spatial scale. J. Appl. Ecol.

Holz, S. &Placci, G. (2008). El desafío de la restauración de bosques en paisajes poblados: un enfoque multidisciplinar en Misiones, Argentina. Restauración bosques en América Lat. Editor. Mundi-Prensa México, Mex., 163–179.

Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., et al. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. Ecol. Monogr., 75, 3–35.

Hooper, D.U., Solan, M., Symstad, A., Díaz, S., Gessner, M.O., Buchmann, N., et al. (2002). Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. In: Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. pp. 195–208.

Hothorn, T., Bretz, F. & Westfall, P. (2008). Simultaneous inference in general parametric models. Biometrical J., 50, 346–363.

Huang, C., Kim, S., Altstatt, A., Townshend, J.R.G., Davis, P., Song, K., et al. (2007). Rapid loss of Paraguay's Atlantic forest and the status of protected areas — A Landsat assessment. Remote Sens. Environ., 106, 460–466.

Hughes, J.B., Daily, G.C. & Ehrlich, P.R. (2002). Conservation of tropical forest birds in countryside habitats. Ecol. Lett., 5, 121–129.

INBIO. (2008). Superficie Cultivada con Soja. República de Paraguay. http://www.inbio.org.py

Instituto Forestal Nacional. 2013. Programa de apoyo a las exportaciones paraguayas. Proyecto "Promoción de las plantaciones forestales". Informe Final. Instituto Forestal Nacional, Facultad de Ciencias Agrarias y Asociación Rural del Paraguay. San Lorenzo, Paraguay.

Isacch, J.P. & Martínez, M.M. (2001). Estacionalidad y relaciones con la estructura del hábitat de la comunidad de aves de pastizales de paja colorada (*Paspalum quadrifarium*) manejados con fuego en la provincia de Buenos Aires, Argentina. Ornitol. Neotrop., 12, 345–354.

Jaccard, P. (1912). The Distribution of the Flora in the Alpine Zone. New Phytol., 11, 37–50.

Jobbágy, E.G. & Jackson, R.B. (2004). Groundwater use and salinization with grassland afforestration. Glob. Chang. Biol., 10, 1299–1312.

Jobbágy, E.G., Vasallo, M., Farley, K.A., Piñeiro, G., Garbulsky, M.F., Nosetto, M.D., et al. (2006). Forestación en pastizales: hacia una visión integral de sus oportunidades y costos ecológicos. Agrociencia, 10, 109–124.

Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F. & Couvet, D. (2006). Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. Ecol. Lett., 9, 1237–1244.

Kark, S., Iwaniuk, A., Schalimtzek, A. & Banker, E. (2007). Living in the city: Can anyone become an "urban exploiter"? J. Biogeogr., 34, 638–651.

Karp, D.S., Rominger, A.J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P.R. & Daily, G.C. (2012). Intensive agriculture erodes β-diversity at large scales. Ecol. Lett., 15, 963–970.

Khimoun, A., Eraud, C., Ollivier, A., Arnoux, E., Rocheteau, V., Bely, M., et al. (2016). Habitat specialization predicts genetic response to fragmentation in tropical birds. Mol. Ecol., 25, 3831–3844.

Kindt, R. & Coe, R. (2005). Tree diversity analysis: a manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. World Agro. World Agroforestry Centre, Nairobi, Kenia.

Koper, N. & Schmiegelow, F.K.K. (2006). A multi-scaled analysis of avian response to habitat amount and fragmentation in the Canadian dry mixed-grass prairie. Landsc. Ecol., 21, 1045.

Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S. & Levine, J.M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. Funct. Ecol., 29, 592–599.

Krügel, M.M. & dos Anjos, L. (2000). Bird communities in forest remnants in the city of Maringá, Paraná state, Southern Brazil. Neotrop. Ornithol. Soc., 11, 315–330.

Laliberté, E. & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology, 91, 299–305.

Landi, M., Oesterheld, M. &Deregibus, V.A. (1987). Manual de especies forrajeras de los pastizales naturales de Entre Ríos.

Lart-Maayp. (2004). Estimación de áreas y distribución de las diferentes clases de cobertura de suelo durante el período inverno-primaveral para la provincia de Buenos Aires. http://www.agro.uba.ar/users/lart/estimacionesagricolas

Lawton, J.H., Bignell, D.E., Bolton, B., Bloemers, G.F., Eggleton, P., M, H.P., et al. (1998). Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. Nature, 391, 72–76.

Lawton, J.H. & Brown, V.K. (1994). Redundancy in ecosystems. In: Biodiversity and Ecosystem Function. pp. 255–270.

Legendre, P., and L. Legendre. (2012). Numerical ecology. Developments in Environmental Modelling, Volume 24. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

Leveau, L.M. (2013). Bird traits in urban–rural gradients: how many functional groups are there? J. Ornithol., 154, 655–662.

Leveau, L.M. & Leveau, C.M. (2004). Comunidades de aves en un gradiente urbano de la ciudad de Mar del Plata, Argentina. Hornero, 19, 13–21.

Lindenmayer, D.B., Cunningham, R.B., Donnelly, C.F., Nix, H. & Lindenmayer, B.D. (2002). Effects of forest fragmentation on bird assemblages in a novel landscape context. Ecol. Monogr., 72, 1–18.

Lipsey, M.K. & Hockey, P.A.R. (2010). Do ecological networks in South African commercial forests benefit grassland birds? A case study of a pine plantation in KwaZulu-Natal. Agric. Ecosyst. Environ., 137, 133–142.

Lizée, M.H., Mauffrey, J.F., Tatoni, T. & Deschamps-Cottin, M. (2011). Monitoring urban environments on the basis of biological traits. Ecol. Indic., 11, 353–361.

López-Lanús, B., P. Grilli, A. S. Di Giacomo, E. E. Coconier, y R. Banchs. (2008). Categorización de las aves de la Argentina según su estado de conservación. Informe. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata y Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires, Argentina.

Loyn, R.H., McNabb, E.G., Macak, P. & Noble, P. (2007). Eucalypt plantations as habitat for birds on previously cleared farmland in south-eastern Australia. Biol. Conserv., 137, 533–548.

Luck, G.W., Carter, A. &Smallbone, L. (2013). Changes in bird functional diversity across multiple land uses: Interpretations of functional redundancy depend on functional group identity. PLoS One, 8, e63671.

Luck, G.W. & Daily, G.C. (2003). Tropical countryside bird assemblages: Richness, composition, and foraging differ by landscape context. Ecol. Appl., 13, 235–247.

Luck, G.W., Lavorel, S., Mcintyre, S. &Lumb, K. (2012). Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. J. Anim. Ecol., 81, 1065–1076.

MacArthur, R.H. (1972). Geographical Ecology. Princeton University Press, Princeton, New York, USA.

MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W. (1961). On bird species diversity. Ecology, 42, 594–598.

Machtans, C.S., Villard, M.A. & Hannon, S.J. (1996). Use of riparian buffer strips as movement corridors by forest birds. Conserv. Biol., 10, 1366–1379.

Magurran, A.E. (2004). Measuring biological diversity. Blackwell, Oxford, UK.

Martin, T.G. & Possingham, H.P. (2005). Predicting the impact of livestock grazing on birds using foraging height data. J. Appl. Ecol., 42, 400–408.

Martínez-Crovetto, R. (1963). Esquema fitogeográfico de la provincia de Misiones (República Argentina). Bonplandia, 171–223.

Marzluff, J.M., Bowman, R. & Donnelly, R. (2001). A historical perspective on urban bird research: trends, terms, and approaches. In: Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World. pp. 1–17.

Marzluff, J.M., Gehlbach, F.R. & Manuwal, D.A. (1998). Urban environments: influences on avifauna and challenges for the avian conservationist. Avian Conserv. Res. Manag. Isl. Press. Washington, DC, 283–299.

Mayfield, M.M., Boni, M.F., Daily, G.C. & Ackerly, D. (2005). Species and functional diverssity of native and human-dominated plant communities. Ecology, 86, 2365–2372.

Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S. & Vesk, P.A. (2010). What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. Glob. Ecol. Biogeogr., 19, 423–431.

McIntyre, S. & Hobbs, R. (1999). A framework for conceptualizing human effects on lanfscapes and its relevance fo management and research models. Conserv. Biol., 13, 1282–1292.

McKinney, M.L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. Biol. Conserv., 127, 247–260.

McKinney, M.L. & Lockwood, J.L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. Trends Ecol. Evol., 14, 450–453.

Melo, A.S., Rangel, T.F.L.V.B. & Diniz-Filho, J.A.F. (2009). Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. Ecography (Cop.)., 32, 226–236.

De Mendiburu, F. (2014). Agricolae: statistical procedures for agricultural research. R Packag. version, 1.

Millennium Ecosystem Assessment. (2005). Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis. WorldReso. Washington, DC, USA.

Molinari, R.L. (1987). Biografía de la Pampa: 4 siglos de historia del campo argentino. Fundación Colombina V Centenario, Bs.As, Argentina.

Morris, D.W. & Heidinga, L. (1997). Balancing the Books on Biodiversity. Soc. Conserv. Biol., 11, 287–289.

Morrone, J.J. (2001). Biogeografía de América latina y el Caribe. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España

Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Bellwood, D.R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. Trends Ecol. Evol., 28, 167–177.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature, 403, 853–858.

Naeem, S. (1998). Species redundancy and ecosystem reliability. Conserv. Biol., 12, 39–45.

Narosky, S., D. Yzurieta, and H. Matarasso. (2010). Aves de Argentina y Uruguay: guía de identificación. Birds of Argentina & Uruguay: a field guide. Vazquez Mazzini. Buenos Aires, Argentina.

Nepstad, D.C., Stickler, C.M. & Almeida, O.T. (2006). Globalization of the amazon soy and beef industries: Opportunities for conservation. Conserv. Biol., 20, 1595–1603.

Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., et al. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. Nature, 520, 45–50.

Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L.L., Contu, S., Gray, C.L., Scharlemann, J.P.W.W., et al. (2016). Global patterns of terrestrial assemblage turnover within and among land uses. Ecography, 39, 1151–1163.

Newbold, T., Scharlemann, J.P.W., Butchart, S.H.M., Şekercioğlu, Ç.H., Joppa, L., Alkemade, R., et al. (2014). Functional traits, land-use change and the structure of present and future bird communities in tropical forests. Glob. Ecol. Biogeogr., 23, 1073–1084.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'hara, R.B., et al. (2016). vegan: community ecology package. R package version 2.0–7. 2013.

Olden, J.D., Poff, N.L.R., Douglas, M.R., Douglas, M.E. & Fausch, K.D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. Trends Ecol. Evol., 1, 18-24.

Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. (2000). Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. Biotropica, 32, 793–810.

Oliveira Hagen, E., Hagen, O., Ibáñez-Álamo, J.D., Petchey, O.L. & Evans, K.L. (2017). Impacts of urban areas and their characteristics on avian functional diversity. Front. Ecol. Evol., 5, 1–15.

Ortega-Álvarez, R. & MacGregor-Fors, I. (2009). Living in the big city: Effects of urban land-use on bird community structure, diversity, and composition. Landsc. Urban Plan., 90, 189–195.

Overbeck, G.E., Müller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V.D., Blanco, C.C., et al. (2007). Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst., 9, 101–116.

Pairo, P.E., Leveau, L.M. &Bellocq, M.I. (2017). Selección del hábitat de nidificación de la lechuza vizcachera (*Athene cunicularia*) en agroecosistemas de la Pampa Ondulada. Ecol. Austral, 27, 375–384.

Pauw, A. & Louw, K. (2012). Urbanization drives a reduction in functional diversity in a guild of nectar-feeding birds. Ecol. Soc., 17, 27.

Peh, K.S.H., Sodhi, N.S., de Jong, J., Sekercioglu, C.H., Yap, C.A.M. & Lim, S.L.H. (2006). Conservation value of degraded habitats for forest birds in southern Peninsular Malaysia. Divers. Distrib., 12, 572–581.

Perkins, A.J., Whittingham, M.J., Bradbury, R.B., Wilson, J.D., Morris, A.J. & Barnett, P.R. (2000). Habitat characteristics affecting use of lowland agricultural grassland by birds in winter. Biol. Conserv., 95, 279–294.

Petchey, O.L., Evans, K.L., Fishburn, I.S. & Gaston, K.J. (2007). Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. J. Anim. Ecol., 76, 977–985.

Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. Ecol. Lett., 5, 402–411.

Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2007). Dendrograms and measuring functional diversity. Oikos, 116, 1422–1426.

Petchey, O.L., Hector, A. & Gaston, K.J.G. (2004). How do different measures of Functional Diversity perform ? Ecology, 85, 847–857.

Peterjohn, B. & Sauer, J. (1999). Population status of North American grassland birds from the North American breeding bird survey. Stud. Avian. Biol., 19, 29-44

Peterjohn, B.G. (2003). Agricultural landscapes: can they support healthy bird populations as well as farm products? Auk, 120, 14–19.

Petit, L.J. & Petit, D.R. (2003). Evaluating the importance of human-modified lands for neotropical bird conservation. Conserv. Biol., 17, 687–694.

Petit, L.J., Petit, D.R., Christian, D.G. & Powell, H.D.W. (1999). Bird communities of natural and modified habitats in Panama. Ecography, 22, 292–304.

Phifer, C.C., Knowlton, J.L., Webster, C.R., Flaspohler, D.J. & Licata, J.A. (2017). Bird community responses to afforested eucalyptus plantations in the Argentine pampas. Biodivers. Conserv., 26, 3073–3101.

Phillips, H.R.P., Newbold, T. & Purvis, A. (2017). Land-use effects on local biodiversity in tropical forests vary between continents. Biodivers. Conserv., 26, 2251–2270.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S. & Sarkar, D. (2014). R Core Team. nlme: Linear and Nonlinear mixed effects models. R package version 3.1–117.

Podani, J. (1999). Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal characters. Taxon, 48, 331–340.

Pykälä, J. (2003). Effects of restoration with cattle grazing on plant species composition and richness of semi-natural grasslands. Biodivers. Conserv., 12, 2211–2226.

Qian, H. (2009). Global comparisons of beta diversity among mammals, birds, reptiles, and amphibians across spatial scales and taxonomic ranks. J. Syst. Evol., 47, 509–514.

R Core Team. (2018). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. https://www.r-project.org

Rakotoarisoa, J.-E. & Capparella, A.P. (2013). Forest-bird species assemblages in the lowland rainforest of Madagascar: The effects of forest fragmentation revisited. Open Conserv. Biol. J., 7, 27–41.

Ralph, C. J., G. R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martin, D. F. DeSante, B. Milá, C. John, R. Geoffrey, E. Thomas, and F. David. (1996). Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Albany, CA.

Renjifo, L.M. (2001). Effect of natural and anthropogenic landscape matrices on the abundance of subandean bird species. Ecol. Appl., 11, 14–31.

Ricketts. (2001). The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. Am. Nat., 158, 87.

Rosenberg, D.K., Noon, B.R. &Meslow, E.C. (1997). Biological corridors: Form, function, and efficacy. Bioscience, 47, 677–687.

Rosenfeld, J.S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. Oikos. 98:156–162.

Rosenzweig, M.L. (1995). Species diversity in space and time. Cambridge University Press. New York, USA.

Salgado-Negret, B. and H. Paz. (2015). Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos. La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones (B. Salgado-Negret, Editor). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, 12-35.

Santoandré, S. (2017). Formación de ensambles biológicos: Influencia del contexto regional en la diversidad taxonómica y funcional de hormigas durante el ciclo forestal. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina.

Sax, D., Brown, J., White, E. & Gaines, S. (2005). The dynamics of species invasions: insights into the mechanisms that limit species diversity. Species invasions insights into Ecol. Evol. Biogeogr., 447–466.

Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F. & Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. Ecol. Monogr., 80, 469–484.

Schmiegelow, F.K.A. (2008). Corridors, connectivity and biological conservation. In: managing and designing landscapes for conservation. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK, pp. 249–262.

Sekercioglu, C.H. (2002). Effects of forestry practices on vegetation structure and bird community of Kibale National Park, Uganda. Biol. Conserv., 107, 229–240.

Sekercioglu, C.H. (2006). Increasing awareness of avian ecological function. Trends Ecol. Evol., 21, 464–471.

Sekercioglu, C.H., Loarie, S.R., Oviedo Brenes, F., Ehrlich, P.R. & Daily, G.C. (2007). Persistence of forest birds in the Costa Rican agricultural countryside. Conserv. Biol., 21, 482–494.

Seress, G. & Liker, A. (2015). Habitat urbanization and its effects on birds. Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae, 61, 373–408.

Sieving, K.E., Willson, M.F. & De Santo, T.L. (1996). Habitat barriers to movement of understory birds in fragmented south-temperate rainforest. Auk, 113, 944–949.

Silva, C.P., Sepúlveda, R.D. & Barbosa, O. (2016). Nonrandom filtering effect on birds: species and guilds response to urbanization. Ecol. Evol., 6, 3711–3720.

Silveira, L. & Alonso, J. (2009). Runoff modifications due to the conversion of natural grasslands to forests in a large basin in Uruguay. Hydrol. Process., 23, 320–329.

Socolar, J.B., Gilroy, J.J., Kunin, W.E. & Edwards, D.P. (2016). How should beta-diversity inform biodiversity conservation? Trends Ecol. Evol., 31, 67–80.

Soininen, J., McDonald, R. & Hillebrand, H. (2007). The distance decay of similarity in ecological communities. Ecography, 30, 3–12.

Sorensen, T. (1948). A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. Det. Kong. Danske Vidensk, Selesk Biol. Skr, 5, 1–34.

Soriano, A., León, R.J.C., Sala, O.E., Lavado, R.S., Deregibus, V.A., Cauhepe, M.A., et al. (1991). Río de la Plata Grasslands. Pages 367-407 in R. T. Coupland, editor. Natural grasslands: introduction and Western Hemisphere. Ecosystems of the World 8A. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

Stein, A., Gerstner, K. &Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. Ecol. Lett., 17, 866–880.

Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III, and D. K. Moskovits. 1996. Neotropical birds : ecology and conservation. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Stouffer, P.C. &Bierregaard, R.O. (1995). Use of amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. Ecology, 76, 2429–2445.

Swenson, N., Anglada-Cordero, P. & Barone, J.A. (2010). Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. Proc. R. Soc. B Biol. Sci., 9, 2290–2301.

Swenson, N.G. (2011). Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. PLoSOne, 6, e21264.

Tabarelli, M., Aguiar, A.V., Ribeiro, M.C. & Metzger, J.P. (2010). Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. Biol. Conserv., 143, 2328–2340.

Taylor, J.J., Lepczyk, C.A. & Brown, D.G. (2016). Patch and matrix level influences on forest birds at the rural–urban interface. Landsc. Ecol., 31, 1005–1020.

Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. Oikos, 68, 571.

Temperton, V.M. (2004). Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice. Island Press, Washington, D.C., USA.

Tilman, D. (2001). Functional Diversity. In: Encyclopedia of Biodiversity. pp. 109–120.

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. Science, 277, 1300–1302.

Trisos, C.H., Petchey, O.L. & Tobias, J.A. (2014). Unraveling the interplay of community assembly processes acting on multiple niche axes across spatial scales. Am. Nat., 184, , 593–608.

Tscharntke, T., Sekercioglu, C.H., Dietsch, T. V., Sodhi, N.S., Hoehn, P. & Tylianakis, J.M. (2008). Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. Ecology, 89, 944–951.

Tubelis, D.P., Lindenmayer, D.B. & Cowling, A. (2004). Novel patch-matrix interactions: Patch width influences matrix use by birds. Oikos, 107, 634–644.

Turner, M.G., Gardner, R.H. & O'Neill, R. V. (2001). Landscape ecology in theory and practice: pattern and process.

Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., et al. (2010). Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. Biodivers. Conserv., 19, 2921–2947.

Verhulst, J., Báldi, A. & Kleijn, D. (2004). Relationship between land-use intensity and species richness and abundance of birds in Hungary. Agric. Ecosyst. Environ., 104, 465–473.

Vespa, N.I., Zurita, G. & Bellocq, M.I. (2014). Functional responses to edge effects: Seed dispersal in the southern Atlantic forest, Argentina. For. Ecol. Manage., 328, 310–318.

Viglizzo, E. F., F. Lértora, A. J. Pordomingo, J. N. Bernardos, Z. E. Roberto, and H. Del Valle. (2001). Ecological lessons and applications from one century of low external-input farming in the pampas of Argentina. Agriculture, Ecosystems & Environment 83:65-81

Villegas, M. & Garitano-Zavala, Á. (2010). Bird community responses to different urban conditions in La Paz, Bolivia. Urban Ecosyst., 13, 375–391.

Villéger, S., Ramos Miranda, J., Flores Hernández, D. &Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. Ecol. Appl., 20, 1512–1522.

Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., et al. (2007). Let the concept of trait be functional! Oikos, 116, 882–892.

Volpato, G.H., Prado, V.M. & dos Anjos, L. (2010). What can tree plantations do for forest birds in fragmented forest landscapes? A case study in southern Brazil. For. Ecol. Manage., 260, 1156–1163.

WallisDeVries, M.F., Bakker, J.P. & Van Wieren, S. (1998). Grazing and conservation management. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands

Waltert, M., Mardiastuti, A. & Mühlenberg, M. (2004). Effects of land use on bird species richness in Sulawesi, Indonesia. Conserv. Biol., 18, 1339–1346.

Wang, Y., Xu, J., Chen, J., Wu, B. & Lu, Q. (2014). Influence of the habitat change for birds on community structure. Acta Ecol. Sin., 34, 1–6.

Weyland, F., Baudry, J. & Ghersa, C.M. (2014). Rolling Pampas agroecosystem: which landscape attributes are relevant for determining bird distributions? Rev. Chil. Hist. Nat., 1, 1–12.

Whittaker, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecol. Monogr., 30, 279–338.

Williams, N.S.G., Morgan, J.W., McDonnell, M.J. & Mccarthy, M.A. (2005). Plant traits and local extinctions in natural grasslands along an urban-rural gradient. J. Ecol., 93, 1203–1213.

Willig, M.R., Kaufman, D.M. & Stevens, R.D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis.Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst., 34, 273–309.

Willis, E.O. (2003). Birds of a eucaliptos woodlot in interior São Paulo. Brazilian J. Biol., 63, 141–158.

Wilson, J.D., Whittingham, M.J. & Bradbury, R.B. (2005). The management of crop structure: a general approach to reversing the impacts of agricultural intensification on birds? Ibis, 147, 453–463.

Zipperer, W.C., Sisinni, S.S., Pouyat, R.R. & Foresman, T.T. (1997). Urban tree cover: an ecological perspective. Urban Ecosyst., 1, 229–246.

Zurita, G.A. & Bellocq, M.I. (2007). Pérdida y fragmentación de la Selva Paranaense: Efectos sobre las aves rapaces diurnas. Hornero, 22, 141–147.

Zurita, G.A. & Bellocq, M.I. (2010). Spatial patterns of bird community similarity: Bird responses to landscape composition and configuration in the Atlantic forest. Landsc. Ecol., 25, 147–158.

Zurita, G.A. & Bellocq, M.I. (2012). Bird assemblages in anthropogenic habitats: Identifying a suitability gradient for native species in the Atlantic Forest. Biotropica, 44, 412–419.

Zurita, G.A., Rey, N., Varela, D.M., Villagra, M. & Bellocq, M.I. (2006). Conversion of the Atlantic Forest into native and exotic tree plantations: Effects on bird communities from the local and regional perspectives. For. Ecol. Manage., 235, 164–173.

Zuur, A., Ieno, E., Walker, N., Saveliev, A. & Smith, G. (2009). Mixed Effects Models and extensions in ecology with R. Springer. New York, USA.