

Efecto de la expansión e intensificación agrícola en las aves  
de las regiones pampeana y espinal: un análisis a múltiples escalas en función de los hábitos de nidificación



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales  
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

# Efecto de la expansión e intensificación agrícola en las aves de las regiones pampeana y espinal: un análisis a múltiples escalas en función de los hábitos de nidificación

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

**Laura María Solari**

Fecha de defensa 30 de septiembre 2019

Director de tesis: Dr. Gregorio I. Gavier-Pizarro  
Consejero de estudios: Dr. Rubén D. Quintana

**Lugar de trabajo:** Instituto de Recursos Biológicos (IRB), Centro de Investigación de Recursos Naturales (CIRN), Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA).

**Buenos Aires, mayo 2019**

## Resumen

La principal causa de pérdida de biodiversidad es el cambio de uso del suelo debido a la expansión e intensificación agrícola, que resulta en desaparición de hábitat natural y disminución de heterogeneidad espacial. Numerosas especies de aves han contraído su área de distribución debido a la expansión e intensificación agrícola, afectando negativamente importantes servicios ecosistémicos a la agricultura como el control de insectos plaga y la polinización. Cada especie o grupo de aves con similares requerimientos de hábitat durante el periodo reproductivo responde diferente a la estructura del paisaje agrícola, percibiendo la distribución del hábitat y la estructura del paisaje agrícola a una determinada escala o combinación de escalas espaciales. Un enfoque multiescala de análisis permite la detección de elementos del paisaje necesarios y la escala espacial adecuada en el manejo del agroecosistema que favorezca la diversidad de aves en sistemas productivos. Argentina ha experimentado un importante proceso de agriculturización que incluye la expansión sobre áreas naturales e intensificación en los lotes productivos resultando en paisajes agrícolas homogéneos e intensificados. El objetivo general de esta tesis es comprender cómo los cambios en la estructura del paisaje agrícola a múltiples escalas espaciales afectan a las aves en las ecorregiones Pampa y Espinal. Se desarrollaron tres capítulos que abarcan un gradiente de escalas espaciales, incluyendo el hábitat inmediato, la estructura del contexto de paisaje, subregiones ambientales-productivas, y niveles de procesos ecológicos, incluyendo la respuesta a la expansión e intensificación agrícola de la riqueza taxonómica y funcional de aves con diferentes hábitos de nidificación (aves que nidifican en el suelo y aves que nidifican en árboles y arbustos) y la selección de sitios de nidificación de una especie de ave insectívora en banquetas de caminos. La finalidad de este estudio es generar recomendaciones de manejo que permitan compatibilizar la conservación de diversidad de aves con la producción agrícola.

**Palabras claves:** diseño de paisajes multifuncionales, hábitat inmediato, estructura del contexto de paisaje, riqueza de aves con diferentes hábitos de nidificación, *Tyrannus savana*.

# **Agricultural expansion and intensification effect on birds of the ecoregions Pampa and Espinal: A multiple scale analysis based on nesting habits**

## **Abstract**

Land use change related to agricultural expansion and intensification is the main cause of biodiversity loss, because it results in habitat and spatial heterogeneity loss. Numerous species of birds have contracted their range due to agricultural expansion and intensification, negatively affecting important ecosystem services to agriculture such as pest control and pollination. Each species or group of birds with similar habitat requirements during breeding period respond to different landscape structure, perceiving the habitat distribution and landscape structure at a certain scale or combination of scales. A multi-scale analysis approach allows the detection of key landscape elements and the appropriate spatial scale for agroecosystem management to favor bird diversity. Argentina has experienced an important process of agricultural expansion over natural areas and intensification of crop fields resulting in intensified homogeneous agricultural landscapes. The main objective of this thesis is to understand how changes in the structure of the agricultural landscape at multiple spatial scales affects birds in the Pampas and Espinal ecoregions. Three chapters were developed covering a gradient of spatial scales, including the immediate habitat, the structure of the landscape context, productive sub-regions, and levels of ecological processes, including the response to agricultural expansion and intensification of taxonomic and functional bird's richness with different nesting habits (ground- and hedge-nesters) and nest site selection of an insectivorous bird on roadsides. The purpose of this study is to generate management recommendations to design agricultural landscapes that balance avian diversity conservation with agricultural production.

Key words: multifunctional landscapes design, immediate habitat, the structure of the landscape context, bird's richness with different nesting habits, *Tyrannus savanna*.

## Agradecimientos

Ante todo, a mi director de tesis Gregorio Gavier Pizarro, por ser un excelente guía durante todos estos años. Gracias por enseñarme a pensar y a escribir. Tu creatividad, conocimiento científico y buen trato permitió que esta tesis se encause en armonía y tome su rumbo.

A Maria Elena Zaccagnini, por abrirme las puertas al INTA, con tu energía y determinación me enseñaste que las grandes cosas se consiguen con esfuerzo y valentía.

A Yanina Sica y a Romina Suárez por ser mis grandes compañeras de tesis. Siempre entusiasmadas y dispuestas a pensar y resolver problemas, juntas pudimos enfrentar interminables problemas de GIS y estadística.

Al grupo biodiverso de INTA, Julieta Decarre, Andrea Goijman, Romina Suárez, Brenda Riera, Daniela González, Jimena Damonte, Belén Poliserpi, Laura Medero, Juan de Souza, Julie Brodeur, Noelia Calamari, Sonia Canavelli, Natalia Fracassi, Florencia D'Andrea, gracias por el apoyo y la energía linda.

A Daniela González, por tu inmensa ayuda para desarrollar ideas novedosas y principalmente en la digitalización de imágenes.

A Jaime Bernardos y Sebastián Dardanelli, siempre que los necesite estuvieron y contestaron todas mis preguntas.

A Santiago Bancharo, un genio de la programación que me ayudó a resolver enigmas GIS en programas *open source*.

A Diego Aquino, por su aporte fundamental en el análisis de riqueza funcional.

A los jurados, Juan Pablo Isacch, Sergio Zalba y Gerardo Cueto por su interés y excelentes contribuciones que mejoraron sustancialmente este manuscrito.

Al INTA, por darme el marco institucional para conectarme con el mundo científico y la oportunidad de hacer este posgrado. Y particularmente gracias al INTA de Paraná.

A todos los que ayudaron en el monitoreo regional de aves de INTA, un esfuerzo colectivo que resultó en datos invaluable para el desarrollo científico.

Al departamento de Geografía de la Universidad de Humboldt, Berlín. A Tobías Kuemmerle por tu amabilidad y dedicación, a Patrick Griffiths por el mapa excelente que hicimos juntos, a Christian Levers por la ayuda tan necesaria en los análisis estadísticos de BRT y a Pedro Leitao por el aporte en ecología de aves. Y especialmente a María Piquer-Rodríguez por su amistad y ayuda en Berlín.

A German Saigo por tu ayuda inconmensurable, estuviste en todas las salidas de campo y siempre atento e incansable a todas mis locuras entrerrianas. También a mis ayudantes de campo y laboratorio, Facundo, Bruno y Lena.

A Diego Tuero, por los aportes en la ecología reproductiva de la tijaleta.

A la Municipalidad de Cerrito y de Crespo en la provincia de Entre Ríos, dos ciudades entrerrianas que me brindaron ayuda y alojamiento en las salidas de campo.

A la familia Schmidt en la ciudad de Crespo, una familia entrerriana espectacular que estuvo siempre presente y dispuesta a ayudar, tanto contra los avatares del clima como haciendo asados increíbles.

A mi familia Solari y Paats, no me alcanza el espacio para nombrar a todos mis primos y tíos queridos donde todos son importantes en mi vida. A Silvia Solari por estar siempre presente. A Lucia, mi prima y amiga de la vida. Y a mi tío y padrino Fernando Solari, por las interminables y fructíferas charlas agronómicas.

A las estrellas que me cuidan desde el cielo Lucero, la gordita y mi abuela Lala.

A mis padres Jorge Emilio Solari y María de los Ángeles Paats, por ser incondicionales y apoyarme siempre.

A mis bellos y divertidos hermanos Sofia, Juana y Jorge.

A mi cuñado Andrés y mis hermosos sobrinos, Amadeo y Pedrito.

A mis hijos Gaspar y Rafael, que los amo con todo mi corazón y son mi guía en esta tierra.

Y especialmente a mi amor Juan Leonardo Toro, por darme energía en los momentos difíciles, principalmente en estos últimos años. Gracias por apoyarme en mi vida profesional e incentivarme a mejorar. Y por amarnos en el respeto y la libertad.

***Le dedico esta tesis  
a mi papá Jorge,  
a mi mamá María,  
a mis hijos Gaspar y Rafael  
y a mi amor Juan***

## Contenido

<b>Resumen</b> .....	<b>2</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>3</b>
<b>Agradecimientos</b> .....	<b>4</b>
<b>Tablas y figuras</b> .....	<b>9</b>
<b>Introducción general</b> .....	<b>13</b>
Expansión e intensificación agrícola: implicancias para la biodiversidad.....	13
Las aves y el proceso de agriculturización: su contribución a la sostenibilidad del paisaje agrícola.....	14
La respuesta multiescala de las aves a la estructura del paisaje .....	15
La estrategia reproductiva de las aves y la estructura del paisaje.....	18
Riqueza funcional y riqueza taxonómica de aves .....	20
Detección de umbrales de respuesta.....	21
La expansión e intensificación agrícola en Argentina: implicancias para las aves .....	22
El diseño de paisajes agrícolas sostenibles.....	25
Objetivos generales .....	26
<b>Capítulo 1: Estructura del paisaje agrícola y su efecto en la riqueza de aves con diferentes hábitos de nidificación en sistemas productivos de las regiones pampeana y espinal</b> .....	<b>28</b>
Resumen .....	28
Introducción .....	29
Metodología .....	34
Resultados.....	49
Discusión .....	61
<b>Capítulo 2: ¿Manejo a escala de hábitat inmediato o del contexto de paisaje? La importancia de los elementos del paisaje a diferentes escalas para favorecer la riqueza de aves con diferentes hábitos de nidificación en la provincia de Entre Ríos</b> .....	<b>68</b>
Resumen .....	68
Introducción .....	69
Metodología .....	73
Resultados.....	87
Discusión .....	98

<b>Capítulo 3: Las banquinas de caminos como hábitat reproductivo para tijereta (<i>Tyrannus savana</i>) en un gradiente de intensificación agrícola en la provincia de Entre Ríos .....</b>	<b>104</b>
Resumen .....	104
Introducción .....	105
Metodología .....	109
Resultados .....	121
Discusión .....	126
<b>Conclusiones generales .....</b>	<b>130</b>
Las aves perciben el paisaje agrícola a múltiples escalas espaciales en las regiones pampeana y espinal.....	131
La vegetación arbórea tiene un efecto opuesto en los dos grupos de aves evaluados .....	133
La heterogeneidad de coberturas en el contexto de paisaje aumenta la riqueza de aves .....	135
El hábitat inmediato es fundamental para las aves en los agroecosistemas .....	137
Limitaciones del trabajo .....	139
<b>Recomendaciones de manejo .....</b>	<b>140</b>
<b>Bibliografía.....</b>	<b>144</b>
<b>Anexos .....</b>	<b>167</b>

## Tablas y figuras

Figura 1.1: Área de estudio del capítulo 1 localizada en las regiones pampeana y espinal de Argentina.

Tabla 1.1: Rasgos de historia de vida para la identificación de los dos grupos de aves con estrategias reproductivas diferentes.

Figura 2.1: Área de estudio indicando en el mapa de cobertura del suelo de 2009 transectas de muestreo de aves y los 8 estratos productivos y las 4 subregiones ambientales-productivas.

Tabla 2.1: Número y área del 90% de los polígonos utilizados en la clasificación de imágenes satelitales Landsat TM/ETM+ para obtener el mapa de cobertura del suelo.

Tabla 3.1: Variables predictoras incluidas en los modelos estadísticos BRT para el análisis de toda el área de estudio y las subregiones.

Tabla 4.1: Valores promedio ( $\bar{x}$ ) y desvío estándar ( $de$ ) de la superficie y diversidad de coberturas en los *buffers* de 500 metros en torno a los puntos de muestreo de aves para cada estrato productivo del área de estudio.

Figura 3.1: Dendograma para la identificación de los dos grupos de aves con diferentes estrategia reproductiva.

Figura 4.1: Gráfico de la dependencia parcial de las variables influyentes en los modelos BRT en la riqueza funcional de especies de aves que nidifican en el suelo.

Figura 5.1: Gráfico de la dependencia parcial de las variables influyentes en los modelos BRT en la riqueza taxonómica de especies de aves que nidifican en el suelo.

Figura 6.1: Gráfico de la dependencia parcial de las variables influyentes en los modelos BRT en la riqueza funcional de especies de aves que nidifican en árboles y arbustos.

Figura 7.1: Gráfico de la dependencia parcial de las variables influyentes en los modelos BRT en la riqueza taxonómica de especies de aves que nidifican en árboles y arbustos.

Tabla 5.1: Porcentaje del efecto de las variables explicativas en cada modelo BRT y parámetros de su desempeño.

Figura 8.1: Gráfico de la dependencia parcial de las variables más influyentes en los modelos BRT en la riqueza de especies de aves que nidifican en árboles y arbustos en las tres subregiones.

Figura 9.1: Gráfico de la dependencia parcial de las variables más influyentes en los modelos BRT en la riqueza de especies de aves que nidifican en el suelo en las tres subregiones.

Figura 1.2: Área de estudio en la provincia de Entre Ríos y puntos de muestreo de aves sobre el mapa de coberturas del suelo del año 2009.

Tabla 1.2: Variables predictoras incluidas en los modelos estadísticos para determinar la importancia de la estructura del paisaje en el hábitat inmediato vs. el contexto del paisaje en la riqueza de especies que nidifican en el suelo y especies que nidifican en árboles y arbustos en la provincia de Entre Ríos.

Figura 2.2: Áreas circulares ilustrando las escalas de análisis de la estructura del paisaje en torno a los puntos de muestreo de aves del capítulo 2.

Tabla 2.2. Resultado de análisis de componentes principales para variables de configuración de la cobertura bosque en los *buffers* de 500 y 1000 metros.

Figura 3.2: Ejemplos de paisajes representando extremos del gradiente de fragmentación de la cobertura de bosque según el análisis de componentes principales.

Tabla 3.2: Estructura de los modelos GLM para la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo.

Tabla 4.2: Estructura de los modelos GLM para la riqueza taxonómica de aves que nidifican en árboles y arbustos.

Tabla 5.2: Modelos GLM para la riqueza taxonómica de especies que nidifican en el suelo donde se detallan los 3 modelos con  $\Delta AICc < 2$ .

Tabla 6.2: Coeficientes promedios de los 3 mejores modelos con  $\Delta AICc < 2$  para la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo.

Figura 4.2: Gráfico de los coeficientes promedio estandarizados de los 3 mejores modelos del GLM para la riqueza taxonómica de especies de aves que nidifican en el suelo.

Figura 5.2: Semivarianza de los residuos del modelo completo en función de la distancia entre pares de puntos.

Tabla 7.2: Importancia relativa de las variables predictoras y parámetros estimados del análisis BRT para la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo y aquellas que lo hacen en árboles y arbustos.

Figura 6.2: Gráfico de la dependencia parcial de las variables predictoras influyentes en los modelos de BRT para la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo.

Tabla 8.2: Modelos GLM para la riqueza taxonómica de especies que nidifican en árboles y arbustos donde solo un modelo tuvo  $\Delta AICc < 2$ .

Tabla 9.2: Coeficientes del mejor modelo GLM para la riqueza taxonómica de aves que nidifican en árboles y arbustos.

Figura 7.2: Gráfico de los coeficientes estandarizados del mejor modelo GLM para la riqueza taxonómica de especies que nidifican en árboles y arbustos.

Figura 8.2: Gráfico de la interacción entre la superficie de bordes arbóreo-arbustivo (250 m) y la superficie de bosque (1000 m) en el modelo GLM para la riqueza taxonómica de las aves que nidifican en árboles y arbustos.

Figura 9.2: Gráfico de la dependencia parcial de las variables predictoras influyentes en los modelos BRT para la riqueza taxonómica de aves que nidifican en árboles y arbustos.

Figura 1.3. Área de estudio para la evaluación de las banquinas de caminos como sitios de nidificación de *Tyrannus savana*.

Figura 2.3: Selección al azar de rutas en parcelas de 15 x 15 kilómetros.

Figura 3.3: Esquema del muestreo de la estructura de la vegetación en la banquina del camino y del censo de árboles, definido a partir de la ubicación del árbol focal.

Tabla 1.3: Variables explicativas incluidas en los modelos para evaluar la probabilidad de nidificación de *T. savana*.

Figura 4.3: Banquinas de caminos con y sin nido de *Tyrannus savana* en el centro-oeste de la provincia de Entre Ríos.

Tabla 2.3: Resultado de análisis de componentes principales para variables de configuración de la cobertura bosque en los *buffers* de 400 y 800 metros.

Tabla 3.3: Estructura de los modelos GLM para la probabilidad de nidificación de *T. savana* en banquinas de caminos.

Tabla 4.3: Resultado del promediado de los 3 mejores modelos GLM para el análisis de probabilidad de nidificación de *T. savana* en banquinas de caminos.

Figura 5.3: Semivarianza de los residuos del mejor modelo en función de la distancia entre pares de puntos.

Figura 6.3: Promedio del efecto de las variables explicativas de los 3 modelos seleccionados para el análisis de probabilidad de nidificación de *T. savana* en banquinas de caminos.

Tabla 5.3: Coeficientes promedios de los 3 mejores modelos GLM para la probabilidad de nidificación de *T. savana* en función de las variables predictoras.

Figura 7.3: Gráfico de la interacción entre la proporción de estrato arbóreo y la distancia al árbol más cercano en el modelo GLM para la probabilidad de nidificación de *T. savana*.

Figura 8.3: Gráfico de la interacción entre el área de cultivos anuales (800 m) y la diversidad de áreas naturales a y semi-naturales (250 m) en el modelo GLM para la probabilidad de nidificación de *T. savana*.

## Introducción general

### Expansión e intensificación agrícola: implicancias para la biodiversidad

La pérdida de biodiversidad es uno de los problemas ambientales más preocupantes, degradando la provisión de servicios ecosistémicos y afectando negativamente la resiliencia de agroecosistemas (Barnosky et al. 2011; Lindenmayer et al. 2012). La principal causa de pérdida de biodiversidad en las últimas décadas es el cambio de uso del suelo por la expansión agrícola (Tscharntke et al. 2005; GBO3 2010). Los agroecosistemas cubren alrededor del 12% de la superficie terrestre y la creciente demanda mundial de alimentos, forraje y bioenergía requerirá una ampliación de las áreas agrícolas afectando negativamente a muchos ecosistemas naturales (Tilman et al. 2001; Alexandratos & Bruinsma 2012; Power 2010). Este proceso de agriculturización implica cambios rápidos en el uso de la tierra para incrementar la producción de cultivos resultando en la degradación y desaparición de la vegetación natural y en la contaminación del ambiente (Young 2006; Lambin & Geist 2006).

El proceso de agriculturización incluye los procesos de expansión e intensificación agrícola (Young 2006). La expansión agrícola es el reemplazo de ambientes naturales y seminaturales (como pastizales y bosques) por sistemas de producción agropecuaria (P. ej. cultivos y pasturas) y produce pérdida y fragmentación de hábitat. La intensificación se refiere a prácticas de manejo más intensivas que degradan los ambientes ya transformados, incluyendo la pérdida de ambientes lineales no cultivados como bordes y/o banquinas de caminos por la consolidación de lotes, el drenaje de humedales, la producción de monocultivos, la falta de rotación de cultivos y la aplicación incorrecta de agroquímicos (Kuemmerle et al. 2013). Los cambios en la composición y configuración espacial de estos paisajes agrícolas implican pérdida de hábitat y de heterogeneidad ambiental a múltiples escalas espaciales y temporales (Benton et al. 2003).

Dentro de los agroecosistemas, la pérdida de hábitat y de heterogeneidad ambiental son la principal amenaza para la biodiversidad (Benton et al. 2003; Foley et al. 2005). La hipótesis de la heterogeneidad de hábitat propone que un incremento en el número de diferentes hábitats conllevarían a un incremento en la diversidad de especies (MacArthur & Wilson 1967). Hábitats estructuralmente complejos proveerían un mayor número de

nichos y variedad de formas de explotar los recursos que permitirían sostener una mayor diversidad de especies (Bazzaz 1975). Existe una correlación positiva entre la diversidad de especies y variables indicadoras de heterogeneidad de hábitat en el 85% de estudios que evalúan estas relaciones (Tews et al. 2004). En los agroecosistemas la heterogeneidad ambiental se expresa en la diversidad de cultivos, en la diversidad de ambientes naturales y la complejidad del patrón espacial del paisaje agrícola (Fahrig et al. 2011). Ecosistemas agrícolas que incorporen diferentes cultivos y ambientes naturales sostendrían mayor diversidad debido a la presencia de especies especialistas con diferentes preferencias de hábitat; por el contrario, la diversidad sería menor en sistemas dominados por un cultivo donde los ambientes naturales están fragmentados y con poca extensión espacial (un paisaje homogéneo), produciendo competencia entre especies generalistas y desaparición de especies especialistas de hábitat (Rosenzweig et al. 2001).

Existen numerosas evidencias que demuestran que la intensificación productiva del paisaje agrícola afecta negativamente a la biodiversidad y los servicios ecosistémicos asociados. Por ejemplo, en paisajes agrícolas homogéneos dominados por cultivos el control de plagas por enemigos naturales es 46% menor que en paisajes más complejos (Rusch et al. 2016). En EE. UU., Se estima que la conversión de ambientes naturales a cultivo anuales entre 2008 y 2013 ha provocado un descenso del 23% en la abundancia de abejas silvestres, reduciendo el servicio de polinización en un 39% en áreas de cultivo que dependen de polinizadores (Koh et al. 2015). Esta disminución en la provisión de servicios por insectos es esperable si consideramos que en paisajes agrícolas de Suiza se ha demostrado que más del 63% de las especies de artrópodos dependen de ambientes seminaturales para su supervivencia (Duelli & Obrist 2003).

Las aves y el proceso de agriculturización: su contribución a la sostenibilidad del paisaje agrícola

La intensificación y expansión agrícola modifica sustancialmente los ensambles de aves de los agroecosistemas (Benton et al. 2003; Sekercioglu 2017). Numerosas especies de aves han disminuido su densidad poblacional y contraído su área de distribución en agroecosistemas debido a la pérdida de ambientes naturales y efectos ecotoxicológicos (Fuller et al. 1995; Mineau & Mclaughlin 1996; Siriwardena et al. 1998; Chamberlain et al. 2000; Benton et al. 2003; Donald et al. 2006; Herzon et al. 2008). La abundancia de aves se redujo un 20% en áreas intensificadas en comparación con áreas menos

intensificadas, y la diferencia se explica por la mayor heterogeneidad espacial en las áreas menos intensificadas (Herzon et al. 2008). Por el contrario, las especies generalistas de hábitat se benefician en este tipo de ambientes homogéneos o disminuyen su abundancia en menor proporción que especies con requerimientos de hábitat acotados (Siriwardena et al. 1998; Sekercioglu 2017). Por ejemplo, algunas especies granívoras pueden aumentar sus poblaciones y causar serios problemas económicos en los cultivos (Linz et al. 2015).

Conservar las aves es fundamental para la agro-sostenibilidad debido a los múltiples roles benéficos que cumplen en la producción agropecuaria. Las aves aportan a servicios de aprovisionamiento como la caza de aves para alimentación, servicios de regulación al alimentarse de animales muertos y de plagas agrícolas y servicios culturales como la observación de aves (Sekercioglu 2006; Whelan et al. 2008). Así, el reemplazo de ambientes naturales por sistemas agrícolas simplificados resulta en comunidades de aves con una proporción de grupos funcionales alterada, afectando considerablemente las funciones ecológicas y los servicios ecosistémicos asociados (Sekercioglu 2017). Por ejemplo, la riqueza de aves insectívoras y omnívoras estuvo correlacionada positivamente con la disminución de artrópodos plaga en cafetales de Centroamérica (Philpott et al. 2009), en concordancia con estudios que han detectado un aumento en la densidad de insectos plaga al remover a las aves insectívoras (Tremblay et al. 2001; Mols & Visser 2002). Además, muchas especies granívoras consumen semillas de malezas presentes en los agroecosistemas reduciendo la competencia entre malezas y cultivos (Ndang'ang'a et al. 2013). En Argentina, la desaparición de ambientes naturales y semi-naturales en paisajes altamente transformados podrían tener un efecto negativo en la provisión del servicio de control de plagas brindado por aves (Gavier-Pizarro et al. 2012).

#### La respuesta multiescala de las aves a la estructura del paisaje

Cada especie o grupo de aves con similares requerimientos ecológicos percibe y responde a la distribución del hábitat y a la estructura del paisaje a una determinada escala o combinación de escalas (Opdam & Wiens 2002). Los patrones de uso del hábitat son una manifestación de las presiones evolutivas que influyen en la selección de los recursos para maximizar la supervivencia y el éxito reproductivo: y en las aves depende de sus atributos morfológicos (p. ej. tamaño corporal, sexo, edad, estatus social) y ecológicos (alimentación, período reproductiva, especificidad de hábitat, tasa de

movimiento, capacidad de dispersión) (Opdam & Wiens 2002, Rolando 2002; Holland et al. 2017, McGrath et al. 2017). La combinación de estos factores define como perciben las aves el entorno del paisaje y cuáles son las escalas espaciales relevantes.

En general, las aves tienen un área de acción principal denominada *core area* utilizada la mayor parte del tiempo y donde se encuentran los recursos básicos como el sitio de nidificación, refugio y fuentes de alimentos confiables; luego tienen un área de acción de mayor tamaño denominada *home range* la cual exploran en búsqueda de nuevas fuentes de alimento o refugio (Rolando 2002; Holland et al. 2017). Por ejemplo, para *Poephila cincta cincta*, un ave paseriforme y granívora de bosque de Australia, el área de acción donde se encuentra el 50% del tiempo fue de 10.6 hectáreas y el área donde se encuentra el 90% del tiempo fue de 50.8 hectáreas (Rechetelo et al. 2016). El éxito reproductivo de las aves de bosque en los agroecosistemas depende tanto del hábitat local como de la estructura del paisaje a mayor escala (Thompson 2007). A escala local, el nivel de ocultamiento del nido y la complejidad de la estructura de la vegetación son factores que influyen directamente en el éxito reproductivo de las aves al evitar la predación de nidos (Chalfoun & Martin 2009). A mayor escala, la fragmentación del hábitat genera un aumento del acceso de los depredadores generalistas por el aumento del efecto de borde (Donovan et al. 1997; Thompson 2007).

La escala de uso del hábitat varía temporalmente en relación al periodo reproductivo y con la estructura del paisaje. Durante el periodo reproductivo las aves tienen un *home range* relativamente más pequeño (Lenz et al. 2015; McGrath et al. 2017; Robinson et al. 2018). Por ejemplo, para el jote cabeza negra (*Coragyps atratus*) en el mes de febrero el *home range* fue de 50 km<sup>2</sup>, mientras que en el período de crianza de pichones se redujo a 15 km<sup>2</sup> (Holland et al. 2017). En cambio, las aves paseriformes en periodo reproductivo usualmente permanecen en un área de 1 hectárea aproximadamente donde buscan recursos para la nidificación y forrajeo (Morganti et al. 2017). En relación a la estructura del paisaje, las aves pueden ampliar su *home range* en paisajes agrícolas fragmentados, por ejemplo especies con hábitats restringidos incrementan el área ocupada en búsqueda de recursos (Rolando 2002).

La expansión e intensificación agrícola afectan a las aves tanto a escala local (disponibilidad de hábitat inmediato como elementos lineales con vegetación espontánea) como de paisaje (estructura del contexto de paisaje). A escala regional y de paisaje, el avance de la frontera agrícola genera un paisaje compuesto por una matriz agrícola que contiene parches de vegetación natural, donde la fragmentación de los ambientes

naturales disminuyen el éxito reproductivo y la viabilidad de las poblaciones de aves (Robinson & Wilcove 1994; Lloyd et al. 2005, Haddad et al. 2017). Sin embargo, algunos autores sostienen que el efecto de la composición espacial en los agroecosistemas cumple un rol principal en la respuesta de las aves relegando los efectos de la configuración (Fahrig 2013, Gil-Tena et al. 2015; Santana et al. 2017). La *Hipótesis de la disponibilidad de hábitat* postula que la biodiversidad en un punto de muestreo será explicada fundamentalmente por la cantidad de hábitat disponible alrededor en el contexto espacial (Fahrig 2013). Sin embargo ha sido fuertemente criticada por quienes proponen la *Hipótesis de la fragmentación per se*, la cual postula que la diversidad a escala del paisaje será un efecto emergente de los efectos sumados de tamaño y conectividad entre fragmentos individuales (Hanski 2015, Haddad et al. 2017). En definitiva, los argumentos sugieren que en realidad ambos aspectos de la estructura del paisaje son importantes y deben ser tenidos en cuenta. La cantidad de hábitat disponible tiene un peso mayor, pero cuando el porcentaje remanente disminuye bajo un umbral la configuración del paisaje es igual o más importante (Andrén 1994, Fahrig 2013, Haddad et al. 2017, Fletcher et al 2018).

A escala local, la presencia de pequeños relictos de vegetación natural, como bordes de cultivo y pequeños humedales favorecen la riqueza de especies en los agroecosistemas (Hinsley & Bellamy 2000; Haslem & Bennett 2008b; Douglas et al. 2009). Estos ambientes tienen un efecto estabilizador en las poblaciones de aves ya que son utilizados como conectores entre parches de vegetación natural y como sitios de alimentación y reproducción (Rosenberg et al. 1997; Woodhouse et al. 2005; Devictor & Jiguet 2007; Douglas et al. 2009; Vickery et al. 2009). Por último, la heterogeneidad de coberturas a gran escala y la superficie de áreas naturales en el hábitat inmediato están positivamente relacionadas con la riqueza y abundancia de aves (Mitchell et al. 2006; Herzon & O'Hara 2007; Haslem & Bennett 2008a).

La variabilidad en la escala espacial de la respuesta de las aves hace fundamental incluir múltiples escalas para comprender el efecto de la simplificación del paisaje agrícola en las poblaciones de aves (Wiens 1989; Brennan & Schnell 2007). El enfoque multiescala es particularmente importante ya que permite la detección de elementos del paisaje necesarios para las aves (Tews et al. 2004) y la escala espacial adecuada para su manejo generando paisajes que favorecen la biodiversidad en los agroecosistemas. Además, las características del hábitat a una escala local y en el contexto espacial a escala de paisaje pueden interactuar. Por ejemplo, el tipo de uso del suelo adyacente

en combinación a los elementos lineales con vegetación espontánea en el hábitat inmediato puede generar diferencias en la riqueza y composición de especies de aves (O'Connor & Shrubbs 1986; Hinsley & Bellamy 2000; Vickery et al. 2001). Existe una interacción entre la complejidad del paisaje y la longitud de los bordes de cultivo donde estos últimos favorecen la riqueza de aves en paisajes simplificados; en cambio, en paisajes más complejos el efecto local de la longitud de los bordes de cultivo se estabiliza porque la riqueza de aves es alta (Batáry et al. 2010).

En la presente tesis la estrategia de análisis multiescala está diseñada en base al conocimiento sobre el uso de hábitat que realizan las aves passeriformes de la región. Se considera una división principal entre hábitat inmediato y el contexto de paisaje que son evaluadas a diferente resolución espacial. El hábitat inmediato se define aquí como un espacio menor a 250 metros de radio (~20 ha) y representa el área principal de actividad donde el individuo pasa la mayor parte del tiempo y donde percibe el hábitat a una escala más fina y respondiendo a características del microhábitat (Rolando 2002; Holland et al. 2017). A escala de hábitat inmediato, se realizó un análisis detallado del espacio identificando pequeños elementos del paisaje (predominancia de árboles nativos o exóticos, superficie de banquetas de caminos y bordes de lotes discriminando el tipo de vegetación, áreas peridomésticas, árboles aislados, etc.) el cual será evaluado a campo y a partir de imágenes satelitales de alta resolución espacial.

La estructura del contexto de paisaje se analiza a diferentes escalas entre 400 y 1000 metros de radio en torno al punto de muestreo de aves dependiendo de la pregunta de investigación de cada capítulo de la presente tesis. El contexto del paisaje representa el área menos utilizada y más distante que el individuo percibe a escalas más amplias. El paisaje circundante a gran escala, áreas mayores al área de acción de muchas especies passeriformes, podría tener un efecto indirecto que condicione la permanencia de un ave y su sensibilidad a la estructura del paisaje agrícola (Boscolo & Metzger 2009). En el contexto de paisaje se analizó la composición y configuración espacial evaluando diferentes coberturas (cultivos anuales, bosque, pastizal y lotes en descanso, pasturas perennes, etc.) a partir de imágenes Landsat TM/ETM+.

La estrategia reproductiva de las aves y la estructura del paisaje

La historia de vida define los recursos que pueden ser utilizados provechosamente, con lo cual limita las escalas espaciales y temporales en donde los recursos pueden ser

explotados (Hansen & Urba 1992). Durante el periodo reproductivo las aves tienen acotadas áreas de acción (*home range*), es decir reducen su movilidad a los ambientes que necesitan para construir el nido y tener suficiente alimento para la crianza de los pichones. La estrategia reproductiva de las aves, más específicamente el sustrato donde coloca el nido, podría explicar en gran medida la respuesta de las aves a la estructura y el manejo del paisaje agrícola (Martin 1995; Tworek 2002; Söderström et al. 2003; Bas et al. 2009).

Las especies de aves de pastizal que nidifican en el suelo son afectadas negativamente por la intensificación agrícola y por la presencia de elementos arbóreos en el paisaje. La producción agrícola intensiva tiende a aumentar el área cultivada, en detrimento de pastizales naturales y áreas con vegetación espontánea, e incrementar el uso de maquinaria en los lotes de cultivo, ambas prácticas de manejo podrían afectar negativamente la riqueza y la abundancia de aves que nidifican y se alimentan en el suelo tanto en bordes de cultivo como en los lotes (Wretenberg et al. Bas et al. 2009, Eggers et al. 2011). Por otro lado, en los pastizales naturales transformados a la producción agrícola es común la introducción de elementos arbóreos de vegetación, generalmente especies exóticas, los que suelen ser evitados por especies que nidifican en el suelo (Ellison et al. 2013; Thompson et al. 2014). Las aves que nidifican en el suelo son más sensibles a la predación que aquellas especies que nidifican en árboles y arbustos (Martin 1995), y tanto la presencia de elementos del paisaje arbóreos (Ellison et al. 2013; Thompson et al. 2014) como la producción agrícola intensiva (Bas et al. 2009) incrementan la abundancia de depredadores generalistas (Thompson et al. 2014).

Las aves que nidifican en árboles, arbustos y bosque en los agroecosistemas son especialmente afectadas por la pérdida de la vegetación leñosa remanente y la reducción de área de bosque (Bas et al. 2009). Para las especies de aves terrestres de ambientes abiertos que nidifican en árboles y arbustos la presencia de pequeños elementos arbóreos insertos en la matriz agrícola aumenta su riqueza (Bas et al. 2009, Gil-Tena et al. 2015). Y además, para las especies que dependen de los bosques nativos, la conservación de grandes áreas de bosques nativos es crítica para la persistencia a largo plazo de todo el conjunto de este grupo de aves (Zurita y Belloq 2012, Muhamad 2013). Para ambos grupos de aves su riqueza se asocia positiva y fuertemente de elementos del paisaje arbóreos a diferentes escalas espaciales.

Como consecuencia, en paisajes agrícolas intensificados tanto las aves que nidifican en el suelo como aquellas que lo hacen en árboles y arbustos podrían ser afectadas

negativamente, aunque los factores relacionados a la estructura del paisaje que determinan su disminución serían diferentes. Para diseñar paisajes agrícolas que favorezcan a las aves en su conjunto es clave considerar los diferentes requerimientos de hábitat asociados a la estructura del paisaje y analizarlas por separado.

### Riqueza funcional y riqueza taxonómica de aves

La riqueza taxonómica de aves es un indicador positivo de la salud de la comunidad, donde las correlaciones entre las características de riqueza y estructura del paisaje representan relaciones de causa-efecto que definen la función de la comunidad y donde asumimos que la presencia de una especie de ave representa una población reproductora saludable con fuertes perspectivas de persistencia (Mitchell et al. 2006, Billeter et al. 2008). Recientemente, los estudios de biodiversidad se han centrado en enfoques más integradores que tienen en cuenta no solo la riqueza taxonómica de especies, sino también los rasgos de historia de vida de las especies en un intento por cuantificar la diversidad funcional de la comunidad (Villegger et al. 2008, Mouchet et al. 2010, Godet et al. 2016, Karadimou et al. 2016, Lee & Martin 2017, Lee & Carroll 2018). La cantidad de hábitat terrestre disponible es uno de los factores que mejor explica todos los índices de biodiversidad, tanto funcional como taxonómico, y esta influencia es mayor en la riqueza taxonómica que en la riqueza funcional (Godet et al. 2016).

Numerosos estudios sugieren que en paisajes agrícolas la riqueza taxonómica global y de algunos grupos de aves con similares estrategias de vida está declinando debido a la expansión e intensificación agrícola (Söderström et al. 2003, Billeter et al. 2008, Morelli 2013, Gil-Tena et al. 2015, Zellweger-Fischer et al. 2018). Una acción fundamental para aumentar la riqueza taxonómica de especies de aves terrestres en agroecosistemas es aumentar la proporción de hábitat semi-natural, en la mayoría de los paisajes agrícolas, la mayor contribución a la biodiversidad total proviene de los hábitats naturales y semi-naturales y está determinada por su área (Billeter et al. 2008, Zellweger-Fischer et al. 2018). En paisajes agrícolas del centro de Italia, áreas heterogéneas en cuanto a cultivos y áreas naturales tenían el doble de riqueza taxonómica de aves que áreas homogéneas (Morelli et al. 2013). La riqueza de aves de grupos con similares estrategias de vida, incluso aves adaptadas a los agroecosistemas, aumenta al incrementar el área de vegetación natural o semi-natural (Söderström et al. 2003, Moreira et al. 2005, Hamer et al. 2006, Wretenberg et al. 2010).

En los agroecosistemas, además de la riqueza y abundancia taxonómica de especies, también está disminuyendo la diversidad y riqueza funcional de aves (Sekercioglu 2012, Flynn et al. 2009, Landis 2016). Los índices de diversidad funcional cuantifican la diversidad de rasgos de historia de vida (morfológicos, fisiológicos y de comportamiento) representando las diversas funciones ecológicas posibles en la comunidad. La diversidad funcional mide la complementariedad entre los rasgos de vida de las especies, grandes diferencias entre especies representa mayor complementariedad de rasgos de vida. La riqueza taxonómica y la funcional están fuertemente asociadas cuando los rasgos de vida de las especies presentes en una comunidad son similares (Petchey y Gaston 2002). Se han informado patrones diferentes entre la respuesta diversidad taxonómica y la funcional (Devictor et al. 2010, Lee & Martin 2017, Murray et al. 2017), lo que sugiere que la diversidad funcional brinda información complementaria (Karadimou et al. 2016). Evaluar tanto la riqueza taxonómica como la funcional ayuda a mejorar nuestra comprensión de cómo la biodiversidad interactúa con los patrones espaciales del paisaje agrícola (Mouchet et al. 2010).

#### Detección de umbrales de respuesta

Los efectos del paisaje en la diversidad de aves pueden ser no lineales, es decir que la biodiversidad se mantenga constante a medida que varía la complejidad del paisaje hasta un umbral donde la biodiversidad cambia abruptamente (Concepción et al. 2008). La teoría predice que por debajo de umbrales críticos la influencia de la pérdida y fragmentación del hábitat influye en la ocupación de los parches de hábitat disminuyendo las tasas de colonización y aumentando las tasas de extinción local (With & King 1999; Betts et al. 2007). Es importante entonces desde un punto de vista de la conservación de la biodiversidad detectar y evitar que el sistema alcance el umbral crítico de transformación ya que implicaría la potencial extinción de múltiples especies, llegando a la etapa final en el proceso de pérdida de biodiversidad (Fahrig 2002).

La cobertura total de vegetación natural o semi-natural es el factor de mayor peso que determina la ocurrencia, abundancia y riqueza de especies dependientes de una determinada cobertura, para sostener poblaciones viables la cobertura de hábitat disponible debe ser mayor que el umbral de declinación de la especie (Radford et al. 2005; Pardini et al. 2010, Fahrig 2013). Sin embargo, al disminuir la cantidad de hábitat disponible, se suman los efectos negativos de la fragmentación y de la pérdida de hábitat,

entonces la respuesta ecológica es mayor que la esperada por la pérdida de hábitat únicamente (Andrén 1994, Swift & Hannon 2010, Fahrig 2012, Fletcher et al. 2018). Para encontrar umbrales de respuesta es necesario no presuponer una relación lineal y usar la metodología adecuada que permita detectarlos, como un trabajo realizado en Entre Ríos donde la abundancia de especies de aves de bosque disminuyó abruptamente cuando los paisajes tuvieron menos de 20-25% de cobertura de bosque (Calamari 2016). Esta tesis propone identificar los umbrales de cambio tanto de composición como configuración espacial de ambientes naturales o semi-naturales de declinación de diversidad de aves (riqueza taxonómica y funcional) lo que es relevante para dar recomendaciones más ajustadas y eficaces de diseños de paisajes agrícolas sustentables.

### La expansión e intensificación agrícola en Argentina: implicancias para las aves

Argentina ha experimentado un importante proceso de expansión e intensificación de la producción agropecuaria que ha resultado en la simplificación del paisaje en los últimos años debido principalmente a la expansión del cultivo de la soja (*Glycine max*) (Caviglia & Andrade 2010; Gavier-Pizarro et al. 2012; Piquer-Rodríguez et al. 2018). Por ejemplo, en la región pampeana el área cultivada con soja para el año 2000 alcanzó el 35% de la superficie cultivada y para el año 2008 alrededor del 55-60% (Caviglia & Andrade 2010). Las causas de esta expansión incluyen la aptitud de muchos de los biomas de nuestro país para este cultivo, los altos rendimientos y bajos costos de las variedades modificadas genéticamente y el aumento del precio de este “commodity” (particularmente entre 2000 y 2008) en el mercado internacional (Aizen et al. 2009).

El aumento en la superficie cultivada de soja en las regiones pampeana y espinal ha ido acompañado por pautas de manejo que han profundizado la intensificación del sistema homogenizando el paisaje agrícola (Aizen et al. 2009). La pérdida de ambientes naturales, de pasturas, de remanentes de bosques y la eliminación de elementos de hábitat lineales como bordes de cultivo vegetados son algunos de los efectos de la expansión del cultivo de soja (Paruelo et al. 2005; Baldi & Paruelo 2008; Oesterheld 2008; Gavier-Pizarro et al. 2012). En la región pampeana, las presiones de mercado han favorecido el cultivo de soja sobre campos tradicionalmente con producción ganadera generando una conversión de pasturas naturales y semi-naturales a cultivos (Oesterheld 2008) y el drenaje de zonas anegadizas para maximizar la producción ha determinado la eliminación de humedales de alto valor para la conservación de aves (Di Giacomo &

Krapovickas 2005, Brandolin et al. 2016). En la región espinal, el monte nativo ha sido reemplazado por una matriz agrícola intercalada con fragmentos de bosque y lotes ganaderos (Lewis et al. 2009; Calamari 2014). En ambas regiones, la rápida expansión de la soja transgénica ha generado un aumento sustancial en el uso de glifosato y otros agroquímicos con potenciales efectos tóxicos en el ser humano y en numerosas especies de plantas y animales (Antonioni et al. 2010; Brodeur et al. 2017).

En Argentina, los efectos de las modificaciones del hábitat del agroecosistema tanto a escala de hábitat inmediato como de estructura del paisaje en la diversidad de aves han sido menos estudiados que en otros países que han sufrido un proceso de expansión e intensificación agrícola, como en Europa. El reemplazo de los ambientes naturales por cultivos, como el bosque en el chaco y espinal y el pastizal en pampeana, y a menor escala la pérdida de remanentes de vegetación espontánea, disminuyen la heterogeneidad espacial del sistema afectando negativamente a la biodiversidad (Paruelo et al. 2005; Baldi & Paruelo 2008; Gasparri & Grau 2009; Aizen et al. 2009; Cerezo et al. 2011).

A escala de paisaje, la riqueza y densidad de numerosas especies de aves disminuyen a medida que la proporción de cultivos aumenta en la ecorregión Pampa (Fillooy & Bellocq 2007a; Codesido et al. 2008; Schrag et al. 2009; Zaccagnini et al. 2011; Cerezo et al. 2011; Gavier-Pizarro et al. 2012; Weyland et al. 2012; Goijman et al. 2015). Por ejemplo, la riqueza de especies de aves se correlaciona positivamente con la cobertura de la vegetación nativa y se correlaciona negativamente con el área bajo uso agrícola (Schrag et al. 2009), y además la ocupación de numerosas aves (e.g. *Sporophila ruficollis*, *Nothura maculosa*, *Drymornis bridgesii*) es afectada negativamente por el aumento en la superficie de soja (Goijman et al. 2015). Mientras muchas especies sensibles a la pérdida de hábitat han disminuido su densidad poblacional, otras más generalistas han aumentado o mantenido sus poblaciones (Fillooy & Bellocq 2007a; Gavier-Pizarro et al. 2012; Goijman et al. 2015; Bernardos 2016). Entre los años 2003 y 2011 en las regiones pampeana y espinal la ocupación de *S. superciliaris* y *S. albescens* ha disminuido notablemente y la ocupación de especies generalistas como *Z. capensis* y *F. rufus* se ha mantenido estable (Goijman et al. 2015). En cambio, la densidad poblacional de *Zenaida auriculata* (paloma torcaza) tuvo un incremento promedio del 370% entre los años 2003 y 2012 (Bernardos 2016).

La superficie de ambientes naturales y semi-naturales ofrece una medida de la extensión de hábitat inmediato disponible a escala local para las aves en estos

agroecosistemas. Su efecto positivo sobre la diversidad de aves ha sido observado previamente en Argentina (Di Giacomo & Lopez de Casenave 2010; Dardanelli et al. 2006; Schrag et al. 2009; Goijman 2014; Goijman & Zaccagnini 2008) y en otras partes del mundo (Hughes et al. 2002; Haslem & Bennett 2008; Morelli 2013). La presencia de elementos del paisaje lineales con vegetación y cuerpos de agua favorece la riqueza de aves (Goijman & Zaccagnini 2008; Solari & Zaccagnini 2009; Weyland et al. 2012; González et al. 2014). En la región pampeana, la complejidad del hábitat inmediato es el factor más importante que determina la riqueza de aves, complejidad definida por la presencia de árboles y cuerpos de agua (Weyland et al. 2012). En la provincia de Entre Ríos, la riqueza de aves insectívoras aumentó con la superficie de bordes arbustivo-arbóreos y con la heterogeneidad de ambientes naturales y semi-naturales (González et al. 2014).

Sin embargo, la mayoría de estos estudios realizados en la región pampeana estiman la cobertura de usos del suelo con datos relevados a campo, es decir que las inferencias son válidas en relación al hábitat inmediato, con un enfoque en la composición y configuración del paisaje (las áreas de los diferentes tipos de cobertura) y considerando muy raramente la configuración del hábitat en el contexto del paisaje (el arreglo espacial y distribución de los elementos) (Gavier-Pizarro et al. 2012; Zaccagnini et al. 2011; Codesido et al. 2008; Goijman et al. 2015). En la región pampeana, la composición de usos de la tierra tiene mayor importancia para las aves que la configuración del paisaje, siendo la proporción de pasturas y la heterogeneidad de coberturas los elementos que favorecen la riqueza y abundancia de especies (Cerezo et al. 2011). Otro estudio en región pampeana demuestra que la composición del paisaje (mayor superficie de parches de pastizales naturales) es esencial para la preservación de las aves rapaces que nidifican en el suelo; y también aumentar la diversidad del hábitat evaluada en términos de configuración del paisaje asegura que la mayoría de las especies de rapaces en el conjunto cumplan con sus requisitos ecológicos (Pedrana et al. 2008). En el sur de la región pampeana, la abundancia y riqueza de aves de pastizal fueron afectadas negativamente por la fragmentación, el tamaño del parche y la matriz forestal (Pettrelli et al. 2018). En el espinal, tanto la composición como la configuración del bosque nativo es determinante para la conservación de especies de aves de bosque (Calamari 2014). Es necesario profundizar en el conocimiento acerca de la importancia relativa de la composición y configuración espacial del hábitat para las aves, para diseñar

agroecosistemas que puedan favorecer el mantenimiento de la diversidad de aves y los servicios ecosistémicos que aportan.

### El diseño de paisajes agrícolas sostenibles

Para recuperar las funciones ecológicas que favorecen la sostenibilidad de los agroecosistemas es necesario diseñar paisajes para favorecer específicamente la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos (Landis 2017). Aumentar el valor de los agroecosistemas para la biodiversidad no necesariamente exige dejar de usar tecnologías agrícolas modernas, un enfoque ecológico de la agricultura puede reducir el uso de insumos derivados de combustibles fósiles, mantener la rentabilidad, contribuir al bienestar social y la calidad ambiental (McGranahan 2014). La agroecología enfatiza la interrelación de todos los componentes del agroecosistema y la compleja dinámica de los procesos ecológicos (Vandermeer 1995), es decir se enfoca en entender la relación entre la biodiversidad y la producción agrícola que conlleve a un mutuo beneficio. Implícita en la investigación agroecológica está la idea de que, al comprender estas relaciones y procesos ecológicos, los agroecosistemas pueden manipularse para mejorar la producción y producir de manera más sostenible, con menos impactos ambientales o sociales negativos y menos insumos externos (Gliessman & Tiftonell 2015).

La ecología del paisaje es una aproximación de análisis que aporta información para el diseño de paisajes agrícolas sustentables, por ejemplo, para sistemas agroecológicos. La ecología del paisaje analiza la interacción entre el patrón espacial y el proceso ecológico, es decir las causas y consecuencias de la heterogeneidad espacial a través de diferentes escalas (Turner 1989; Turner et al. 2001). Analizando y entendiendo la relación entre el patrón del paisaje agrícola y la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos es posible determinar las coberturas y configuraciones espaciales relevantes e identificar umbrales de respuesta. El objetivo del diseño de paisajes es desarrollar un esquema de asignación de tierras y configuración espacial óptima en un paisaje para satisfacer las diferentes demandas de producción, culturales o ecológicas (Waldhardt et al. 2010). El diseño de paisajes multifuncionales representan un desafío científico en la actualidad (Hatt et al. 2018) y los esfuerzos de investigación deben estar centrados en la capacidad de generar información útil para estudios de toma de decisiones y diseño de paisajes multifuncionales que ayuden a mantener o mejorar la sostenibilidad del sistema agrícola (McGranahan 2014; Waldhardt et al. 2010).

El problema de la asignación óptima de tierras se ha traducido en la discusión de dos opciones aparentemente contrapuestas: *land sparing* y *wildlife-friendly farming* (Green et al. 2005). El concepto *land sparing* consiste en áreas agrícolas homogéneas utilizadas intensivamente para maximizar el rendimiento de los cultivos y la creación por separado de reservas donde se conserva biodiversidad. En cambio, *wildlife-friendly farming* integra producción y conservación en paisajes más heterogéneos enfatizando la resiliencia y las interacciones ecológicas entre áreas cultivadas y no cultivadas. Sin embargo, una de las críticas más fuertes a este enfoque es que se centra en la producción de alimentos minimizando el daño para la biodiversidad sin incorporar nociones como tenencia de la tierra y seguridad alimentaria (Fischer et al. 2014). Nuevos enfoques sugieren que se necesitan grandes extensiones de hábitat natural y también de ambientes agrícolas heterogéneos para promover la conservación de la biodiversidad en agroecosistemas; ambas funcionan sinérgicamente y no son mutuamente excluyentes (Kremen 2015; Legras et al. 2018). En este contexto un enfoque multiescala y considerando la estructura completa del paisaje (composición y configuración) permitirá contribuir recomendaciones de manejo y diseño de paisajes tanto en esquemas de *land sparing* o *wildlife-friendly farming* o en esquemas combinados.

## Objetivos generales

El objetivo general de este trabajo es comprender cómo la estructura del paisaje agrícola a múltiples escalas espaciales, producto de un proceso de expansión e intensificación agrícola, afecta a las aves en las regiones pampeana y espinal. Esta tesis se desarrolló en tres capítulos que abarcan un gradiente de escalas espaciales (incluyendo el hábitat inmediato, el contexto del paisaje, subregiones ambientales-productivas y ecorregión) y niveles de procesos ecológicos relacionados a la estrategia reproductiva de las aves (incluyendo la respuesta a la expansión e intensificación agrícola de la riqueza funcional y taxonómica de aves con diferentes hábitos de nidificación y la selección de sitios de nidificación de una especie de ave en banquinas de caminos). La finalidad de este estudio es generar recomendaciones de manejo para el diseño o restauración de paisajes productivos que contribuyan a mitigar la pérdida de biodiversidad en sistemas de agricultura intensiva, y así contribuir a una agricultura sostenible.

En el *primer capítulo* se evaluó los patrones regionales del efecto de la estructura del paisaje, producto de la expansión e intensificación agrícola, en las regiones pampeana y

espinal en la riqueza de dos grupos de aves con diferentes hábitos de nidificación. Se analizó la relación de la riqueza taxonómica y funcional de especies que nidifican en el suelo y especies que nidifican en árboles y arbustos con la estructura del paisaje evaluando su respuesta a nivel regional y en subregiones ambientales-productivas (subregión Mesopotamia, subregión Pampa Ondulada y subregión Pampa Interior).

En el *segundo capítulo* se evaluó la respuesta de la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo y las que nidifican en árboles y arbustos en relación con el hábitat inmediato y el contexto del paisaje en la provincia de Entre Ríos (subregión ambiental-productiva Mesopotamia). En este análisis multiescala se incluyeron características del hábitat inmediato evaluando imágenes de alta resolución y también incluyendo dos escalas en el contexto del paisaje (500 y 1000 m). En este capítulo es de interés evaluar la importancia relativa del contexto del paisaje en relación al hábitat inmediato, y entender potenciales interacciones de factores entre las escalas analizadas, para determinar a qué escala es más eficiente implementar medidas de manejo y obtener recomendaciones de manejo que permitan mitigar los efectos negativos de la producción agrícola.

En el *tercer capítulo* se evaluó la importancia de los ambientes lineales con vegetación espontánea en un aspecto fundamental de la biología reproductiva de las aves, la elección del sitio de nidificación. El objetivo de este capítulo es evaluar el hábitat inmediato y la estructura del contexto de paisaje de las banquinas de caminos lindantes a lotes de cultivo para determinar su función como hábitat para la nidificación de aves en un gradiente de intensificación agrícola en el centro-oeste de la provincia de Entre Ríos.

# Capítulo 1: Estructura del paisaje agrícola y su efecto en la riqueza de aves con diferentes hábitos de nidificación en sistemas productivos de las regiones pampeana y espinal

---

## Resumen

La pérdida de biodiversidad debido a la expansión e intensificación agrícola es uno de los mayores problemas ambientales a nivel mundial. En las regiones pampeana y espinal de Argentina, el cambio en el uso de la tierra ha resultado en paisajes homogéneos intensificados que afectan negativamente a las comunidades de aves. El objetivo de este capítulo es evaluar el efecto de la estructura del paisaje en la riqueza taxonómica y funcional de aves que nidifican en el suelo y las que nidifican en árboles y arbustos a nivel regional, y luego se evaluó si la respuesta de las aves cambia en subregiones ambientales-productivas (Mesopotamia, Pampa Ondulada e Interior). Los datos de aves se obtuvieron del Monitoreo Regional de Aves (INTA), agrupando los datos de 2008 al 2010 en 2.672 puntos de muestreo. Se utilizó la técnica árboles de regresión potenciados (BRT) para modelar las relaciones entre la riqueza de aves y 17 variables predictoras que representaban la estructura del paisaje, la intensidad del uso de la tierra, la influencia antrópica y la variabilidad ambiental. Los índices de composición y configuración del paisaje se calcularon en *buffers* (500 m) a partir de un mapa de cobertura del suelo realizado con imágenes Landsat TM (30m). Se registraron 119 especies de aves, la mitad de ellas insectívoras y la otra mitad parcialmente insectívoras. Los patrones del paisaje resultantes de un proceso de expansión e intensificación agrícola determinan en gran medida la riqueza taxonómica y funcional de aves con diferente estrategia reproductiva. La riqueza taxonómica y funcional de aves que nidifican en árboles y arbustos se asoció positivamente a la cercanía de fragmentos de bosque (800-1000 m); por el contrario, la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo tendieron a evitarlos (300-500 m). La riqueza funcional de aves que nidifican en el suelo estuvo asociada negativamente a la intensificación agrícola. El estrato Pampa Interior Oeste tuvo la mayor riqueza de aves que nidifican en el suelo y el estrato Ñandubay la mayor riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos. En la subregión Pampa Ondulada la heterogeneidad de coberturas tuvo un efecto positivo en la riqueza funcional de aves que nidifican en árboles y arbustos y la presencia de pastizal en el hábitat local tuvo un efecto positivo en la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo.

## Introducción

La principal causa de pérdida de biodiversidad es la expansión e intensificación agrícola (Tscharntke et al. 2005; GBO3 2010) debido a la creciente demanda mundial de alimentos, forrajes y biocombustibles (Foley et al. 2011). Una parte sustancial de la superficie terrestre en la actualidad representa paisajes agrícolas, y tanto la expansión agrícola como la intensificación probablemente continuarán durante las próximas décadas (Alexandratos & Bruinsma 2012). Estos cambios en el uso del suelo afectan a la biodiversidad a través de la pérdida de hábitat (expansión agrícola) y la degradación del hábitat (intensificación agrícola) (Foley et al. 2005), transformando la estructura del paisaje, su composición y configuración espacial, determinando una pérdida de heterogeneidad a múltiples escalas espaciales (Benton et al. 2003). Es por ello que comprender el efecto que el cambio del uso de la tierra y la consecuente modificación en la estructura del paisaje del agroecosistema puede tener sobre la biodiversidad es clave para diseñar paisajes agrícolas que puedan equilibrar la producción y la conservación de la biodiversidad hacia una producción sostenible (Foley et al. 2011).

Las aves son reconocidas como un taxón importante para comprender los efectos de los cambios en el uso de la tierra relacionados con la agricultura porque se pueden monitorear fácilmente y son sensibles tanto a la expansión como a la intensificación agrícola (Gregory et al. 2005). Las aves están vinculadas a importantes funciones ecosistémicas, como la dispersión de semillas y la descomposición, como también a importantes servicios ecosistémicos siendo predadores de plagas de cultivos, polinizadores y dispersores de semillas (Sekercioglu 2006; Whelan et al. 2008). El cambio del uso del suelo en los agroecosistemas ha propiciado la declinación de las aves en el mundo (Benton et al. 2003), pero la mayoría de los estudios que evalúan las poblaciones de aves en relación con el cambio en la composición y configuración espacial se han llevado a cabo en Europa o América del Norte donde la agricultura ha sido estable recientemente. Por el contrario, estudios en áreas donde actualmente hay importantes cambios en el uso de la tierra son escasos.

La producción agrícola afecta la composición y configuración del paisaje, lo cual impacta negativamente en la riqueza taxonómica y la riqueza funcional de aves (Pidgeon et al. 2007; Wretenberg et al. 2010). La riqueza taxonómica de aves es un indicador

positivo de la salud de la comunidad (Mitchell et al. 2006, Billeter et al. 2008) y estudios de biodiversidad recientes se han centrado en enfoques integradores que también tienen en cuenta la diversidad funcional de la comunidad (Villegger et al. 2008, Mouchet et al. 2010, Godet 2016, Karadimou et al. 2016, Lee & Martin 2017, Lee & Carroll 2018). La extensión y diversidad de hábitat terrestre disponible en agroecosistemas es uno de los factores que mejor explica tanto la riqueza funcional como la taxonómica (Herzon & O'Hara 2007; Geiger et al. 2010; Gil-Tena et al. 2015, Godet 2016). La conectividad del paisaje por otro lado puede mitigar el efecto negativo de la pérdida de hábitat (Villard & Metzger 2014), y existen umbrales de respuesta en relación a la conectividad del paisaje donde la riqueza de aves cambia abruptamente (Betts et al. 2007; Concepción et al. 2007). Comprender la relación entre el cambio de uso del suelo, la composición y configuración del paisaje y la riqueza taxonómica y funcional de aves es importante para diseñar políticas de conservación y uso del suelo que conserven la biodiversidad en los agroecosistemas.

La respuesta de las aves a los cambios en la estructura del paisaje depende de sus requerimientos ecológicos (Söderström et al. 2003). Durante el período reproductivo las aves tienen áreas de acción acotadas y reducen su movilidad a los ambientes que necesitan para construir el nido y tener suficiente alimento para la crianza de los pichones. Las aves que nidifican en el suelo son más vulnerables a la predación que aquellas que lo hacen en vegetación arbórea (Martin 1995). En agroecosistemas, los elementos del paisaje arbóreos (Ellison et al. 2013; Thompson et al. 2014) y la producción agrícola intensiva (Bas et al. 2009) afectan negativamente la abundancia de aves que nidifican en el suelo posiblemente por el incremento de predadores generalistas en elementos arbóreos y áreas altamente intensificadas (Thompson et al. 2014). La abundancia de la mayoría de las especies de aves que nidifican en árboles, arbustos y bosque son especialmente afectadas por la pérdida de la vegetación leñosa remanente y la reducción del área de bosque (Bas et al. 2009). Como consecuencia, el tipo de cambio en la estructura del paisaje no afectará de la misma manera a especies que presenten distintas estrategias reproductivas.

La expansión e intensificación de la agricultura en las regiones pampeana y espinal, desde comienzos del siglo XX, se caracterizó por el reemplazo de los pastizales naturales y bosques nativos por cultivos y pasturas, modificando la estructura del paisaje y los patrones de uso de la tierra (Viglizzo et al. 2001; Paruelo et al. 2005). La región pampeana es una zona propicia para la producción de cultivos y ganado (Viglizzo et al. 2001) y luego de 100 años de uso agropecuario el pastizal original ha sido reemplazado

casi completamente (Baldi & Paruelo 2008). Asimismo, el espinal entrerriano sufrió una reducción dramática de los bosques nativos debido a la expansión agrícola, el pastoreo excesivo y la extracción selectiva de madera (Lewis et al. 2009; Calamari 2014). Estos cambios en el paisaje generan pérdida de hábitat y disminuyen la heterogeneidad del agroecosistema afectando negativamente a la biodiversidad (Paruelo et al. 2005; Baldi & Paruelo 2008; Gasparri & Grau 2009; Aizen et al. 2009; Cerezo et al. 2011).

La conversión de pastizales naturales y bosques nativos en cultivos y pasturas implantadas no fue un proceso homogéneo en las regiones pampeana y espinal. En la Pampa Ondulada la conversión ocurrió muy temprano, para el año 1910 más del 60% de las áreas naturales ya estaban transformadas y para el año 2001 solo el 10% no tenía uso agrícola (Viglizzo et al. 2001). En el otro extremo de la región pampeana, la Pampa Interior ha experimentado la tasa de conversión más baja, el 60% de la tierra permaneció como pastizales naturales hasta fines de los años ochenta (Viglizzo et al. 2001; Baldi & Paruelo 2008). En el espinal entrerriano a principios del siglo XX todavía había grandes áreas cubiertas por bosque nativo las cuales fueron reemplazadas por agricultura, solo el norte de la región conserva grandes fragmentos de monte nativo inmersos en una matriz agrícola (Lewis et al. 2009).

El cambio de uso del suelo en las regiones pampeana y espinal ha afectado negativamente los ensamblajes de aves modificando su composición y resultando en reducción de la abundancia o extinciones locales de especies sensibles. El incremento de áreas con cultivos anuales disminuye la riqueza y ocupación de aves insectívoras y rapaces (Zaccagnini et al. 2011). Muchas especies se han beneficiado con los cambios de los paisajes productivos a escala regionales, en cambio otras especies sensibles han disminuido su densidad poblacional (Fillooy & Bellocq 2007a; Gavier-Pizarro et al. 2012; Goijman et al. 2015; Bernardos 2016). Sin embargo, la mayoría de estos estudios realizados por ejemplo en la región pampeana se enfocan en la cobertura de usos del suelo con datos relevados a campo, es decir que las inferencias son válidas sobre la relación con la composición del paisaje a una escala pequeña y no se cuantifica la composición y configuración del contexto del paisaje a mayor escala (Gavier-Pizarro et al. 2012; Zaccagnini et al. 2011; Codesido et al. 2008) y muchos se enfocan en la riqueza total de especies lo que podría enmascarar la respuesta de grupos representando diferentes historias de vida.

Estudios enfocados en áreas particulares dentro de las regiones pampeana o espinal indicarían que ambos aspectos de la estructura del paisaje (composición y configuración) son determinantes de la biodiversidad de aves en agroecosistemas del centro de Argentina. En la ecorregión Pampa, la composición de usos de la tierra tiene mayor importancia para las aves que la configuración del paisaje, siendo la proporción de pasturas y la heterogeneidad de coberturas las variables que favorecen la riqueza y abundancia de especies (Cerezo et al. 2011). En el espinal entrerriano, tanto la composición como la configuración del bosque nativo son determinantes para la conservación de especies de bosque (Calamari 2014). Sin embargo, no hay información sólida acerca de si las características de la estructura del paisaje que determinan la diversidad de aves son consistentes para toda el área en su conjunto (Pampa y Espinal), o si varían sustancialmente según las características ambientales y productivas de los agroecosistemas principales en la región.

La composición de las comunidades de aves en hábitats dominados por el hombre va a estar determinado por la interacción entre los rasgos de vida y las características ambientales (Mckinney & Lockwood 1999, Evans et al. 2018). En primer lugar, existen variaciones en los ensambles de aves entre diferentes unidades ecológicas de la región pampeana (Codesido 2010) y también en el espinal (Calamari 2014), y en segundo lugar las regiones tienen sistemas productivos que determinan diferentes estructuras de paisaje. La combinación entre ensambles de aves de una región y los efectos que la expansión e intensificación agrícola tienen en los patrones espaciales pueden interactuar y resultar en efectos en las comunidades de aves propios de cada región. Un mecanismo que podría explicar esto es la teoría de *filtros de extinción*, donde la estructura del paisaje determina los filtros ambientales a las comunidades de aves en función de sus rasgos de vida (Balmford 1996, Katayama et al. 2014, Gámez-Virués et al. 2015). Entender la respuesta de la riqueza taxonómica y funcional de aves a la estructura del paisaje en subregiones ambientales-productivas permitiría proponer recomendaciones de manejo del paisaje más eficientes según los sistemas productivos, y entender la importancia de los diferentes elementos a escala regional, comparado con otros factores ambientales.

El objetivo de este capítulo es evaluar patrones regionales analizando la relación de la estructura del paisaje, producto de la expansión e intensificación agrícola en las regiones pampeana y espinal, con la riqueza taxonómica y funcional de dos grupos de aves con diferentes hábitos de nidificación. El objetivo es entender si la estrategia

reproductiva de las aves determina respuestas diferentes a la composición y configuración del paisaje y si esta es consistente a lo largo de la región o varía según características ambientales-productivas. Se cuantificó a la diversidad utilizando la riqueza taxonómica y funcional de aves para tener una comprensión más completa de como biodiversidad responde a la estructura del paisaje, ya que son dos aspectos de la biodiversidad complementarios, y se utilizó un análisis de árboles de regresión aditiva (*Boosted Regression Trees*), el que permite detectar umbrales de respuesta y generar resultados aplicables en el diseño de agroecosistemas. En este capítulo se plantean las siguientes hipótesis y predicciones:

Hipótesis 1: La estrategia reproductiva de las aves, más específicamente el sustrato donde coloca el nido, determina el tipo de respuesta a los cambios en la estructura del paisaje producto de un proceso de expansión e intensificación agrícola.

Predicción 1a: La riqueza taxonómica y funcional de especies de aves que nidifican en el suelo será mayor en sitios con menor disponibilidad de elementos del paisaje arbóreos, menor intensificación agrícola y menor disturbio antrópico.

Predicción 1b: La riqueza taxonómica y funcional de especies de aves que nidifican en arbustos y árboles será mayor en sitios con mayor disponibilidad de elementos del paisaje arbóreos y menor intensificación agrícola.

Hipótesis 2: La respuesta de las comunidades de aves a los elementos del paisaje agrícola va a estar determinado por la interacción entre los rasgos de vida de las especies presentes y el tipo de uso del suelo del área considerada.

Predicción 2: Las variables predictoras que determinen la riqueza de aves y la forma de la respuesta de estas van a ser propias de cada subregión ambiental-productiva. En la subregión ambiental-productiva Mesopotamia mayor superficie de bosque en el contexto del paisaje aumenta la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos. En las subregiones ambientales-productivas Pampa Ondulada e Interior, las aves aumentan su riqueza a mayor heterogeneidad de coberturas en el contexto del paisaje, y en Pampa Ondulada al ser la subregión más intensificada la riqueza de aves que nidifican en el suelo aumenta con la superficie de ambientes lineales en el contexto del paisaje.

## Metodología

### Área de estudio

El área de estudio comprende 255.000 km<sup>2</sup> y está ubicada en las ecorregiones Pampa y Espinal (Fig. 1.1), la cual abarca la principal área agrícola en Argentina. Ambas regiones han experimentado un importante proceso de agriculturización en los últimos 25 años. La ecorregión Pampa es una llanura de más de 50 millones de hectáreas y el área más importante de producción agrícola y ganadera de la Argentina debido a su alta fertilidad y productividad (Navarrete et al. 2009) y se caracterizaba originalmente por una estepa gramínea dominada por los géneros *Stipa* y *Poa* (Morello et al. 2012). La ecorregión ha sido transformada debido a la expansión e intensificación agrícola y actualmente está dominada por cultivos anuales, principalmente soja, en detrimento de los pastizales naturales y pasturas perennes (Viglizzo et al. 2004; Navarrete et al. 2009). Además, se han plantado extensivamente árboles exóticos de los géneros *Populus* y *Eucalyptus*, tanto para forestaciones como ornamentales (Ghersa et al. 2002). La ecorregión Espinal presenta formaciones vegetales del tipo bosque xerófilo con predominancia de especies arbóreas de género *Prosopis* (Cabrera 1976). El Espinal también ha experimentado un importante proceso de agriculturización donde el monte nativo ha sido reemplazado por una matriz agrícola intercalada con fragmentos de vegetación natural original (Lewis et al. 2009; Calamari 2014).

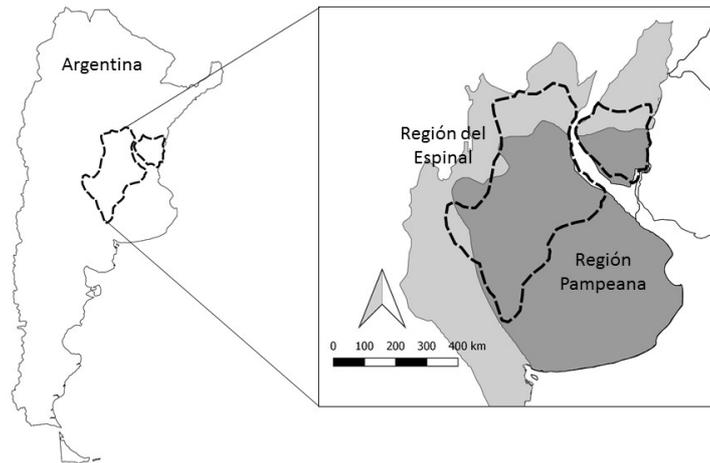


Figura 1.1: Área de estudio (línea negra intermitente) localizada en las ecoregiones Pampa y Espinal de Argentina. Ecoregiones según Morello (2012).

### Estrategia de análisis

Se realizó un primer análisis modelando la riqueza taxonómica (Tric) y funcional (Fric) de las especies que nidifican en el suelo y las que nidifican en árboles y arbustos en base a las variables explicativas para toda la región pampeana y espinal (área de estudio completa), para comprender los factores que determinan los patrones regionales de biodiversidad a escala regional y los efectos de la variabilidad ambiental. En este primer análisis fue necesario incorporar una variable que represente la combinación entre el ambiente y la producción agrícola, dado el tamaño del área y la diversidad de sistemas productivos y condiciones ambientales a lo largo de su extensión, por ello se estratificó el área de estudio en 8 estratos productivos.

En segundo lugar, se modeló la riqueza taxonómica (Tric) y funcional (Fric) de ambos grupos de aves en tres subregiones ambientales-productivas representando sistemas productivos con diferentes usos de la tierra y características ambientales (Pampa Ondulada, Pampa Interior y Mesopotamia, combinando las correspondientes estratos productivos de los 8 utilizados en el análisis de toda la región aunque sin incluir el estrato Espinal Algarrobal). La subregión Pampa Ondulada es el área más intensificada con alta proporción de producción de soja donde las áreas naturales están representadas mayormente por elementos lineales, como los bordes de cultivos y vegetación ribereña. La subregión Pampa Interior aún contiene remanentes de bosques y pastizales, también pasturas perennes y heterogeneidad espacial sustancial, como resultado de una

combinación de pastizales y cultivos. En la subregión Mesopotamia, las actividades agrícolas y ganaderas han fragmentado el monte nativo, dejando ambientes con remanentes de vegetación natural principalmente boscosos, inmersos en una matriz agrícola con alta heterogeneidad espacial. No se analizó el estrato Espinal Algarrobal ya que contiene pocos puntos de muestro de aves y mucha variabilidad en el uso de la tierra.

En ambos análisis el objetivo principal es evaluar el efecto del contexto del paisaje en dos grupos de aves con diferente estrategia reproductiva. Sin embargo, se incluyeron dos variables para controlar el potencial efecto del hábitat local en la relación de la diversidad de aves con la estructura del paisaje en toda la región.

#### VARIABLES DEPENDIENTES

Se utilizó la base de datos del Monitoreo Regional de Aves realizado por el INTA en las ecorregiones Pampa y Espinal de Argentina (Fig. 2.1). El monitoreo se realizó desde el año 2002 hasta el año 2016 registrándose la abundancia de 20 especies focales y la presencia de todas las aves durante el mes de enero. Se estableció un esquema de muestreo estratificado por región donde se recorrieron 90 transectas de 30 kilómetros. En cada transecta, establecidas en caminos secundarios y terciarios elegidos al azar, se ubicó un punto fijo de observación cada kilómetro de recorrido, siendo en total 2700 puntos de muestro, donde se realiza el muestro de aves y se describen los usos del suelo en un radio de 200 metros. En cada punto se registraron todas las especies de aves vistas y oídas durante 5 minutos entre las 6:00-11:00 h y las 15:00-20:00 h (Canavelli et al. 2003; Zaccagnini et al. 2011).



Figura 2.1: Área de estudio indicando en el mapa de cobertura del suelo de 2009 transectas de muestreo de aves y los 8 estratos productivos (estilos de líneas de transectas de muestreo), y las 4 subregiones (polígonos de colores y detalles representativos de la estructura del paisaje).

En el presente trabajo obtuvimos la presencia/ausencia de aves en cada punto de muestreo agrupando los datos de los años 2008, 2009 y 2010. La agrupación consistió en asignarle un valor de presencia a una especie si estuvo presente en al menos un año (Zuria & Gates 2013, Lee & Martin 2017). Se consideraron estos tres años ya que son los años cercanos al mapa de cobertura del suelo realizado en esta tesis para el año 2009 (ver sección siguiente). Pudimos agrupar los datos durante los tres años porque no hubo cambios significativos en las coberturas del suelo durante este período (considerando los datos de uso del suelo obtenidos a campo). Como nuestro objetivo es evaluar como la expansión e intensificación agrícola afecta el hábitat terrestre disponible para la nidificación de las aves excluimos las especies acuáticas (Stotz et al. 1996). También

excluimos las especies parasitas de nidos (*Tapera naevia*, *Molothrus bonariensis* y *Molothrus rufoaxillaris*). Por último, para generar un grupo de aves homogéneo que responda localmente a las características del paisaje agrícola, excluimos especies que por bibliografía tuvieran un área de acción mayor de 40-50 hectáreas aproximadamente durante el periodo reproductivo (Palmer 1988, Spreyer & Bucher 1998, Haug et al. 1990, Robertson 1992, Bucher & Bocco 2009, Evans 2010, Monteiro de Barros et al. 2010). Finalmente, de las 255 especies de aves registradas en los años 2008, 2009 y 2010 incluimos 119 especies para nuestro análisis.

Se identificaron dos grupos de aves con diferente estrategia reproductiva utilizando los datos de rasgos de vida de las especies y los valores de presencia/ausencia de los puntos de muestreo. Se colectaron los rasgos de historia de vida más relevantes en el periodo reproductivo (dieta, forrajeo, tamaño corporal, sitio de nidificación, forma del nido, hábitat principal y abundancia) (Tabla 1.1) resultando en una matriz de 119 especies x 23 rasgos funcionales (Anexo 1). Los datos de presencia/ausencia consistieron en una matriz de 2690 puntos por 119 especies de aves. Con estas dos matrices se realizó una matriz de distancia con la función *gowerdis* del paquete FD (Laliberté et al. 2010) del software R y se obtuvo un dendograma (Figura 3.1). Se generaron dos grupos de aves, el primer grupo está conformado por 24 especies de aves que nidifican en el suelo o vegetación cercana al suelo y son principalmente especies de pastizal; y un segundo grupo conformado por 95 especies de aves que nidifican en árboles y arbustos y bosque.

A partir de este análisis se obtuvo la riqueza taxonómica (Tric) y la riqueza funcional (Fric) de aves que nidifican en el suelo y aves que nidifican en árboles y arbustos. Fric estima el volumen del espacio funcional ocupado por la comunidad en un punto de muestreo y no requiere contar con la abundancia de las especies, resultando ser el índice apropiado para la base de datos de aves utilizada (Villegger et al. 2008, Laliberté & Legendre 2010). Debido a que Fric requiere de al menos 3 especies en una comunidad el número de puntos de muestreo utilizados se acotaron con este requisito. Se realizaron las matrices para el grupo de especies de aves que nidifican en el suelo (24 especies x 15 rasgos funcionales - 1475 puntos de muestreo x 24 especies) y para el grupo que nidifica en árboles y arbustos (95 especies x 23 rasgos funcionales - 2647 puntos de muestreo x 95 especies). El cálculo de Fric en las subregiones ambientales-productivas se realizó con matrices para cada subregión acotando con las especies vistas en cada una. La riqueza funcional (Fric) de ambos grupos de aves se calculó con la función *dbFD* el paquete FD de R (Laliberte et al. 2017).

Tabla 1.1: Rasgos de historia de vida para la identificación de los dos grupos de aves con estrategias reproductivas diferentes y posterior cálculo de la riqueza funcional (Fric) de ambos grupos de aves.

<b>Rasgo de vida</b>	<b>Categorías (0-1)</b>
Dieta (Witman2014)	Invertebrados Plantas y semillas Omnívoros Vertebrados Frutas y néctar
Forrajeo (Witman2014)	Suelo y arbustos/arboles < 2 m. Arbustos/arboles > 2 m.
Tamaño (Witman2014)	0 a 50 grs. 50 a 100 grs. 100 a 150 grs. > a 150 grs.
Sitio de nidificación (De la peña 2015)	Suelo y herbáceas (< a 1 m.) Leñosas Huecos Construcciones
Forma del nido (De la peña 2015)	Expuesto Oculto
Hábitat principal (Stotz 1996)	Pastizal Matorral Bosque
Abundancia (Narosky 2003)	Abundante (categorías VI y V) Frecuente (categorías IV y III) Rara (categorías II y I)

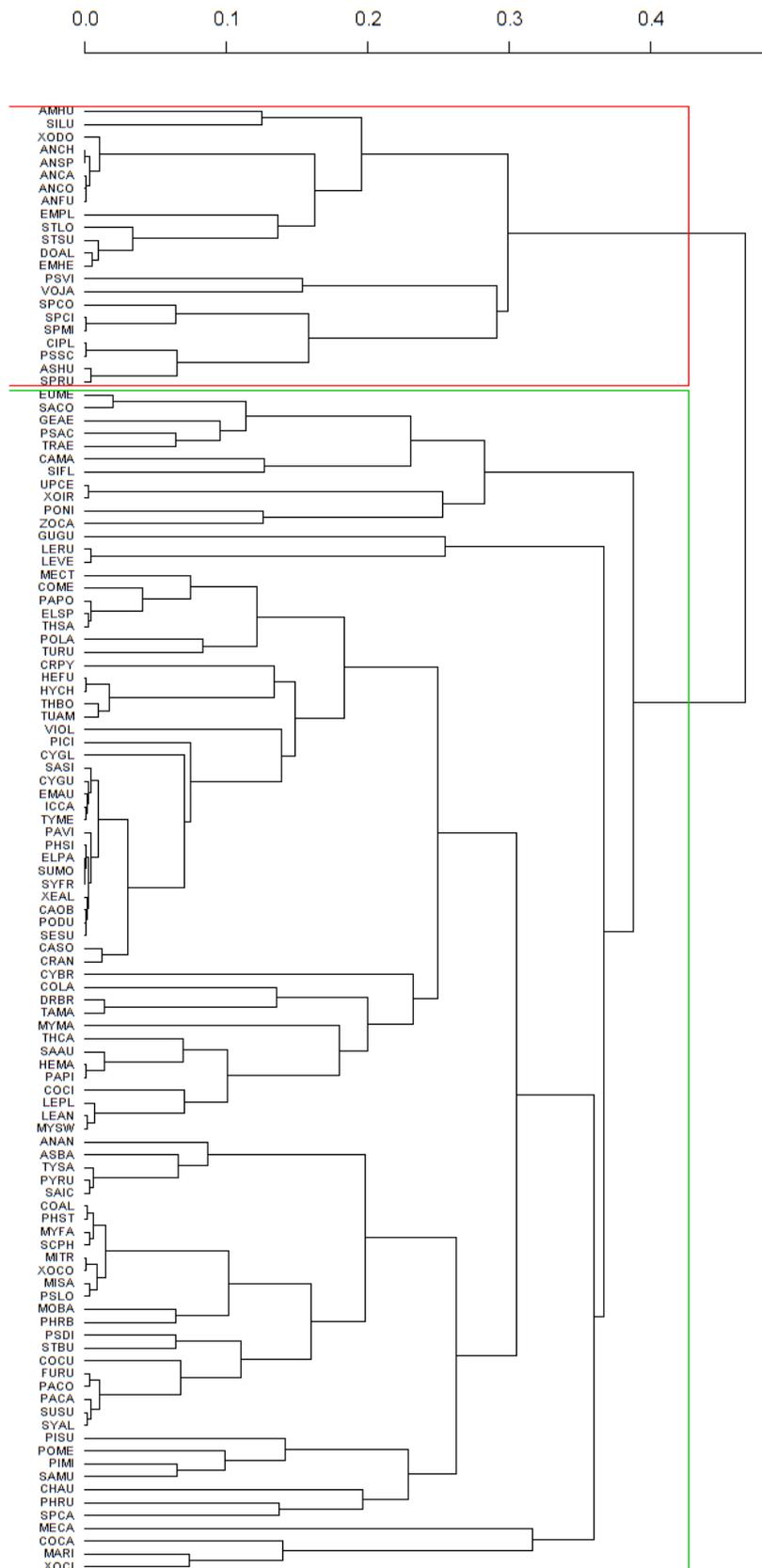


Figura 3.1: Dendrograma para la identificación de los dos grupos de aves con diferentes estrategias reproductivas. Abreviaturas de las especies en el Anexo 1.

## Mapa de cobertura del suelo

Para obtener las variables predictoras de la estructura del paisaje desarrollamos un mapa de cobertura del suelo para el año 2009 a partir de imágenes Landsat TM/ETM+. Se utilizaron 25 escenas Landsat TM/ETM+ para poder cubrir la totalidad del área de estudio y utilizamos las 572 imágenes disponibles de Landsat TM/ETM+ para generar dos mosaicos del área de estudio que representen diferentes épocas del año, marzo y septiembre del año 2009. El mosaico de marzo representó el estado de mayor maduración de los cultivos anuales de verano y el mosaico de septiembre fue necesario para discriminar coberturas estables como bosques y pastizales naturales. Para realizar estos dos mosaicos se utilizó un algoritmo de composición basado en la calidad de una serie temporal de píxeles que permiten obtener una imagen libre de nubes y corregida radiométricamente (Griffiths et al. 2013). Para clasificar el mapa de cobertura del suelo basado en los dos mosaicos, utilizamos 3327 polígonos de observaciones de campo, registrados a campo en el mismo momento que el muestreo de aves en enero de 2009. En los polígonos se seleccionaron puntos aleatorios separados por al menos 100 metros uno del otro, hasta 3000 puntos por clase. La clasificación del mapa se realizó con una imagen compuesta por 35 bandas correspondientes a los dos mosaicos utilizando el método supervisado Random Forest (Breiman 2001; Waske et al. 2012) con 2000 árboles y el 90% de las observaciones de campo (Tabla 2.1) y. Las bandas de la imagen compuesta fueron: 6 bandas espectrales del mosaico de marzo, 6 bandas espectrales del mosaico de septiembre, 4 bandas que representan la calidad del píxel y 19 bandas que representan la variabilidad temporal y espectral (Griffiths et al. 2013).

El mapa clasificado fue mejorado en función del conocimiento del área de estudio corrigiendo manualmente áreas de vegetación acuática clasificadas erróneamente como bosques en un área de radio de 3 kilómetros del punto de muestreo. El mapa final de cobertura del suelo tiene 8 clases: soja, maíz, sorgo/girasol, forraje, lote en descanso/pastizales, bosque, agua y urbano (Fig. 2.1). La categoría bosque incluye monte nativo, monte exótico y arbustales cerrados.

Se evaluó la exactitud del mapa de cobertura del año 2009 mediante el cálculo de matrices de error, exactitudes del productor y del usuario por clase (Foody 2002) (Anexo 2). La validación se realizó con el 10% restante de las observaciones de campo y la precisión global del mapa ajustado por el área total de cada cobertura fue de 86,8% (Olofsson et al. 2013).

Tabla 2.1: Número y área del 90% de los polígonos utilizados en la clasificación de imágenes satelitales Landsat TM/ETM+ para obtener el mapa de cobertura del suelo.

Cobertura del suelo	Nº polígonos	Area (ha)
Soja	1311	10760
Agua	116	5793
Maíz	553	5597
Descanso	321	1976
Urbano	191	1844
Pastizal	241	1819
Bosque	194	1381
Pastura perenne	203	1142
Girasol	110	964
Sorgo	87	746

### Variables predictoras

Se identificaron 19 variables predictoras con potencial efecto en determinar la riqueza de aves que nidifican en el suelo y aquellas que lo hacen en árboles y arbustos y se agruparon en cinco categorías: 1) Hábitat local (medidas a campo), 2) Estructura del contexto del paisaje (500 m), 3) Intensidad de uso, 4) Influencia antrópica y 5) Variabilidad ambiental (Tabla 3.1).

#### Hábitat local

Se incluyeron dos variables registradas durante el monitoreo de aves a campo en un radio de 200 metros para el año 2009, que representan el hábitat local necesario en el período reproductivo. La presencia y origen de árboles y arbustos representa el predominio de especies exóticas o nativas, tanto en bordes de cultivo como en fragmento de bosque y es una variable factorial con 3 estados: 1) Predominio de especies nativas 2) Predominio de especies exóticas 3) Sin presencia de árboles. Las aves que nidifican en árboles y arbustos requieren árboles en sus cercanías (Bas et al. 2009) y si son nativos o exóticos resulta una característica crucial para las aves, principalmente aquellas de bosque (Zurita et al. 2006; Mastrangelo & Gavin 2012; Douglas et al. 2014). Por otro lado, las especies que nidifican en el suelo requieren pastizal localmente (Cozzani & Zalba 2009), por ello se incluyó la proporción de pastizales naturales medidas a campo para tres

categorías que representan pastizales en buen estado de conservación (campo natural bajo, campo natural alto y lotes de cultivo en descanso).

Tabla 3.1: Variables predictoras incluidas en los modelos estadísticos BRT para el análisis de toda el área de estudio y las subregiones ambientales-productivas.

Grupo	Descripción	Fuente
Hábitat local	Presencia y origen de árboles (1: Nativo, 2: Exótico, 3: Sin) (arb200) Pastizal/descanso (%) (past200)	Obtenidas a campo (Zaccagnini et al. 2011)
Estructura del contexto de paisaje	Cultivos anuales (ha) (aculti500) Cultivos perennes (ha) (aperen500) Descanso y pastizal (ha) (apast500) Bosque (ha) (abosq500) Exponencial Shannon-Weaver (shdi500) Área de elementos lineales (ha) (alineal500) Distancia a bosque (m) (dbosq)	Mapa de cobertura 2009 a partir de imágenes Landsat TM (resolución 30 m)
Intensidad de uso	Rendimiento de soja (kg/ha) (rendsoja) Densidad ganadera (N° de cabezas/superficie del departamento) (dganad)	(SIIA 2013)
Influencia antrópica	Distancia a ejido urbano (m) (durbano)	(IGN 2016)
Variabilidad ambiental	Índice de aptitud agrícola (asi) Distancia a cuerpo de agua (m) (dagua) Temperatura media de enero (°C) (tt) Precipitación anual (mm) (pp) Estratos productivos (1: Espinal Ñandubay, 2: Pastizal Mesopotámica, 3: Espinal Algarrobal, 4: Pampa Ondulada Norte, 5: Pampa Ondulada Sur, 6: Pampa Interior Oeste, 7: Pampa Interior Sur, 8: Pampa Interior Norte) (estrato)	(Cruzate et al. 2007) Mapa de cobertura del suelo 2009 - (IGN 2016) (Bianchi & Cravero 2010) Estratificación del área de estudio a partir del Mapa de cobertura del suelo 2009

### Estructura del contexto de paisaje

A partir del mapa de coberturas del suelo confeccionado en este capítulo con imágenes Landsat TM/ETM+ de 2009, se extrajeron variables de composición y configuración del paisaje en *buffers* de 500 metros de radio en torno a cada punto de muestreo de aves. Los 500 metros de radio definen una superficie de 78,5 hectáreas que es equivalente al área de acción de la mayoría de las aves paseriformes (Boscolo &

Metzger 2009). En cada porción del paisaje de 500 metros de radio se cuantificaron índices de composición y configuración del paisaje con FRAGSTAT (McGarigal 2014).

Las variables de composición fueron la superficie y diversidad de coberturas; debido a que la abundancia y la riqueza de aves responden a los cambios en la composición del paisaje (Cueto & Casenave 1999, Benton et al. 2003; Herzon & O'Hara 2007; Geiger et al. 2010; Gil-Tena et al. 2015). El Índice de diversidad de Shannon-Weaver (McGarigal et al. 2012) se incluyó para proveer una medida de la diversidad de coberturas del suelo, que afecta significativamente la riqueza de aves en la región (Weyland et al. 2012; Cerezo et al. 2011). El índice fue la exponencial del Índice de diversidad de Shannon-Weaver el cual representa la cantidad efectiva de tipos de coberturas sin favorecer desproporcionadamente elementos del paisaje raros o comunes (Jost 2006) y se calculó con la superficie de los distintos tipos de coberturas del mapa de cobertura del suelo.

La configuración del paisaje también es clave para las aves (Villard & Metzger 2014) e incluimos dos variables de configuración espacial: superficie de elementos lineales y distancia al parche de bosque más cercano. La superficie de elementos lineales fue obtenida agrupando las categorías de bosque y pastizal/descanso y separando los elementos lineales, de mínimo 30 metros de ancho, usando la herramienta *Morphological Spatial Pattern Analysis* del software Gidos (Vogt 2012). Esta última variable fue incluida para representar los relictos remanentes de áreas naturales como franjas en banquetas de caminos que pueden ser los últimos remanentes de vegetación natural en áreas agrícolas intensificadas que son importantes para las aves de la región (Di Giacomo & Lopez de Casenave 2010; Dardanelli et al. 2006; Zaccagnini et al. 2007; Goijman & Zaccagnini 2008; Schrag et al. 2009; Goijman 2014; González 2015). En la ecorregión Pampa donde hay baja proporción de bosque, se incluyó la distancia a remanentes de bosque en vez de la superficie de bosque a 500 metros ya que para gran parte de los *buffers* de los sitios de muestreo la superficie de bosque era cero.

#### Intensidad de uso

Las variables de intensidad de uso del suelo incluidas en los análisis fueron rendimiento de soja y la densidad de ganado. Ambas variables representan la intensidad de uso agrícola a escala de departamento, la cual afectaría principalmente a las aves que nidifican en el suelo (Bas et al. 2009). No había disponibles variables de intensidad de uso con menor resolución espacial que se equiparen a los datos de aves; sin embargo, fueron

incluidas ya que el área de estudio es muy extensa y podrían tener y podrían tener un efecto su variación a escala regional confundiendo el efecto de otras variables relacionadas a la estructura del paisaje. Se eligió el rendimiento de soja, ya que es el cultivo con mayor superficie cultivada en el área de estudio, y es un promedio de los rendimientos de este cultivo entre 2005 y 2010 (SIIA 2013). La densidad de ganado se obtuvo del censo de ganado realizado entre 2008 y 2011 (SIIA 2013).

#### Influencia antrópica

La distancia al centro poblado más cercano se incluyó como indicador del efecto de las actividades humanas relacionadas. Su establecimiento puede tener un efecto directo por el disturbio puntual que generan (Garaffa et al. 2009; Mitchell et al. 2006), pero además dan una idea del grado de transformación e intervención antrópica del sistema. La distancia se calculó utilizando los archivos vectoriales de centros poblados provistos por el Instituto Geográfico Nacional (IGN 2016).

#### Variabilidad ambiental

Las variables descriptoras de variabilidad ambiental se incluyeron para evitar que su efecto enmascare la relación entre la riqueza de aves y la estructura del paisaje, ya que los gradientes ambientales son frecuentemente importantes predictores de la distribución de especies a escalas regionales (Bennett et al. 2006). Se incorporaron el índice de aptitud agrícola, la distancia al cuerpo de agua más cercano, la temperatura media de enero, la precipitación anual y estratos productivos (producto de la estratificación del área de estudio según la combinación de sistemas productivos y características ambientales).

El índice de aptitud agrícola se incluyó para tener en cuenta las diferencias en la intensificación agrícola en la región. Se obtuvo del Mapa de suelos de INTA (Conti & Giuffré 2014) e integra el clima y las diferentes características del suelo, como la textura, la salinidad, la materia orgánica y la pendiente, características que determinan su potencial agrícola y por lo tanto, su susceptibilidad para su transformación.

La distancia al cuerpo de agua más cercano se calculó como la distancia entre el punto de muestreo de aves y el archivo vectorial de cursos de agua provisto por el Instituto Geográfico Nacional (IGN) o la cobertura agua del mapa de cobertura del año 2009.

Los factores climáticos son variables importantes en la distribución de las especies a escala regional, y por lo tanto determinan la riqueza de aves (Cueto & Casenave 1999). Las variables de temperatura y precipitación se calcularon para cada punto de muestreo como el valor correspondiente para el Atlas Climático Digital de la República Argentina como promedios anuales en 30 años (Bianchi & Cravero 2010).

La variable estratos productivos surge de la estratificación del área en 8 estratos productivos con el fin de incorporar una variable que represente la combinación entre el ambiente (geomorfología y tipos de vegetación) y la producción agrícola (Fig. 2.1). La estratificación del área resultó en la identificación de ocho estratos definidos en base a zonificaciones en ecorregiones (Morello et al. 2012) y subregiones Pampeanas (Soriano et al. 1992), y dichas zonificaciones propuestas fueron ajustadas en función de mapas del tamaño de parches de coberturas a partir del mapa de coberturas del suelo de 2009. Los mapas del tamaño de parches de diferentes coberturas (bosque, soja, girasol/sorgo, maíz, pasturas perennes y pastizal/descanso) (Anexos 3, 4 y 5) se realizaron con el software Map Comparison Kit (Versión 3.2.3) con la herramienta *Moving Window* (ventana móvil 9x9) (Visser & Nijs 2006) y reduciendo la resolución del mapa de 30 a 90 metros.

Luego esos 8 estratos productivos fueron agrupados con el fin de tener 4 subregiones homogéneas. La subregión ambiental-productiva Mesopotamia estuvo compuesta por los estratos productivos Espinal Ñandubay (mayor proporción de bosque) y Pampa Mesopotámica (Anexo 3, Tabla 4.1). La subregión ambiental-productiva Algarrobal fue definida de acuerdo al mapa de ecorregiones (Morello et al. 2012) (Fig. 1.1). La subregión ambiental-productiva Pampa Ondulada compuesta por los estratos productivos Pampa Ondulada Norte (más intensificada con alta proporción de soja y escasa superficie de áreas naturales) y Pampa Ondulada Sur (menos intensificada y más heterogénea) (Anexo 4, Tabla 4.1). La subregión Pampa Interior compuesta por los estratos productivos Pampa Interior Oeste (mayor proporción de girasol/sorgo y menor proporción de soja) (Anexo 5, Tabla 4.1) (Anexo 4, Tabla 4.1), Pampa Interior Sur (mayor proporción de fragmentos de pastizales y lotes en descanso) (Anexo 4, Tabla 4.1) y Pampa Interior Norte (mayor diversidad de cultivos y mayor proporción de soja) (Anexo 4, Tabla 4.1).

Tabla 4.1: Valores promedio (x) y desvío estándar (de) de la superficie y diversidad de coberturas en los *buffers* de 500 metros en torno a los puntos de muestreo de aves para cada estrato productivo del área de estudio.

Subregiones	Estratos	Área bosque (ha)		Área soja (ha)		Área pasturas perennes (ha)		Área pastizal y descanso (ha)		Exponencial SHDI	
		x	de	x	de	x	de	x	de	x	de
Mesopotamia	Espinal Ñandubay	19,9	17,4	7,7	9,2	3,2	6,5	30,8	13,9	3,0	0,8
	Pampa Mesopotámica	5,0	8,2	17,2	16,3	4,1	7,9	33,7	16,6	2,8	0,8
Algarrobal	Espinal Algarrobal	1,9	6,0	22,2	22,4	6,9	10,2	27,4	21,5	2,6	0,9
Pampa Ondulada	Pampa Ondulada Norte	0,8	3,0	45,6	18,9	3,4	7,8	10,7	13,2	2,2	0,8
	Pampa Ondulada Sur	1,1	2,7	35,7	20,2	4,0	8,0	23,0	16,4	2,5	0,9
Pampa Interior	Pampa Interior Oeste	0,7	2,8	15,3	17,7	4,6	8,3	30,1	20,4	2,7	0,9
	Pampa Interior Sur	0,5	2,2	20,6	18,7	4,7	7,6	30,9	21,1	2,6	0,9
	Pampa Interior Norte	0,8	2,6	26,2	21,0	7,3	12,2	23,8	22,1	2,5	0,9

## Análisis estadísticos

Se utilizó la técnica árboles de regresión potenciados (*Boosted Regression Trees*, BRT) para cuantificar la influencia de las variables explicativas en la riqueza taxonómica (Fric) y funcional (Fric) de aves que nidifican en el suelo y aquellas que lo hacen en árboles y arbustos, tanto a escala regional como en las subregiones. BRT es una técnica no paramétrica que no requiere hipótesis a priori sobre la distribución de la variable respuesta o las explicativas (Elith et al. 2008). BRT utiliza dos algoritmos: árboles de regresión, para generar los modelos que relacionan la variable respuesta con las variables explicativas y *boosting* para mejorar la precisión del modelo (Friedman 2001). BRT puede manejar colinealidad de predictores, relaciones no lineales y efectos de interacción. Sin embargo, se evaluó la colinealidad entre variables explicativas calculando una matriz de correlación de Spearman para todas las variables continuas para descartar variables correlacionadas. Cuando la correlación entre dos variables fue  $\geq 0,7$  (Dormann et al. 2013), se eliminó la variable explicativa que correlacionó con más variables, o la que tenía una relación menos clara con la variable respuesta. Para el análisis del área de estudio completa, estratos productivos correlacionó con la precipitación anual (GLM,  $R^2$ : 0,83) y la

temperatura media de enero (GLM,  $R^2$ : 0,87), por lo que se decidió realizar el análisis con estratos productivos ya que tuvo un efecto más claro sobre la variable dependiente, aunque ambas variables climáticas fueron importantes en todos los análisis de subregiones ambientales-productivas (Anexo 5).

Se utilizó el paquete *dismo* en R versión 3.2.0 (Hijmans et al. 2014) para los análisis. BRT requiere especificar 4 parámetros: (i) el número de árboles (nt), (ii) la complejidad del árbol (tc), (iii) la tasa de aprendizaje (lr) y (iv) fracción de datos utilizada para generar cada árbol. El número de árboles se definió automáticamente usando la rutina *gbm.step* del paquete *dismo*. Se realizó un análisis de sensibilidad sistemático para probar todas las combinaciones de tc (1 a 9) y lr (0.0075 a 0,001) e identificar la combinación de parámetros óptima, mediante validaciones cruzadas (Elith et al. 2008). Para cada iteración se retuvo al azar el 50% de todo el conjunto de datos. Evaluamos la bondad de ajuste del modelo calculando la devianza predictiva (pde),

$$\text{pde: } 100 * (\text{devianza media total} - \text{devianza media residual} / \text{devianza media total})$$

donde la devianza media residual resulta después del modelado (Elith et al. 2008; Levers et al. 2014). Se interpretaron solo aquellas variables que tuvieron una contribución relativa mayor a la esperada por azar ( $100 \% / \text{número de variables}$ ) (Müller et al. 2013). Se graficó la dependencia parcial de cada variable explicativa con la variable respuesta manteniendo las otras en su valor medio (Friedman 2001). Para mejorar la interpretación las curvas de respuesta fueron suavizadas utilizando una interpolación *spline* (Levers et al. 2014).

## Resultados

El elenco de especies que fue considerado para este capítulo estuvo conformado por especies principalmente insectívoras. El 47% de las especies encontradas consume más del 80% de ítems de invertebrados, un 34% de especies incluyen en su dieta 30-70% de ítems de invertebrados y un 18% de especies que consumen menos de 30% de ítems de invertebrados (Witman 2014) (Anexo 1). La mayoría de las especies registradas son abundantes o frecuentes (Narosky 2003) y las especies más frecuentes en ambos grupos de aves con diferentes hábitos de nidificación son especies generalistas de hábitat. Las especies más frecuentes del grupo de especies que nidifican en árboles y arbustos fueron *Zonotrichia capensis*, *Sporophila caerulecens*, *Tyrannus savana* y *Furnarius rufus*. El grupo de aves que nidifican en el suelo tuvo pocas especies con alta frecuencia como *Ammodramus humeralis*, *Sicalis luteola* y *Sturnella superciliaris*. Del total de especies registradas tres especies se encuentran amenazadas (*Sporophila ruficollis*, *Pseudocolopteryx dinelliana* y *Asthenes hudsoni*) y dos resultaron vulnerables (*Sporophila cinnamomea* y *Heteroxolmis dominicana*) (IUCN 2017), y además una especie en estado de conservación “vulnerable” para Argentina (*Sporophila hypoxantha*) (MAyDS y AA 2017). Todas estas son especies que nidifican en el suelo y algunas están asociadas a humedales (de la Peña 2016).

Los modelos BRT de riqueza taxonómica (Tric) tuvieron mejor ajuste estadístico que los modelos de riqueza funcional (Fric). Tric y Fric tuvieron similar respuesta en el grupo de aves que nidifican en árboles y arbustos en relación a las variables del paisaje analizadas, en cambio para las aves que nidifican en el suelo Tric y Fric respondieron de manera diferente. Tanto Fric y Tric para las aves que indican en el suelo como para las que nidifican en árboles y arbustos estuvieron positivamente correlacionadas (Correlación de Spearman 0.78 y 0.76 respectivamente). La disponibilidad de hábitat natural en el hábitat local y en el contexto de paisaje (pastizal y bosque) resultaron ser las principales características del paisaje que generan un aumento en la riqueza taxonómica de ambos grupos de aves y la riqueza funcional de las especies que nidifican en árboles y arbustos. Fric para la riqueza de aves que nidifican en el suelo respondió a variables vinculadas a uso del suelo (cultivos anuales y aptitud agrícola).

La riqueza taxonómica (Tric) y la riqueza funcional (Fric) de especies que nidifican en el suelo estuvieron asociadas a diferentes variables del paisaje, compartiendo

únicamente los estratos productivos como variable determinante del modelo. El modelo BRT explica un 28% de la variabilidad total del modelo Tric (Tabla 5.1, Figura 4.1) y un 14% para Fric (Tabla 5.1, Figura 5.1). Si bien estratos productivos fue una variable explicativa importante para ambos modelos, para Fric fue la variable más importante del modelo BRT donde se observa que el estrato productivo Pampa Interior Oeste tiene mayor riqueza funcional del grupo de aves que nidifican en el suelo, lo mismo se observa para Tric aunque con menor efecto. Tric aumentó a medida que aumenta la distancia a un parche de bosque (300-500 m) y aumenta la distancia de un ejido urbano en el contexto del paisaje; y en relación al hábitat local Tric aumenta ante la ausencia de árboles y ante mayor proporción de pastizal/descanso. En cambio Fric tuvo otras variable explicativas tales como área cultivo anuales, diversidad de coberturas y el índice de aptitud agrícola, donde la única variable con un efecto claro fue el índice de aptitud agrícola donde Fric disminuye a medida que aumenta la aptitud.

La riqueza taxonómica (Tric) y funcional (Fric) de especies que nidifican en árboles y arbustos estuvo positivamente asociada a los estratos productivos con mayor superficie de bosque y a variables predictoras de bosque, aunque con algunas diferencias. El modelo BRT explica un 55% de la variabilidad total del modelo Tric (Tabla 5.1, Figura 6.1) y un 34% para Fric (Tabla 5.1, Figura 7.1). La variabilidad ambiental representada por los ocho estratos productivos determina la riqueza de Tric y Fric, para Fric el Espinal Ñandubay tiene marcadamente mayor riqueza que el resto de los estratos; y para Tric las mayores riquezas se observaron en Espinal Algarrobal, Espinal Ñandubay y Pastizal Mesopotámico. A escala del contexto de paisaje, hay un umbral de respuesta para la Fric y Tric de las aves que nidifican en árboles y arbustos donde su riqueza decayó a distancias mayores al rango de 800-1000 metros de un fragmento de bosque. En relación con el hábitat local, se puede observar una tendencia donde la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos tanto para Fric como para Tric se relaciona positivamente con la presencia de árboles nativos y Fric se relaciona en forma negativa con la proporción de área de pastizal y lotes en descanso (Tabla 5.1, Fig. 7.1).

Tabla 5.1: Porcentaje del efecto de las variables explicativas en los modelo BRT y parámetros de su desempeño evaluando Tric y Fric en ambos grupos de aves. En negrita: Se interpretaron solo aquellas variables que tuvieron una contribución relativa mayor a la esperada por azar (100 % / número de variables). Hábito de nidificación (S: especies de aves que nidifican en el suelo, A: especies de aves que nidifican en árboles y arbustos). pde:  $100 * (\text{devianza media total} - \text{devianza media residual} / \text{devianza media total})$ .

Grupo	Variables predictoras	S		A	
		Tric	Fric	Tric	Fric
Hábitat inmediato	arb200	<b>9,6</b>	1,1	<b>20,8</b>	<b>17,0</b>
	past200	<b>7,8</b>	1,9	5,9	<b>7,8</b>
Estructura del contexto de paisaje	aculti500	7,0	<b>15,1</b>	5,5	5,8
	aperen500	5,0	3,1	2,4	3,9
	shdi500	6,2	<b>10,4</b>	4,5	6,0
	alineal500	4,3	5,9	3,2	2,4
	dbosq500	<b>16,4</b>	4,8	<b>20,9</b>	<b>30,1</b>
Intensidad de uso	rendsoja	4,8	4,9	3,2	3,6
	dganad	5,2	4,6	3,3	2,4
Influencia antrópica	durbano	<b>9,2</b>	6,2	5,7	5,4
Variabilidad ambiental	asi	6,0	<b>8,5</b>	3,5	3,0
	dagua	5,3	6,6	4,1	4,2
	estrato	<b>13,2</b>	<b>26,7</b>	<b>16,9</b>	<b>8,4</b>
Tamaño muestral		2669	1475	2669	2647
lr		0,01	0,0025	0,01	0,005
tc		6	6	7	6
nt		1450	1100	1550	1350
CV entrenamiento		0,554	0,377	0,75	0,586
pde		<b>28,41</b>	<b>13,99</b>	<b>55,21</b>	<b>33,99</b>
Devianza media total		0,97	5,36	1,88	72,07
Devianza media residual		0,69	4,61	0,84	47,57

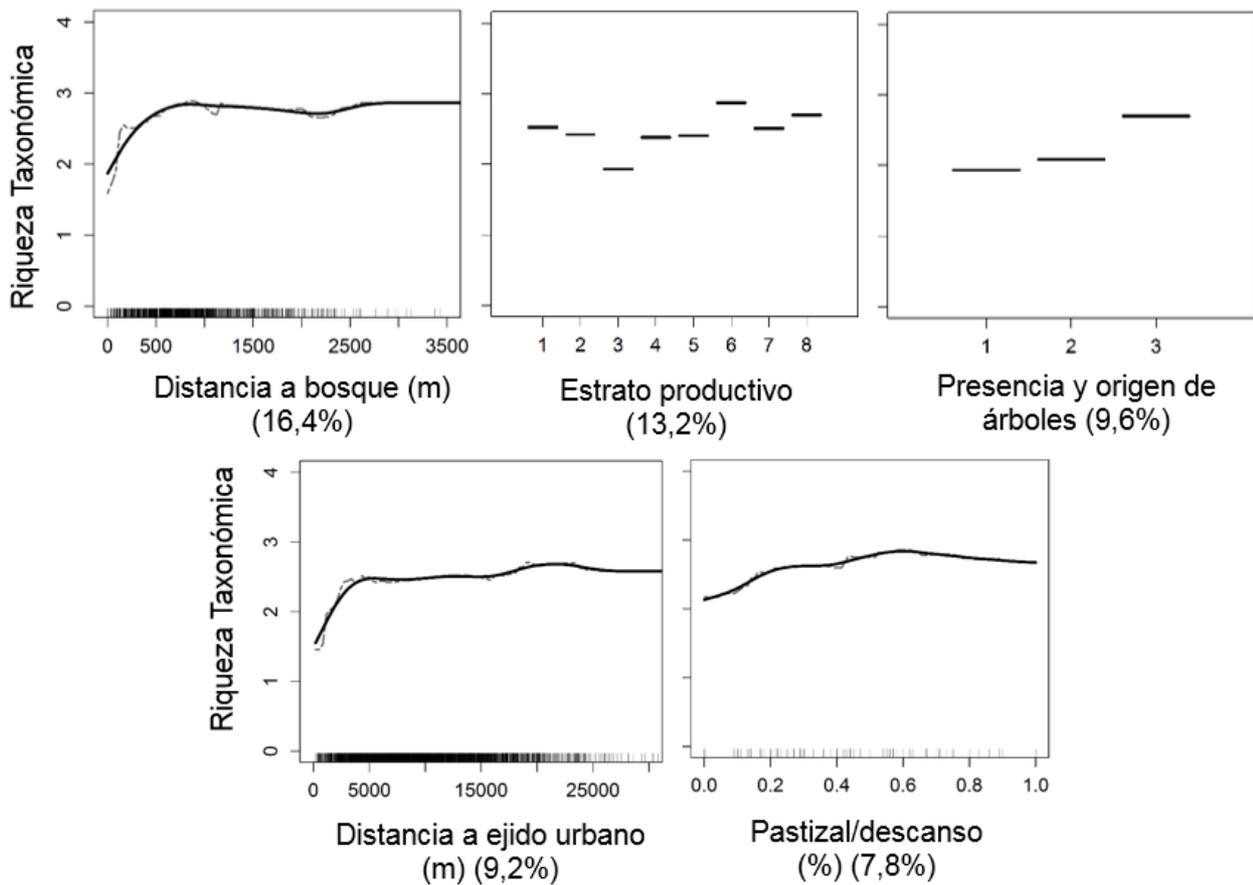


Figura 4.1: Gráfico de la dependencia parcial de las variables influyentes en los modelos de árboles de regresión potenciados (*Boosted Regresión Trees*, BRT) en la riqueza taxonómica (Tric) de especies de aves que nidifican en el suelo (pde: 28%). Estrato productivo (1: Espinal Ñandubay, 2: Pampa Mesopotámica, 3: Espinal Algarrobal, 4: Pampa Ondulada Norte, 5: Pampa Ondulada Sur, 6: Pampa Interior Oeste, 7: Pampa Interior Sur, 8: Pampa Interior Norte). Presencia y origen de árboles (1: nativo, 2: exótico, 3: Sin). La línea negra representa las respuestas suavizadas usando una interpolación *spline* para mejorar la interpretación de los datos y la línea en gris interlineado el modelo BRT. Las marcas en el eje de la x representan la distribución de los datos en el espacio en percentiles (Elith et al. 2008; Levers et al. 2014).

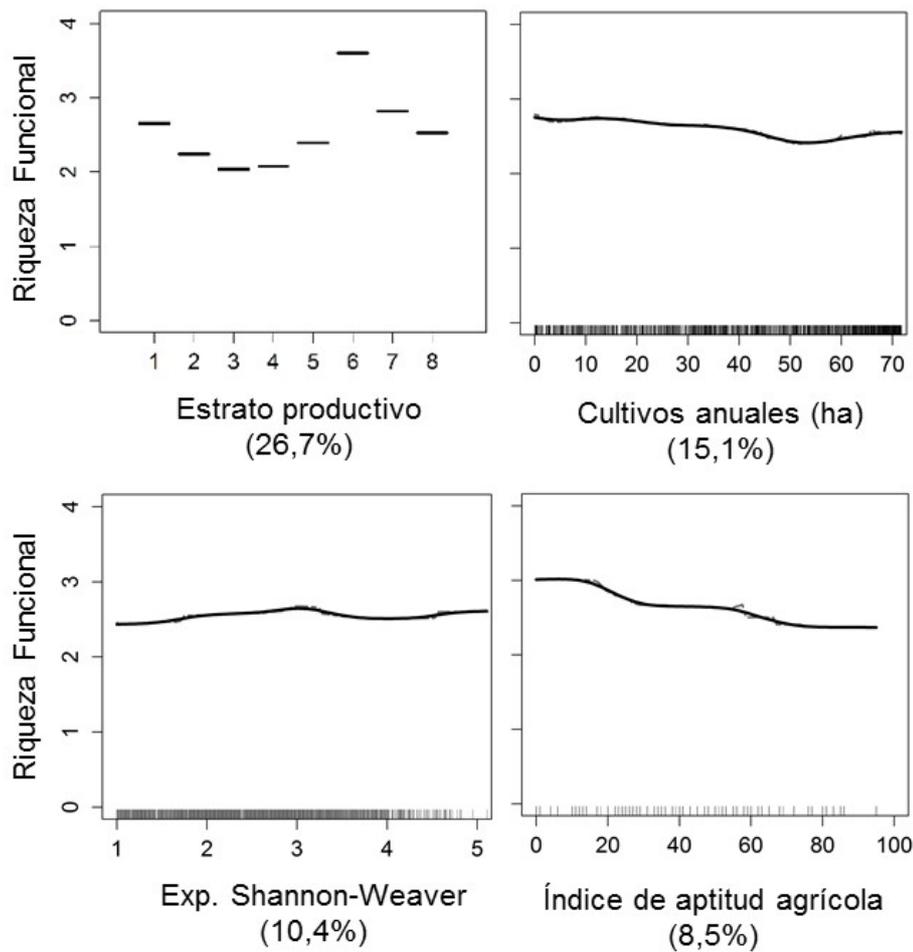


Figura 5.1: Gráfico de la dependencia parcial de las variables influyentes en los modelos de árboles de regresión potenciados (*Boosted Regresión Trees*, BRT) en la riqueza funcional (Fric) de especies de aves que nidifican en el suelo (pde: 14%). Estrato productivo (1: Espinal Ñandubay, 2: Pampa Mesopotámica, 3: Espinal Algarrobal, 4: Pampa Ondulada Norte, 5: Pampa Ondulada Sur, 6: Pampa Interior Oeste, 7: Pampa Interior Sur, 8: Pampa Interior Norte). La línea negra representa las respuestas suavizadas usando una interpolación *spline* para mejorar la interpretación de los datos y la línea en gris interlineado el modelo BRT. Las marcas en el eje de la x representan la distribución de los datos en el espacio en percentiles (Elith et al. 2008; Levers et al. 2014).

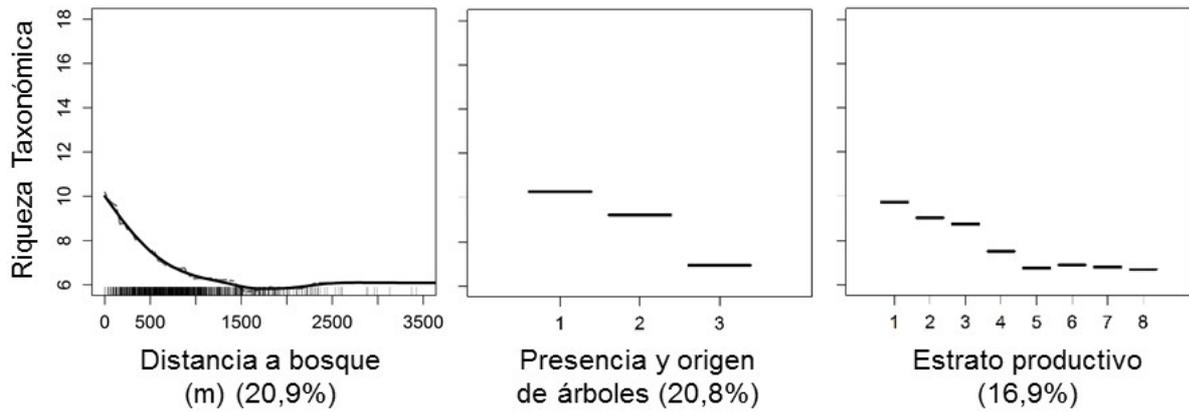


Figura 6.1: Gráfico de la dependencia parcial de las variables influyentes en los modelos de árboles de regresión potenciados (*Boosted Regresión Trees*, BRT) en la riqueza taxonómica (Tric) de especies de aves que nidifican en árboles y arbustos (pde: 55%). Estrato productivo (1: Espinal Ñandubay, 2: Pampa Mesopotámica, 3: Espinal Algarrobal, 4: Pampa Ondulada Norte, 5: Pampa Ondulada Sur, 6: Pampa Interior Oeste, 7: Pampa Interior Sur, 8: Pampa Interior Norte). Presencia y origen de árboles (1: nativo, 2: exótico, 3: Sin). La línea negra representa las respuestas suavizadas usando una interpolación *spline* para mejorar la interpretación de los datos y la línea en gris interlineado el modelo BRT. Las marcas en el eje de la x representan la distribución de los datos en el espacio en percentiles (Elith et al. 2008; Levers et al. 2014).

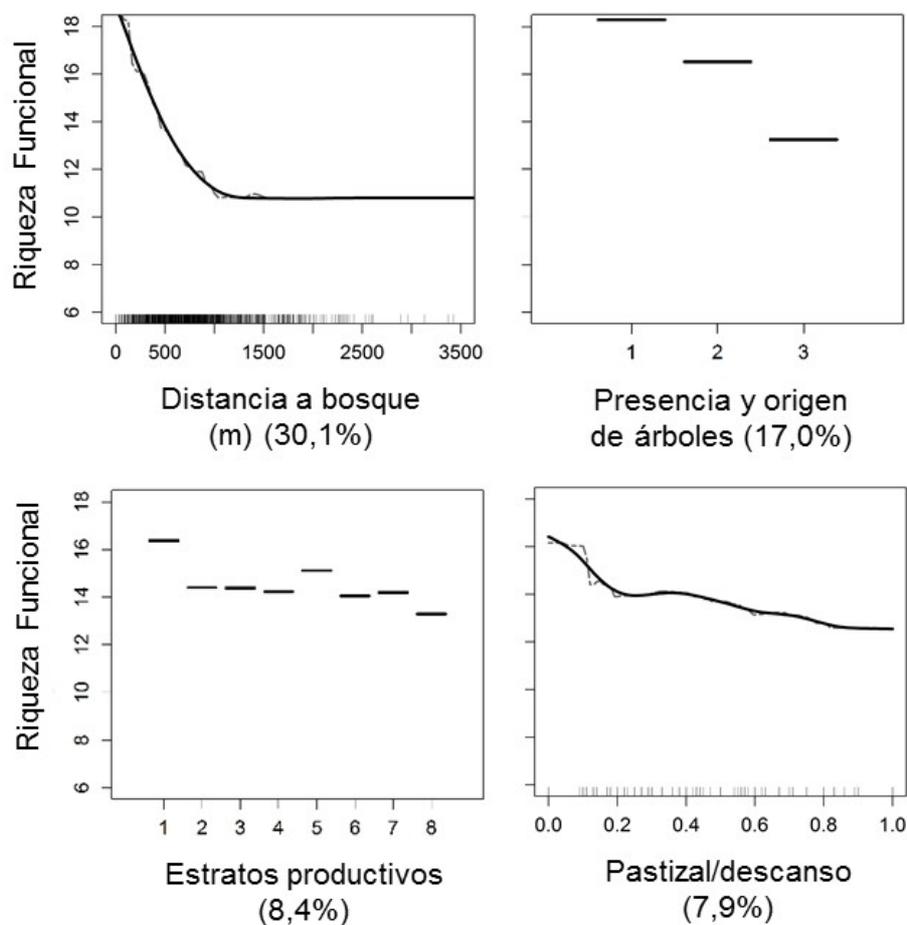


Figura 7.1: Gráfico de la dependencia parcial de las variables influyentes en los modelos de árboles de regresión potenciados (*Boosted Regresión Trees*, BRT) en la riqueza funcional (Fric) de especies de aves que nidifican en árboles y arbustos (pde: 34%). Estrato productivo (1: Espinal Ñandubay, 2: Pampa Mesopotámica, 3: Espinal Algarrobal, 4: Pampa Ondulada Norte, 5: Pampa Ondulada Sur, 6: Pampa Interior Oeste, 7: Pampa Interior Sur, 8: Pampa Interior Norte). Presencia y origen de árboles (1: nativo, 2: exótico, 3: Sin). La línea negra representa las respuestas suavizadas usando una interpolación *spline* para mejorar la interpretación de los datos y la línea en gris interlineado el modelo BRT. Las marcas en el eje de la x representan la distribución de los datos en el espacio en percentiles (Elith et al. 2008; Levers et al. 2014).

Cuando consideramos las diferentes subregiones, la riqueza taxonómica (Tric) de las aves que nidifican en el suelo y Tric y Fric de las que nidifican en árboles y arbustos estuvieron asociadas principalmente a la vegetación arbórea, aunque con efecto contrario para cada grupo. En las tres subregiones analizadas la riqueza taxonómica (Tric) y la riqueza funcional (Fric) de aves que nidifican en árboles y arbustos se asociaron a las mismas características del paisaje como las más relevantes (área o distancia a bosque en el contexto de paisaje y presencia de árboles en el hábitat local), y para Fric se sumaron otras variables de menor importancia. La riqueza taxonómica (Tric) de aves que nidifican en el suelo en cada subregión compartió la variable más importante (área o distancia a bosque en el contexto de paisaje) y además cada subregión tuvo características propias; y en cuanto a Fric los modelos no tuvieron un buen desempeño.

La variable del paisaje con mayor influencia en la riqueza taxonómica de aves que nidifica en el suelo en todas las subregiones fue la vegetación arbórea en el contexto del paisaje. Tric de especies que nidifican en el suelo disminuye a medida que aumenta la superficie de bosque en la subregión Mesopotámica (pde: 33%, Tabla 6.1, Figura 8.1) y en Pampa Ondulada y Pampa Interior aumenta principalmente cuando la distancia a un fragmento de bosque es mayor al rango 300-500 metros aproximadamente (pde: 23% y pde: 18% respectivamente, Tabla 6.1, Fig. 8.1). En relación al hábitat local, en la subregión Mesopotámica la riqueza aumenta ante la ausencia de árboles y en Pampa Ondulada ante el aumento de pastizal/descanso. Consistentemente en todas las subregiones, mayores distancias a ejidos urbanos aumenta la riqueza de aves que nidifican en el suelo (aproximadamente 5 km), aunque el efecto no es tan fuerte. La distancia a un cuerpo de agua, la superficie de cultivos anuales y la diversidad de coberturas fueron variables que surgieron en diferentes subregiones, aunque con un efecto poco pronunciado. Por último se realizaron los modelos BRT para la riqueza funcional (Fric) de las aves que nidifican en el suelo, pero no se presentaron en este trabajo ya que los modelos no tuvieron un buen desempeño (Mesopotamia pde: 3%, Pampa Ondulada pde: 4% y Pampa Interior pde: 7%).

La riqueza taxonómica (Tric) y la riqueza funcional (Fric) de las aves que nidifican en árboles y arbustos en las distintas subregiones estuvieron asociadas principalmente a la vegetación arbórea tanto en el hábitat local como en el contexto de paisaje. En la subregión Mesopotamia, para las aves que nidifican en árboles y arbustos Tric y Fric aumenta al aumentar la superficie de bosque, requiriendo superficies mayores al rango de

10-20 hectáreas de bosque (representando un 13-25% de cobertura de bosque en porciones del paisaje de 500 m de radio) y con la presencia de árboles nativos en el hábitat local (Tric, pde: 39.4%, Tabla 6.1, Fig. 9.1) (Fric, pde: 30%, Anexo 7 y 8). En las subregiones Pampa Ondulada y Pampa Interior, Fric y Tric de aves que nidifican en árboles y arbustos tuvo un umbral de respuesta donde la riqueza de aves disminuye en distancias a un fragmento de bosque superiores al rango de 800-1000 metros (Tric, pde Pampa Ondulada: 38.2%, pde Pampa Interior: 45.2%, Tabla 9.1, Fig. 7.1) (Fric, pde Pampa Ondulada: 19.7%, pde Pampa Interior: 26.0%, Anexo 7 y 8). La presencia de árboles en el hábitat inmediato fue importante para Tric y Fric de las aves que nidifican en árboles y arbustos en Pampa Ondulada, aunque no fue importante si los arboles eran nativos o exóticos; en cambio, en Pampa Interior fue importante que sean nativos (Fig. 9.1 y Anexo 7 y 8). Fric también estuvo asociado a algunas variables diferentes de las asociadas también a Tric, aunque con una asociación más débil. En subregión Mesopotámica Fric estuvo asociado negativamente a la distancia a un cuerpo de agua, en Pampa Ondulada asociada positivamente la diversidad de coberturas en el contexto del paisaje y en Pampa Interior la superficie de cultivos anuales y la diversidad de coberturas, aunque sin direccionalidad en su respuesta (Anexo 7 y 8).

Las variables climáticas resultaron importantes cuando se evaluaron las diferentes subregiones (Anexo 6), aunque su efecto en relación a la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo y a la riqueza taxonómica de aves que nidifican en árboles y arbustos es poco clara. Habría una tendencia a que a mayor precipitación anual de enero la riqueza de ambos grupos de aves disminuye, y en cuanto a la temperatura no se pudo observar un patrón.

Tabla 6.1: Porcentaje del efecto de las variables explicativas en cada modelo BRT y parámetros de su desempeño evaluando la riqueza taxonómica (Tric) de ambos grupos de aves. En negrita: Se interpretaron solo aquellas variables que tuvieron una contribución relativa mayor a la esperada por azar (100 % / número de variables). Hábito de nidificación (S: especies de aves que nidifican en el suelo, A: especies de aves que nidifican en árboles y arbustos). pde:  $100 * (\text{devianza media total} - \text{devianza media residual} / \text{devianza media total})$ .

Grupo	Variables predictoras	Mesopotamia		Pampa Ondulada		Pampa Interior	
		A	S	A	S	A	S
Hábitat inmediato	arb200	<b>19,5</b>	<b>14,5</b>	<b>17,1</b>	2,3	<b>29,4</b>	7,3
	past200	4,6	3,9	5,7	<b>7,9</b>	6,3	<b>6,5</b>
Estructura del contexto de paisaje	aculti500			4,9	<b>8,8</b>	6,6	6,3
	aperen500	2,3	3,9	3,8	3,7	3,8	4,9
	apast500	6,4	6,4				
	abosq500	<b>17,0</b>	<b>24,5</b>				
	shdi500	5,9	6,4	<b>6,0</b>	6,2	5,6	<b>8,1</b>
	alineal500			6,3	4,8	3,1	6,3
	dbosq500			<b>22,4</b>	<b>20,3</b>	<b>17,6</b>	<b>11,1</b>
Intensidad de uso	rendsoja	2,0	1,3	2,5	3,3		
	dganad	2,2	2,8	2,1	1,8	1,2	4,1
Influencia antrópica	durbano	<b>7,0</b>	<b>9,9</b>	6,9	<b>9,9</b>	5,4	<b>9,9</b>
Variabilidad ambiental	asi	5,3	5,2	2,9	2,8	1,9	5,7
	dagua	5,6	<b>8,3</b>	4,9	5,9	4,9	6,7
	tt	<b>9,3</b>	7,1	<b>9,5</b>	<b>13,0</b>	<b>7,7</b>	<b>10,5</b>
	pp	<b>13,0</b>	5,6	5,1	<b>9,3</b>	6,4	<b>12,4</b>
Tamaño muestral		596	596	949	949	790	790
lr		0,005	0,001	0,005	0,0075	0,001	0,005
tc		5	7	6	5	7	7
nt		1100	4350	1500	1000	5850	1000
CV entrenamiento		0,635	0,612	0,624	0,518	0,686	0,450
pde		39,40	<b>33,62</b>	38,18	<b>23,83</b>	45,15	18,26
Devianza media total		1,41	1,33	1,24	0,69	1,52	0,72
Devianza media residual		0,85	0,88	0,76	0,53	0,83	0,59

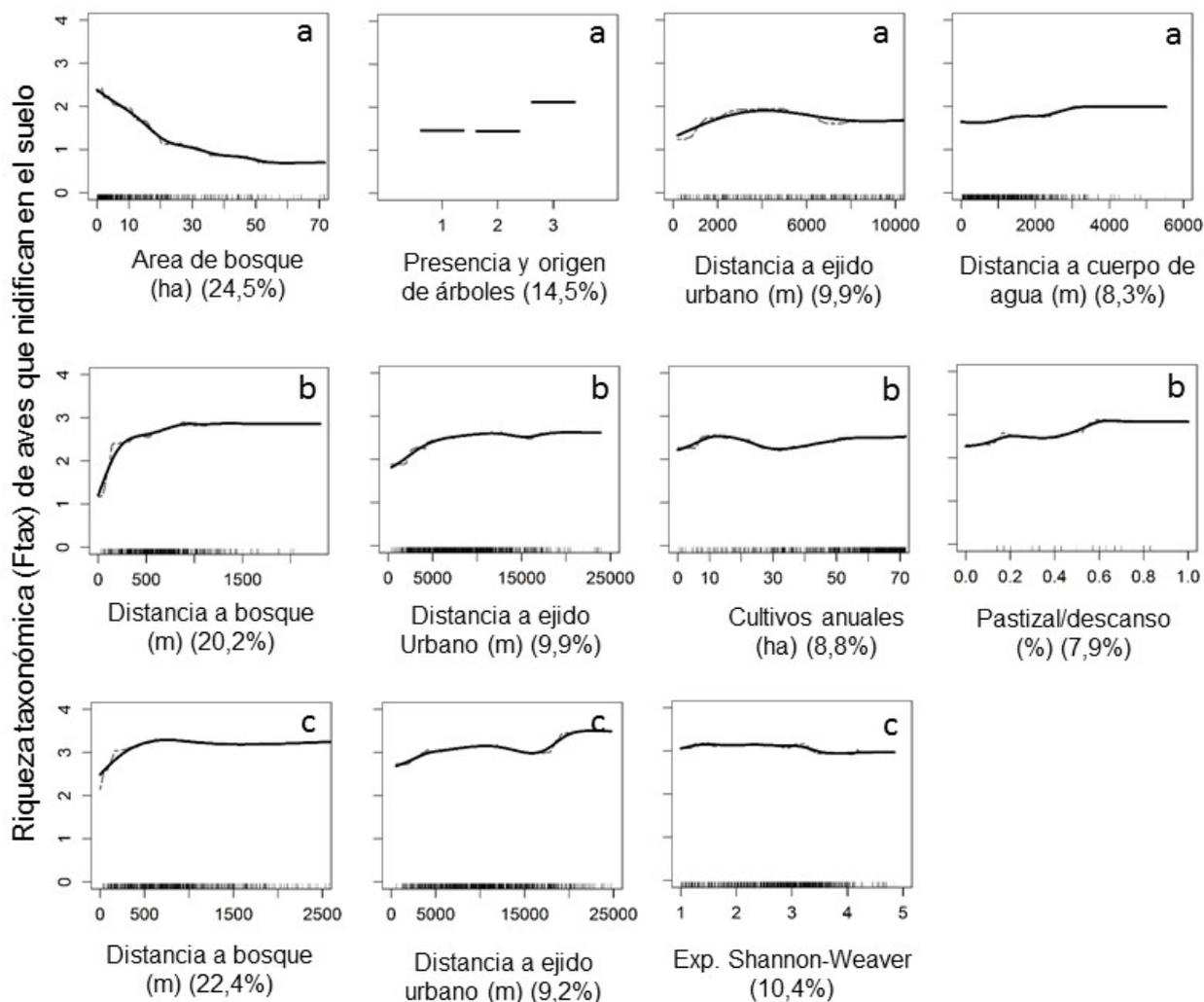


Figura 8.1: Gráfico de la dependencia parcial de las variables más influyentes en los modelos de árboles de regresión potenciados (*Boosted Regresión Trees*, BRT) en la riqueza de especies de aves que nidifican en el suelo en las tres subregiones (Mesopotamia pde: 31%, Pampa Ondulada pde: 26%, Pampa Interior pde: 21%). Subregiones (a: Mesopotamia, b: Pampa Ondulada, c: Pampa Interior). La línea negra representa las respuestas suavizadas usando una interpolación *spline* para mejorar la interpretación de los datos y la línea en gris interlineado el modelo BRT. Las marcas en el eje de la x representan la distribución de los datos en el espacio en percentiles (Elith et al. 2008; Levers et al. 2014).

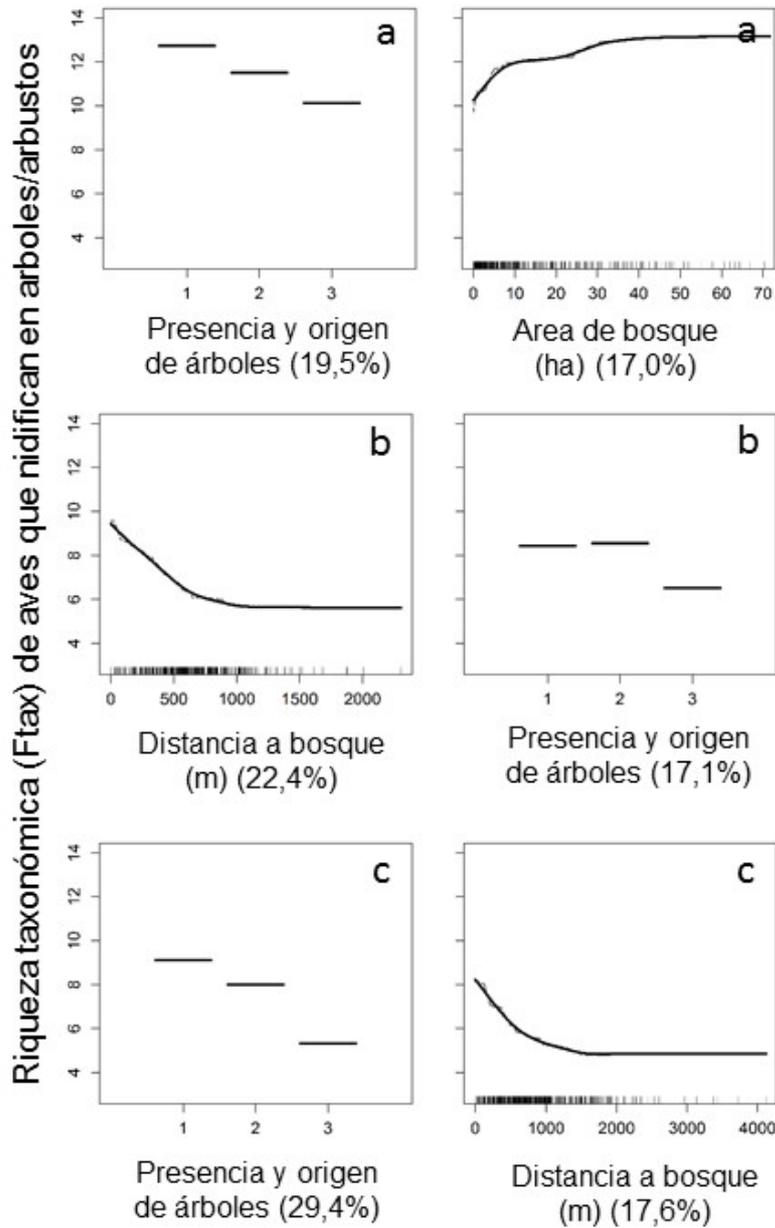


Figura 9.1: Gráfico de la dependencia parcial de las variables más influyentes en los modelos de árboles de regresión potenciados (*Boosted Regresión Trees*, BRT) en la riqueza de especies de aves que nidifican en árboles y arbustos en las tres subregiones (Mesopotamia pde: 40%, Pampa Ondulada pde: 38%, Pampa Interior pde: 45%). Subregiones (a: Mesopotamia, b: Pampa Ondulada, c: Pampa Interior). La línea negra representa las respuestas suavizadas usando una interpolación *spline* para mejorar la interpretación de los datos y la línea en gris interlineado el modelo BRT. Las marcas en el eje de la x representan la distribución de los datos en el espacio en percentiles (Elith et al. 2008; Levers et al. 2014).

## Discusión

En los agroecosistemas de las ecorregiones Pampa y Espinal la estrategia reproductiva de las aves, más específicamente el sustrato donde coloca el nido, determina el tipo de respuesta a los cambios en la estructura del paisaje producto de un proceso de expansión e intensificación agrícola. Los patrones del paisaje que mayor influencia tienen en la riqueza de ambos grupos de aves son contrarios en relación a las variables predictoras más importantes. La vegetación arbórea tuvo un efecto crucial en ambos grupos de aves, la riqueza taxonómica y funcional de aves que nidifican en árboles y arbustos aumentó con una menor distancia a un fragmento de bosque o mayor superficie de bosque en el contexto del paisaje, mientras que la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo disminuyó. Las diferentes respuestas implican que para aumentar la riqueza de ambos grupos de aves debe haber una separación espacial a la escala adecuada en el manejo del paisaje considerando los umbrales de respuesta encontrados. La segunda hipótesis no tuvo apoyo de los resultados y las predicciones se cumplen parcialmente, la riqueza está dada por los mismos factores en cada subregión ambiental-productiva como para toda el área de estudio, y las diferencias entre subregiones son más bien sutiles.

### Riqueza taxonómica y riqueza funcional de aves

La relación positiva entre la riqueza taxonómica y la riqueza funcional de aves para ambos grupos estudiados coincide con resultados de estudios previos donde se han usado un conjunto de datos simulados (Petchey y Gaston 2002, Villéger et al. 2008) y empíricos (Ding et al. 2013). Al aumentar el número de especies de aves mayor será el volumen de rasgos de historia de vida en el ambiente; y si las comunidades tienen especies con rasgos complementarios tendrán mayor riqueza funcional que al tener comunidades de especies con rasgos similares (Petchey y Gaston 2002, Ding et al. 2013). En el caso de la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos las variables que resultaron ser las más importantes fueron las mismas tanto para la riqueza taxonómica como la funcional; en cambio, para las aves que nidifican en el suelo las variables fueron diferentes. En este sentido, una posible explicación es que la riqueza funcional responda a las modificaciones del hábitat en los agroecosistemas actuando el mecanismo de

filtrado ambiental modelando las comunidades de aves (Kraft et al. 2015, Henckel et al. 2019), es decir que un conjunto de especies que nidifican en el suelo con similares rasgos de vida sea afectado particularmente en los agroecosistemas. En resumen, para las aves que nidifican en árboles y arbustos todos los tipos funcionales serían afectados por igual, mientras que para las aves de pastizal que nidifican en el suelo hay un tipo funcional que es particularmente afectado resultando ser un grupo de aves particularmente sensible a la intensificación y expansión agrícola.

La influencia de la estructura del paisaje agrícola es mayor en la riqueza taxonómica que en la riqueza funcional de ambos grupos de aves evaluados, en concordancia con estudios previos (Ding et al. 2013, Schutz & Schulze 2015, Godet et al. 2016). De hecho, el análisis de riqueza funcional de las aves que nidifican en el suelo en las subregiones ambientales-productivas no se pudo hacer ya que la estructura del paisaje no explicaba los valores obtenidos. La estructura del paisaje agrícola tendría un efecto fuerte en la riqueza taxonómica aunque no implicaría perder rasgos funcionales. Se podría decir que en el área de estudio las comunidades de aves han resultado en un ensamble de aves funcionalmente redundante o no se incorporaron rasgos de vida para el cálculo de la riqueza funcional que determinan otras funciones en el ecosistema (Flynn 2009).

#### Hábitos de nidificación y estructura del paisaje

La riqueza taxonómica y la funcional de aves que nidifican en árboles y arbustos aumentan ante la presencia de árboles en el hábitat local y en el contexto del paisaje tanto en las ecorregiones Pampa y Espinal como en las subregiones ambientales-productivas. Al evaluar la riqueza taxonómica los valores más altos se observaron en el estrato productivo Ñandubay y al evaluar la riqueza funcional el efecto fue aún más fuerte, resaltando la importancia del bosque nativo para las aves en la provincia de Entre Ríos (Calamari 2014). El efecto positivo de la presencia de árboles en el hábitat local en la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos es coincidente con hallazgos que muestran una mayor importancia de estos elementos en la abundancia de aves en relación a características de intensidad de uso agrícola (Bas et al. 2009), lo que también se ha observado en agroecosistemas del área de estudio (Weyland et al. 2012; González et al. 2014; Codesido et al. 2008). En relación al contexto de paisaje, es la distancia máxima entre elementos del paisaje arbóreos (800-1000 metros) para maximizar la

riqueza taxonómica y funcional de especies que nidifican en árboles y arbustos un dato novedoso, el cual es consistente entre región y subregiones. Además, los umbrales de respuesta observados necesarios para la conservación de aves en áreas boscosas oscilan entre 10-30% de área de bosque dependiendo del área de estudio (Andrén 1994; Radford & Bennett 2004). En el bosque subtropical del Alto Paraná en Argentina y Uruguay la cantidad de bosque requerida para conservación de aves de bosque fue aproximadamente 20-40% (Zurita & Bellocq 2009) y en la Región del Espinal 20-25% (Calamari 2014). Una explicación potencial a la diferencia en el umbral obtenido en este trabajo (13-25%) y el de Calamari (2014) podría ser la falta de especies de interior de bosque incluidas en el análisis debido a que los muestreos se realizaron en caminos secundarios y terciarios y no en el interior de los bosques.

Contrariamente, la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo disminuye en presencia de elementos arbóreos a menos de 300-500 metros, resultado similar en aves de pastizal en Portugal donde distancias menores que 250 metros a un árbol afecta negativamente a las aves (Leitão et al. 2010). El mecanismo que comúnmente se sugiere es que evitan estos ambientes ya que albergan predadores de nidos (Bergin et al. 2000; Söderström et al. 2003; Thompson et al. 2014). Evitar predadores pareciera ser más importante para este grupo de aves que la disponibilidad de un sitio para nidificar, como un pastizal (Leitão et al. 2010; Thompson et al. 2014) Los resultados indican que la ausencia de árboles en un radio de 300-500 metros podría implicar en el aumento de 1-2 especies aproximadamente, aunque pareciera que este resultado no es sustancial, al haber pocas especies de aves que nidifican en el suelo por punto de muestreo si aumentasen los elementos del pasaje arbóreos podrían tener un efecto global muy alto en la comunidad a escala regional y subregional de este grupo de aves.

En relación a la presencia de infraestructura humana, se ha demostrado que la presencia de áreas urbanas influye en la diversidad de aves (Lepczyk et al. 2008). En el presente trabajo las aves que nidifican en el suelo tendieron a evitar las áreas urbanas a escala del contexto de paisaje consistentemente a escala de región y de subregiones ambientales-productivas. Una posible explicación es que en áreas urbanas además del amplio uso de árboles exóticos ornamentales en las ciudades y áreas suburbanas del área de estudio, un aspecto negativo para este grupo, aumenta el riesgo de predación (Jokimaki & Huhta 2000). Las áreas urbanas aumentan el número de predadores de nidos como aves y mamíferos, y también albergan gatos y perros que ejercen una fuerte presión de predación sobre los nidos ubicados en el suelo (Bocz et al. 2017).

La intensidad de uso del suelo ha sido descrito como un factor importante en la disminución de las poblaciones de aves (Vickery et al. 2001, Donald et al. 2006), aunque estudios que incluyen tanto el manejo realizado en el campo como la estructura del paisaje encontraron que aunque ambos factores son importantes, aunque la estructura del paisaje fue más determinante para las aves (Guerrero et al. 2012). Las variables de intensidad de uso que evaluamos, rendimiento de soja y densidad ganadera, no tuvieron un efecto importante en la riqueza de aves. Consideramos que la diferencia de escala entre los datos de aves y los de intensidad de uso (unidad departamental) podría haber enmascarado la respuesta de las aves a la intensidad del manejo local, y datos con el nivel de detalle requerido no están disponibles para la extensa área de estudio. Aun así, la riqueza funcional de las aves que nidifican en el suelo aumenta a menor índice de aptitud agrícola del suelo; siendo una variable predictora indicadora de la intensidad de uso de la tierra, el cual es un factor relevante para la abundancia de las aves que nidifican en el suelo (Bas et al. 2009).

#### Respuestas de las aves a escala regional y subregional

Las aves que nidifican en el suelo tuvieron mayor variabilidad en su respuesta tanto taxonómica como funcional que aquellas que lo hacen en árboles y arbustos, probablemente porque las aves que nidifican en el suelo tienen requisitos ecológicos que las hacen más sensibles a los cambios del paisaje (Codesido et al. 2008). Las variaciones de respuestas de las aves entre las subregiones pampeanas podrían indicar los efectos de las características biogeográficas y la historia en el uso de la tierra (Codesido 2010). Los factores que afectaron a las aves que nidifican en el suelo fueron más similares entre las subregiones Pampa Ondulada y Pampa Interior en comparación con la subregión Mesopotámica, lo que podría deberse a las diferencias entre los ensambles de aves y biogeográficas entre las regiones Pampa y Espinal.

Es interesante observar que la cantidad de pastizal en el hábitat local fue un factor importante para las aves que nidifican en el suelo considerando las ecorregiones Pampa y Espinal en su conjunto, y luego solo en la subregión Pampa Ondulada, la subregión con menor disponibilidad de áreas remanentes de pastizales naturales y semi-naturales. La disponibilidad de pastizal en el hábitat local es necesario para la nidificación de este grupo de aves (Zalba et al. 2008) lo que resaltaría la importancia de mantener en áreas altamente intensificadas remanentes de hábitat como campos en descanso incluso para

especies comunes (Gavier-Pizarro et al. 2012). La superficie de cultivos anuales se relacionó negativamente (aunque no fuertemente) con la riqueza funcional de aves que nidifican en el suelo al evaluar toda el área de estudio; y contrariamente, la riqueza taxonómica se relacionó positivamente (aunque no fuertemente) con la superficie de área cultivada en Pampa Ondulada. Estos resultados podrían indicar que en el extremo de intensificación algunas especies comunes podrían adaptarse a utilizar ambientes cultivados para nidificar (Dr. Sebastián Dardanelli, com. pers., INTA Paraná) o que también ofrecen hábitats con menos árboles (Pickett & Siriwardena 2011), pero necesitarían pastizales en el hábitat local. En cualquier caso, evitar la presencia de árboles parece ser más importante que el tipo de hábitat disponible de calidad para nidificación en las aves que nidifican en el suelo, lo que indica el efecto negativo de la introducción de árboles en áreas donde predominan originalmente pastizales (Bilenca et al. 2009).

La respuesta taxonómica y la funcional de las aves que nidifican en árboles y arbustos fueron muy consistentes en todas las escalas para los principales elementos del paisaje relacionados con la vegetación arbórea. Incluso en la subregión Mesopotamia, cuando la distancia a un fragmento de bosque se incluye en el modelo en lugar del área de bosque, la respuesta es muy similar a toda el área con un umbral de respuesta alrededor de 800 metros. Sin embargo, el tipo de respuesta cambia un poco a través de las diferentes escalas de extensión (región y subregión). Al evaluar toda la región y las subregiones Mesopotamia y Pampa Interior la presencia de árboles nativos en el hábitat local fue decisiva para la riqueza taxonómica y funcional de aves que nidifican en árboles y arbustos. La presencia de árboles nativos actúa como hábitat remanente favoreciendo la diversidad de aves en paisajes agrícolas en zonas boscosas (Zurita et al. 2006; Mastrangelo & Gavin 2012; Douglas et al. 2014). Sin embargo, en Pampa Ondulada, las aves de este grupo parecen no discriminar entre árboles nativos y exóticos a escala local ya que ambos proporcionan un hábitat suplementario (Haslem & Bennett 2011). Es importante destacar que esta región originalmente tenía muy pocos árboles y en la actualidad predominan las especies de árboles exóticos en la mayoría de los fragmentos de bosque (Ghersa et al. 2002), lo que indica que la expansión de árboles exóticos podría favorecer el aumento de poblaciones de aves que anteriormente no eran comunes en estas áreas, y hasta incluso atraer especies de aves plaga de cultivos (Codesido et al. 2015).

Se ha demostrado que la diversidad de hábitats (heterogeneidad del paisaje) es un factor clave para la conservación de la diversidad de aves, especialmente en los agroecosistemas (Benton et al. 2003). Aunque la respuesta de las aves a la heterogeneidad del paisaje no fue fuerte, la riqueza funcional de aves que nidifican en árboles y arbustos responde de forma positiva a la diversidad de coberturas en la región pampeana, principalmente en la subregión Pampa Ondulada. Es interesante que la influencia de la heterogeneidad del contexto de paisaje es mayor en las subregiones más intensificadas, respuesta encontrada en otros estudios en la región pampeana (Weyland et al. 2012; Codesido et al. 2013; González et al. 2014). Estos resultados destacan la importancia de mantener un mejor equilibrio de cultivos, áreas naturales y elementos lineales para favorecer la biodiversidad en los agroecosistemas.

Los márgenes de lotes de cultivos proporcionan sitios para reproducción, alimentación y refugio de aves, y funcionan como conectores para moverse entre fragmentos de hábitat principalmente durante el invierno (Hinsley & Bellamy 2000; Douglas et al. 2009). El rol de estos ambientes es más importante incluso en paisajes agrícolas homogéneos, donde la existencia de remanentes lineales de vegetación tiene mayores efectos sobre la biodiversidad y los procesos ecológicos (Tschamtkke et al. 2005), ya que son los únicos ambientes que ofrecen potenciales sitios para la reproducción (Walk et al. 2006). Los elementos lineales del paisaje agrícola no fueron importantes para explicar la riqueza de aves que nidifican tanto en el suelo como en árboles y arbustos a la escala de este estudio, tal vez porque muchos elementos lineales de hábitat importantes en el área de estudio no se pueden identificar utilizando imágenes satelitales Landsat TM/ETM+ (30 m).

La distancia a un cuerpo de agua en la subregión Mesopotamia fue relevante para ambos grupos de aves. La riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo aumenta a mayor distancia a un cuerpo de agua y la riqueza funcional de aves que nidifican en árboles y arbustos disminuye a mayor distancia. No resulta claro esta relación, aunque pareciera estar representando la disponibilidad de bosque en el entorno de paisaje, vinculado a la vegetación riparia.

## Escenarios futuros en las ecorregiones Pampa y Espinal: implicancias para las aves

Las tendencias del uso de la tierra en el área de estudio muestran un avance de los cultivos agrícolas sobre pastizales y bosques (Baldi & Paruelo 2008; Calamari 2014; Volante et al. 2015; Piquer-Rodríguez et al. 2018), afectando así tanto a las especies que nidifican en el suelo como aquellas que nidifican en árboles y arbustos. Es necesario tomar medidas de conservación en el área de estudio para ambos grupos de aves principalmente porque la mayoría de las especies incluidas son insectívoras u omnívoras con potencial para proporcionar servicios de control de plagas a la producción agrícola (Gavier-Pizarro et al. 2012).

Es importante destacar que las especies que nidifican en el suelo deben ser consideradas especialmente ya que es un grupo sensible a los efectos de la intensificación agrícola y las cinco especies registradas en las categorías “casi amenazada” o “vulnerable” pertenecen a este grupo, y además han sido ya descritas como un grupo vulnerable en los agroecosistemas de la región pampeana (Azpiroz et al. 2012) y todas están asociadas a humedales (de la Peña 2016). Resulta importante destacar que riqueza funcional y taxonómica de aves que nidifican en el suelo fue bastante mayor en el estrato productivo con menor superficie de soja y alta superficie de pastizal-descanso (estrato 6: Pampa Ondulada Oeste), resultando ser una zona interesante donde tomar medidas de conservación.

En relación a las aves que nidifican en árboles y arbustos, la importancia del estrato Ñandubay, norte de Entre Ríos, resulta una zona de particular importancia de conservación ya que es la zona de mayor riqueza funcional y taxonómica de este grupo.

## Capítulo 2: ¿Manejo a escala de hábitat inmediato o del contexto de paisaje? La importancia de los elementos del paisaje a diferentes escalas para favorecer la riqueza de aves con diferentes hábitos de nidificación en la provincia de Entre Ríos

---

### Resumen

Entender cuáles son los elementos del paisaje claves a diferentes escalas espaciales y de resolución que determinan la riqueza de aves es fundamental para el diseño de paisajes agrícolas que incorporen la conservación de aves. El objetivo de este capítulo es determinar la importancia de la estructura del paisaje (hábitat inmediato vs contexto del paisaje) en la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo y aquellas que nidifican en árboles y arbustos para entender a qué escala estos grupos de aves perciben los elementos del paisaje que determinan su diversidad. Los datos de aves se obtuvieron del Monitoreo Regional de Aves (INTA) para la provincia de Entre Ríos, agrupando los datos de 2010 al 2012 en 179 puntos de muestreo. Las variables predictoras fueron agrupadas en 5 categorías: 1) Hábitat inmediato (estimadas a campo a 200 m y digitalizadas a 250 m en imágenes de alta resolución), 2) Estructura del contexto de paisaje (500 y 1000 m a partir del mapa de cobertura del año 2009), 3) Influencia antrópica y 4) Variabilidad ambiental. Se realizaron análisis de modelos lineales generalizados (GLM) y de árboles de regresión potenciados (*Boosted Regresión Trees*, BRT). Las aves perciben la estructura del paisaje tanto del hábitat inmediato como del contexto de paisaje (siendo la asociación mayor a 500 metros para la riqueza de aves que nidifican en el suelo y 1000 metros para las de árboles y arbustos). La riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos se asoció positivamente con la presencia de árboles en ambas escalas, y la riqueza de las aves que nidifican en el suelo negativamente. En relación a la heterogeneidad del hábitat solo la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos aumentó su riqueza al aumentar la heterogeneidad tanto en el hábitat inmediato como en el contexto de paisaje. La presencia de pastizal-descanso en ambas escalas aumento la riqueza de especies que nidifican en el suelo. Para las aves que nidifican en árboles y arbustos se encontró una interacción donde el efecto positivo de los bordes con vegetación leñosa aumenta en paisajes con baja superficie de bosque. Se observaron umbrales de respuesta en cuanto a la superficie de borde arbóreo-arbustivo a 250 metros (1.5 ha) como también para la superficie de bosque a 1000 metros (50-75 ha).

## Introducción

Las comunidades de aves presentes en los agroecosistemas responden a la composición y configuración del paisaje circundante (Radford et al. 2005; Herzon & O'Hara 2007; Geiger et al. 2010, Fahrig 2013, Fletcher et al. 2018) como así también al hábitat inmediato a escala fina como los elementos lineales con vegetación espontánea (Hinsley & Bellamy 2000; Haslem & Bennett 2011). Es por ello que aumentar la heterogeneidad ambiental a diferentes escalas espaciales, es decir incrementando los ambientes lineales con vegetación espontánea, las áreas naturales y la diversidad de cultivos favorece a las poblaciones de aves (Firbank et al. 2008; Lindsay et al. 2013; Mineau & Mclaughlin 1996; Benton et al. 2003). El análisis de la relación entre biodiversidad y estructura del paisaje a una escala incorrecta puede influir profundamente las conclusiones de un estudio y resultar en recomendaciones de manejo inefectivas. El enfoque multiescala permite evaluar los patrones de respuesta de las aves que dependen de la escala de análisis y detectar la estructuras del paisaje a las escalas apropiadas para manejar la diversidad de aves en agroecosistemas (Tews et al. 2004).

La ocurrencia y abundancia de aves se relacionan con el rango espacial en el que los individuos perciben o son afectados por diferentes elementos del entorno, como la heterogeneidad del hábitat y su aislamiento (Ewers & Didham 2006). Estudios evaluando la relación de las aves con la estructura del paisaje circundante sugieren que las aves responden a los cambios del paisaje producidos a gran escala. Por ejemplo, tres especies de aves del Bosque Atlántico en Brasil responden a la estructura del paisaje a diferentes escalas de extensión, variando de 600 a 1000 metros de radio en torno a los puntos de muestreo según la especie (Boscolo & Metzger 2009). En el centro de EEUU, la correlación entre la abundancia de 8 especies de aves del género *Tyrannus* y la estructura del paisaje en un rango continuo de 16 escalas fueron máximas en las mayores escalas analizadas (Brennan & Schnell 2007). A pesar de que el paisaje influencia a la biodiversidad a diferentes escalas, los requerimientos ecológicos de una especie o grupo determinarían una relación más fuerte con la estructura del paisaje a ciertas escalas, las óptimas para intervenciones de manejo (Bar-Massada et al. 2012).

Ciertos elementos del hábitat inmediato en los agroecosistemas, como banquinas y márgenes de cultivos son fundamentales para la conservación de biodiversidad (particularmente de aves) en agroecosistemas (Benton et al. 2003). Los pequeños remanentes de hábitat proveen sitios de reproducción, forrajeo, refugio; y funcionan como

corredores para moverse entre fragmentos de hábitat dispersos explotando de esta forma recursos que serían inaccesibles (Walker et al. 2005; Douglas et al. 2009; Vickery et al. 2009). La extensión de estos ambientes lineales (Vickery et al. 2002) y la estructura vertical de la vegetación (Hinsley & Bellamy 2000) son los dos factores que mayor influencia tendrían sobre la riqueza y abundancia de aves en paisajes productivos. El rol de estos ambientes resulta más importante aún en paisajes homogéneos intensificados, donde la existencia de hábitat local como bordes de cultivo parecieran tener mayores efectos sobre la biodiversidad y los procesos ecológicos que en paisajes heterogéneos menos intensificados (Tscharntke et al. 2005). El aumento en la resolución de sensores remotos y la disponibilidad de imágenes de alta resolución permiten evaluar la influencia de estos elementos lineales y otros de escala fina (árboles aislados, pequeños cuerpos de agua, etc) en las áreas de actividad inmediata (Gottschalk et al. 2011). En resumen, en agroecosistemas la riqueza y abundancia de aves se relaciona tanto con la riqueza de hábitats marginales en el hábitat inmediato y la riqueza de cultivos en el contexto de paisaje (Herzon & O'Hara 2007; Zuria & Gates 2013).

La importancia de los efectos de la escala del paisaje en las poblaciones de aves está bien documentada, no tanto los efectos de las diferentes interacciones entre las variables del hábitat inmediato y del contexto de paisaje. Las características locales y de paisaje pueden interaccionar, por ejemplo, el uso de la tierra adyacente a los elementos lineales con vegetación espontánea puede generar diferencias en la riqueza y composición de especies de aves, el impacto positivo de una banquina con vegetación espontánea puede potenciarse con la presencia de pastura en los alrededores (Hinsley & Bellamy 2000). Existe una interacción entre la complejidad del paisaje y la longitud de los bordes de cultivo donde estos últimos favorecen la riqueza de aves en paisajes simplificados; en cambio, en paisajes más complejos el efecto local de la longitud de los bordes de cultivo se estabiliza porque la riqueza de aves es alta (Batáry et al. 2010).

En Entre Ríos, la expansión e intensificación agrícola en las últimas décadas ha resultado en alta deforestación y pérdida de remanentes de hábitats lineales en áreas con una larga historia de producción agrícola tradicional. La superficie destinada a agricultura incrementó alrededor de un 50% entre 1990 y 2010 (Calamari 2014; SIEBER 2014); en cambio el bosque nativo declinó alrededor del 70% entre 1914 y 2003 (Muñoz et al. 2005). La reciente y dramática reducción de los bosques en la Región del Espinal se debe a la expansión de la agricultura, el pastoreo excesivo y la extracción selectiva de madera para combustible u otros usos (Lewis et al. 2009; Calamari 2014).

Las poblaciones de aves han sido en su mayoría afectadas negativamente por la expansión e intensificación agrícola. Por ejemplo en el hábitat inmediato, la riqueza de especies y la densidad total de aves fueron mayores en campos con terrazas de control de erosión que en campos sin terrazas; las terrazas con vegetación arbustiva tuvieron mayor efecto que las de vegetación herbácea sobre la riqueza y la densidad de aves (Goijman & Zaccagnini 2008). La riqueza de aves insectívoras responde a la estructura del paisaje en el hábitat inmediato. Aumentó con la superficie de bordes arbustivo-arbóreos, la superficie de monte y con mayor diversidad de ambientes naturales o semi-naturales a escala de hábitat inmediato (González et al. 2014). La densidad de árboles en el hábitat inmediato y la cantidad y configuración del bosque a escala de paisaje favorecieron la densidad de aves de bosque en el espinal entrerriano (Calamari 2014). Sin embargo, no hay un entendimiento claro de la importancia relativa de los elementos del paisaje en el hábitat inmediato en relación con el contexto de paisaje considerando las adaptaciones de grupos ecológicos diferentes.

Durante el periodo reproductivo las aves tienen áreas de acción acotadas y reducen su movilidad a los ambientes que necesitan para construir el nido y tener suficiente alimento para la crianza de los pichones. La estrategia reproductiva, más específicamente el sustrato donde coloca el nido, explica en gran medida la respuesta de las aves a los cambios en el paisaje agrícola (Bas et al. 2009). Las aves que nidifican en el suelo son más vulnerables a la predación que aquellas que lo hacen en vegetación arbórea (Martin 1995) y son sensibles a los cambios en el uso de la tierra a escala local (Bas et al. 2009, Eggert et al. 2011). En agroecosistemas, los elementos del paisaje arbóreos (Ellison et al. 2013; Thompson et al. 2014) y la producción agrícola intensiva (Bas et al. 2009) las afectan negativamente posiblemente por el incremento de predadores generalistas en elementos arbóreos y áreas altamente intensificadas (Thompson et al. 2014). Las aves que nidifican en árboles, arbustos y bosque son especialmente afectadas por la pérdida de la vegetación leñosa remanente y área de bosque (Bas et al. 2009). Como consecuencia, el tipo de cambio en la estructura del paisaje dependiendo de diferentes usos de la tierra no afectará de la misma manera a especies que presenten distintas estrategias reproductivas.

Análisis prospectivos de escenarios futuros para el año 2030 en la provincia de Entre Ríos estiman que la superficie destinada a producción agrícola aumentará sustancialmente con un fuerte impacto en la superficie de bosques y en remanentes de hábitats en áreas productivas (Calamari 2014). Para poder dar recomendaciones de

manejo y diseños de paisajes productivos que permitan compatibilizar producción con conservación de aves y sus servicios ecosistémicos en Entre Ríos es fundamental entender dos aspectos claves de la relación entre la diversidad de aves y la estructura del hábitat. Primero, analizar cuál es la escala o combinación de escalas a las cuales la estructura del paisaje es más determinante en la riqueza de aves. Segundo, cómo se diferencian distintos tipos de estrategias reproductivas en su relación con la estructura del hábitat. Entender esta diferencia permitirá resolver espacialmente las necesidades de diferentes grupos ecológicos en relación con la estructura del hábitat. En este contexto, nos preguntamos ¿Cuáles son los patrones espaciales determinantes del hábitat inmediato y/o del contexto de paisaje y sus posibles interacciones para aumentar la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo y especies que nidifican en árboles y arbustos en la provincia de Entre Ríos? En este capítulo se plantean las siguientes hipótesis y predicciones:

Hipótesis 1: Las especies de aves interactúan con y dependen de la condición de su hábitat a diferentes escalas (desde el hábitat inmediato hasta el contexto de paisaje).

Predicción 1a: La riqueza taxonómica de aves va a estar determinada por una combinación de características de la estructura del paisaje a diferentes escalas.

Hipótesis 2: La estrategia reproductiva de las aves, más específicamente el sustrato donde coloca el nido, determina a que escala espacial y qué elementos del paisaje determinan su presencia localmente.

Predicción 2a. La riqueza de aves que nidifican en el suelo responderá a variables del paisaje a menor escala que aquéllas que lo hacen en árboles y arbustos.

Predicción 2b: La riqueza taxonómica y funcional de especies de aves que nidifican en arbustos y árboles será mayor en sitios con mayor disponibilidad de elementos del paisaje arbóreos a diferentes escalas, al contrario que aquellas que nidifican en el suelo.

Hipótesis 3: Los elementos lineales del paisaje proveen hábitat de reproducción, forrajeo y refugio para las aves en ambientes agrícolas intensificados.

Predicción 3a: La riqueza taxonómica de aves será mayor en sitios agrícolas con mayor superficie de bordes de cultivo con vegetación espontánea.

Predicción 3b: El efecto positivo de los bordes de cultivos en la riqueza de aves será mayor en sistemas agrícolas intensificados.

## Metodología

### Área de estudio

El área abarca 43.000 km<sup>2</sup> del Distrito del Ñandubay de la región fitogeográfica del Espinal y del Distrito Uruguayense de la región fitogeográfica Pampeana (Cabrera 1971) en la provincia de Entre Ríos (Fig. 1.2). La vegetación original del Distrito Uruguayense estaba dominada por pastos, principalmente de los géneros *Stipa*, *Briza*, *Bromus* y *Poa*. En el distrito del Ñandubay, el bosque xerófilo estaba dominado por especies arbóreas como ñandubay (*Prosopis affinis*), algarrobo (*Prosopis nigra*) y espinillo (*Acacia caven*), con un estrato arbustivo y uno herbáceo rico en gramíneas (Cabrera 1971; Morello et al. 2012). El clima de la región es templado húmedo, con temperaturas medias anuales entre 17°C y 19°C. La precipitación anual media es de 900 a 1200 milímetros, disminuyendo de este a oeste (Bianchi & Cravero 2010).

El área de estudio presenta un gradiente de intensificación agrícola norte-sur. Al norte de la provincia de Entre Ríos aún quedan remanentes aislados de monte xerófilo intercalados con actividades agrícolas y ganaderas, resultando en un paisaje agrícola heterogéneo compuesto por cultivos anuales y pasturas perennes y una alta proporción de ambientes naturales o semi-naturales pero que están siendo reemplazados por agricultura (Goijman & Zaccagnini 2008; Calamari 2014). Hacia el sur la producción agrícola intensiva resulta en un paisaje agrícola homogéneo compuesto principalmente por monocultivo de soja donde los ambientes naturales y semi-naturales están relegados a los bordes de caminos y lotes o a ambientes riparios (Zaccagnini et al. 2011; Solari & Zaccagnini 2009).

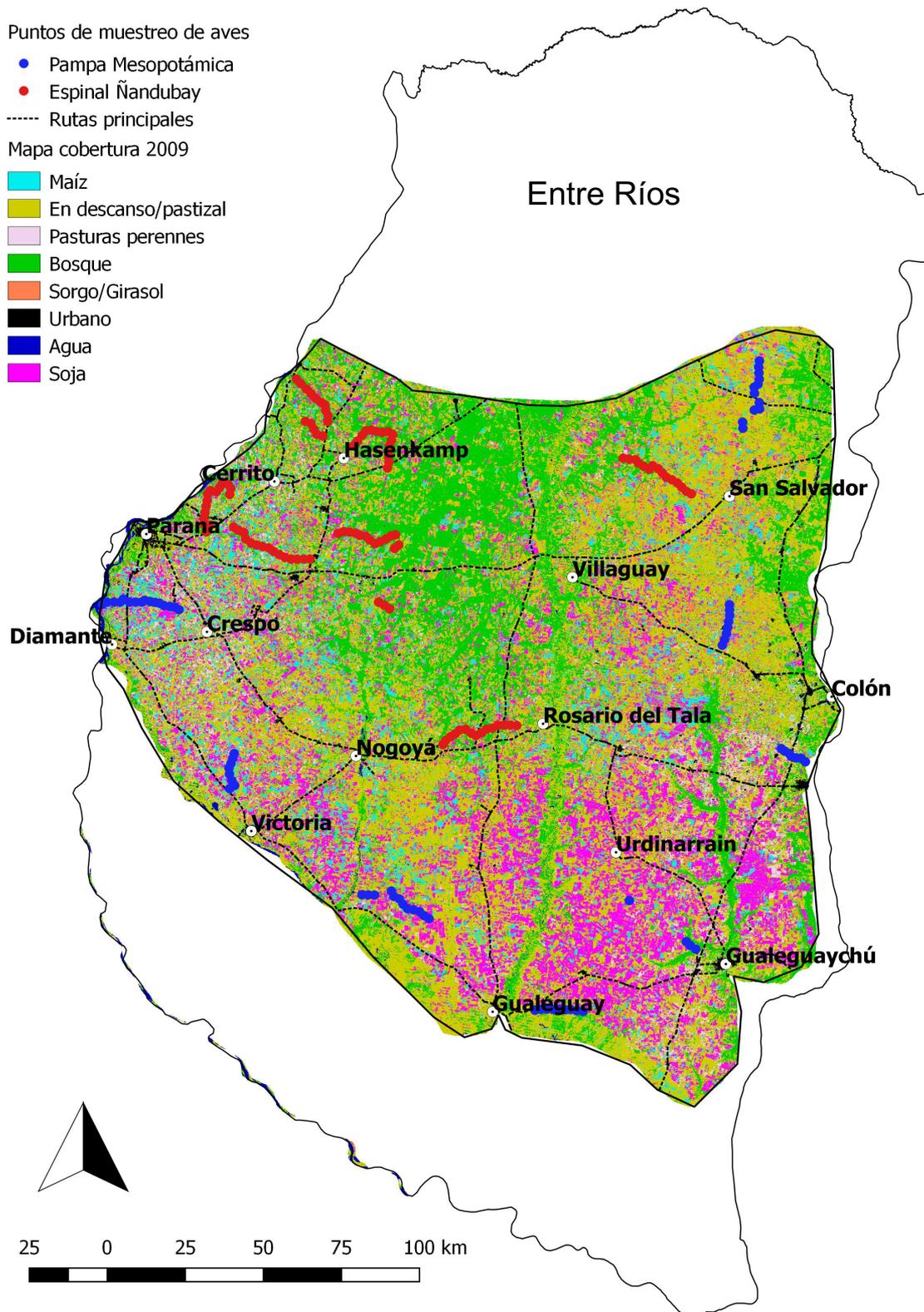


Figura 1.2: Área de estudio en la provincia de Entre Ríos y puntos de muestreo de aves sobre el mapa de coberturas del suelo del año 2009.

## VARIABLES DEPENDIENTES

Los datos de riqueza de aves se obtuvieron del Monitoreo Regional de Aves realizado por el INTA (Zaccagnini et al. 2011). De las transectas del monitoreo ubicadas dentro del área de estudio, se seleccionaron 17 para las que había disponibilidad de imágenes satelitales de alta resolución espacial entre los años 2010 y 2013 y que no presentaban nubes, disponibles a través del sitio Google Earth. De cada transecta original de 30 puntos se tomó un punto de por medio para obtener puntos separados cada dos kilómetros. Se obtuvieron 179 puntos de muestreo considerando cada punto una unidad experimental (Fig. 1.2). En cada punto de muestreo se obtuvo la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo y aves que lo hacen en arbustos y árboles utilizando los datos entre los años 2010 y 2012, considerando los tres años como una sola muestra. La riqueza taxonómica de ambos grupos de aves se calculó en función de la agrupación realizada en el capítulo 1. La riqueza taxonómica de aves que nidifican en árboles y arbustos también incluye aquellas que son especies de bosque, independientemente de donde nidifican. Las aves que nidifican en el suelo incluyen especies que nidifican en el suelo o cercanas al suelo y la mayoría son aves de pastizal (Anexo 4) (De la Peña 2005; Rocha 2008). Así incluimos 86 especies, 75 nidifican en árboles y arbustos y 11 en el suelo (Anexo 9).

## VARIABLES PREDICTORAS

Se identificaron 24 variables predictoras que tendrían potencial efecto en determinar la riqueza de aves que nidifican en el suelo y aquellas que lo hacen en árboles y arbustos y se agruparon en 3 categorías (Tabla 1.2): 1) Hábitat inmediato (medido a campo hasta 200 m - imagen satelital de alta resolución a 250 m), 2) Estructura del contexto de paisaje (imagen satelital a 500 y 1000 m) y 3) Influencia antrópica y variabilidad ambiental.

### Hábitat inmediato

La variable presencia y tipo de árboles/bosque se obtuvo a campo y es una variable factorial que representa el predominio de especies exóticas o nativas, tanto en bordes de cultivo como en fragmentos de bosque, a 200 metros de radio del punto de muestreo. Es una característica crucial para las aves, principalmente aquellas adaptadas

a ambientes boscosos (Zurita et al. 2006; Mastrangelo & Gavin 2012; Douglas et al. 2014). Tiene tres niveles: 1) Predominio de especies nativas 2) Predominio de especies exóticas 3) Sin presencia de árboles/bosque. Esta variable fue registrada cada año del monitoreo pero se utilizó los valores para el año 2009.

Los elementos del paisaje naturales o semi-naturales del hábitat inmediato se cuantificaron a partir de imágenes de alta resolución espacial de Google Earth (satélite IKONOS resolución 1 m y satélite QuickBird resolución 0.6 m). Las imágenes satelitales de alta resolución permiten discriminar elementos del paisaje angostos o de pequeño tamaño que no pueden registrarse con imágenes Landsat TM/ETM+. Se utilizaron imágenes del período de años 2010-2013, disponiéndose de una imagen de uno de estos 4 años por punto de muestreo. Por esto, estas variables pudieron ser calculadas para un solo año por punto, asumiendo que el paisaje en torno al punto no cambió significativamente durante esos años. Se digitalizaron en pantalla para cada punto de muestreo la cobertura de ambientes naturales y semi-naturales y elementos del paisaje en áreas *buffer* de 250 metros de radio (19,6 ha) (Fig. 2.2). Los elementos digitalizados en formato vectorial fueron convertidos a formato raster con una resolución de 1 metro con Qgis (QGIS Development Team 2014) y sus áreas calculadas con FRAGSTATS (McGarigal et al. 2012) (Fig. 2.2).

La superficie de ambientes naturales y semi-naturales ofrece una medida de la extensión de hábitat inmediato disponible a escala local para las aves en estos agroecosistemas. Para calcular las variables de composición del paisaje se digitalizaron polígonos identificando elementos del paisaje teniendo en cuenta dos criterios: 1) la textura de la imagen, considerando herbáceos los elementos de textura lisa, y arbóreo-arbustivos los elementos de textura rugosa, y 2) el conocimiento a campo. Se digitalizaron parches de bosque (incluyendo aquellos con baja densidad arbórea), parches herbáceos, parches peridomésticos (incluyendo áreas arboladas y áreas de estrato vegetal bajo), bordes arbóreo-arbustivos y bordes herbáceos. Los bordes en este trabajo fueron considerados como elementos lineales del paisaje presentes entre un camino y un lote agrícola o entre dos lotes agrícolas. Los bordes arbóreos y arbustivos se agruparon debido a la dificultad en su diferenciación en las imágenes. Se consideró como polígono arbóreo-arbustivo (tanto borde como parche) cuando había más de 2 árboles agrupados y borde cuándo el ancho era mayor a 2 metros. El Índice de diversidad de Shannon-Weaver (McGarigal et al. 2012) provee una medida de la diversidad de ambientes naturales y semi-naturales, que afecta positiva y significativamente la riqueza de aves en

la región (Weyland et al. 2012; Cerezo et al. 2011). El índice final utilizado fue la exponencial del Índice de diversidad de Shannon-Weaver que representa la cantidad efectiva de tipos de coberturas sin favorecer desproporcionadamente elementos raros o comunes (Jost 2006).

Como elemento del paisaje importante para la biodiversidad de aves se consideraron los árboles aislados. Los árboles aislados proveen recursos alimenticios, sitios de reproducción y facilitan el movimiento entre parches (Law et al. 2000; Fischer & Lindenmayer 2002) y se ha encontrado un efecto positivo de su presencia en agroecosistemas (Haslem & Bennett 2008b; Morelli 2013). Los árboles aislados se localizaron visualmente dentro del *buffer* de 250 metros y se digitalizaron como un punto por árbol individual.

#### Estructura del contexto de paisaje

A partir del mapa de coberturas del suelo confeccionado con Imágenes Landsat TM de 2009 (capítulo 1), se calcularon variables de composición y configuración del paisaje en áreas *buffer* a cada punto de muestreo de aves. Se definieron áreas *buffer* circulares concéntricas de 500 (78,5 ha) y 1000 (314.2 ha) metros de radio que representan distintas escalas de percepción del paisaje para las aves (Fig. 2.2). La escala a 500 metros define un área que es equivalente al área de acción de la mayoría de las especies de passeriformes detectados (Boscolo & Metzger 2009). Incorporamos una escala mayor, 1000 metros de radio, para evaluar potenciales factores directos o indirectos del contexto del paisaje que podrían tener un efecto en la dinámica poblacional de las aves, como su influencia sobre los recursos necesarios para las aves en sus áreas de acción y la estabilidad y persistencia de las poblaciones en paisajes fragmentados (Boscolo & Metzger 2009; Oliver et al. 2010).

En cada *buffer* se cuantificaron índices de composición y configuración del paisaje con FRAGSTAT (McGarigal 2014). En Entre Ríos, la cantidad y configuración espacial del bosque nativo afectó a las aves de bosque de manera diferente, especies generalistas fueron más abundantes en paisajes con baja proporción de superficie de bosque y parches pequeños, mientras que el resto de las especies fueron más abundantes en paisajes con una alta proporción de superficie ocupada por bosque y fragmentos grandes (Calamari 2014). Las variables de composición fueron la superficie de las diferentes coberturas y diversidad de coberturas; debido a que las aves responden a los cambios en la composición del paisaje (Benton et al. 2003; Herzon & O'Hara 2007; Geiger et al. 2010;

Gil-Tena et al. 2015). Los índices de composición se calcularon estimando la superficie de las coberturas de bosque, cultivos anuales y pasturas perennes/pastizales; y el índice de diversidad de Shannon-Weaver. La categoría cultivos anuales estuvo compuesta por soja, maíz, girasol y sorgo. El Índice de diversidad de Shannon-Weaver se calculó con la superficie de los distintos tipos de coberturas del mapa desarrollado en el capítulo 1 y el índice final fue la exponencial de Índice de diversidad de Shannon-Weaver (Jost 2006).

Las variables de configuración fueron la configuración del bosque y el número de parches de pastizal. La configuración espacial de bosque se estimó a partir de tres índices; el número de parches, el área promedio de parche y la cantidad de borde total (Trzcinski et al. 1999). Al aumentar el grado de fragmentación de una cobertura, el tamaño del fragmento decrece, aumenta el número de parches en el paisaje y aumenta la cantidad total de borde en el paisaje (Trzcinski et al. 1999). Se utilizó un análisis de componentes principales (CP) incluyendo estos tres índices para obtener una variable de configuración de bosque independiente de la cobertura (Trzcinski et al. 1999). A realizar el CP para la categoría de bosque para cada escala de paisaje (*buffers* de 500 y 1000 m), ambos primeros componentes explicaron el 58% de la variación, pero estaban correlacionados con el área de bosque (Tabla 2.2). El segundo componente principal explicó el 34% y el 35% de la variación para cada escala respectivamente y no correlacionó con el área de bosque. Para ambas escalas, este segundo componente (*pc2bosq500* y *pc2bosq1000*) representa un gradiente desde paisajes con grandes parches de vegetación de bosque a paisajes con muchos parches pequeños donde la cantidad de borde de bosque es alta (Fig. 3.2). El número de parches de pastizal no correlacionaba con el área de pastizal, y resulta ser una medida de cómo está distribuida esta cobertura en el espacio, pudiendo ser relevante para las aves que nidifican en el suelo.

#### Influencia antrópica y variabilidad ambiental

La distancia a ruta pavimentada, la distancia a vivienda y la distancia al centro poblado más cercano se incluyeron como indicadores de otras actividades humanas y controla su potencial efecto. El establecimiento de infraestructura puede tener un efecto directo por el disturbio puntual que genera (Garaffa et al. 2009; Mitchell et al. 2006), pero es un indicador del grado de transformación e intervención antrópica en el sistema. La distancia a centro poblado (límite del ejido más cercano al punto de muestreo) y la distancia a ruta pavimentada se calcularon utilizando los archivos vectoriales de centros

poblados y rutas provistos por el Instituto Geográfico Nacional (IGN). La distancia a la vivienda más cercana se calculó a partir de la digitalización de viviendas en imágenes de alta resolución presentes en Google Earth.

Se incluyeron variables de gradientes ambientales para evitar que su efecto enmascare la relación entre la riqueza de aves y la estructura del paisaje considerando la extensión del área de estudio, ya que los gradientes ambientales son importantes predictores de la distribución de las especies en grandes escalas espaciales (Cueto & Casenave 1999, Bennett et al. 2006). Como variables de gradientes ambientales se incorporaron la temperatura media de enero y estrato productivo (ver capítulo 1). La temperatura media de enero se calculó para cada punto de muestreo como el valor correspondiente para ese punto en el Atlas Climático Digital de la República Argentina, calculadas a partir de 30 años de datos (Bianchi & Cravero 2010). La variable estrato productivo se refiere a la estratificación del área de estudio realizada en el capítulo 1, en este capítulo se consideraron los dos estratos presentes en la subregión Mesopotamia (provincia de Entre Ríos), al norte el estrato productivo Espinal Ñandubay y al sur el estrato productivo Pampa Mesopotámica.

La distancia al río más cercano se calculó como la distancia entre el punto de muestreo de aves y el punto de la línea representando al río más cercano según el archivo vectorial de cursos de agua provisto por el Instituto Geográfico Nacional (IGN).

Tabla 1.2: Variables predictoras incluidas en los modelos estadísticos para determinar la importancia de la estructura del paisaje en el hábitat inmediato vs. el contexto del paisaje en la riqueza de especies que nidifican en el suelo y especies que nidifican en árboles y arbustos en la provincia de Entre Ríos.

Grupo	Descripción	Fuente
	<i>a campo</i>	
	Presencia y origen árboles (1: Nativo, 2: Exótico, 3: Sin) (arb200)	Obtenidas a campo (Zaccagnini et al. 2011)
Hábitat inmediato	<i>250 metros</i>	
	Borde arbóreo-arbustivo (ha) (baa250)	
	Borde herbáceo (ha) (bh250)	
	Parque peridoméstico (ha) (pperi250)	Imágenes Google Earth (resolución ≤ 1 m)
	N° arboles aislados (naa250) Exp. Shannon-Weaver (shdi250)	
	<i>500 metros</i>	
Estructura del contexto de paisaje	Cultivos anuales (ha) (aculti500)	
	Cult. perennes, descanso y pastizales (ha) (apast500)	
	Bosque (ha) (abosq500)	
	Exp. Shannon-Weaver (shdi500)	
	Configuración del bosque (N° parches, área promedio y borde) (pc2bosq500)	
	N° Parches de pastizal y en descanso (nppast500)	
	<i>1000 metros</i>	
	Cultivos anuales (ha) (aculti1000)	
	Cult. perennes, descanso y pastizales (ha) (apast1000)	
	Bosque (ha) (abosq1000)	
Exp. Shannon-Weaver (shdi1000)		
Configuración del bosque (N° parches, área promedio y borde) (pc2bosq1000)		
N° Parches de pastizal y en descanso (nppast1000)		
Influencia antrópica y variabilidad ambiental	Distancia a ejido urbano (m) (durbano)	
	Distancia a ruta pavimentada (m) (druta)	Instituto Geográfico Nacional
	Distancia a río (m) (drío)	
	Distancia a vivienda (m) (dviv)	Imágenes Google Earth
	Estrato productivo (1: Ñandubay, 2: Uruguayense)	Estratificación (Cap. 1)
	Temperatura media de enero (tm)	INTA

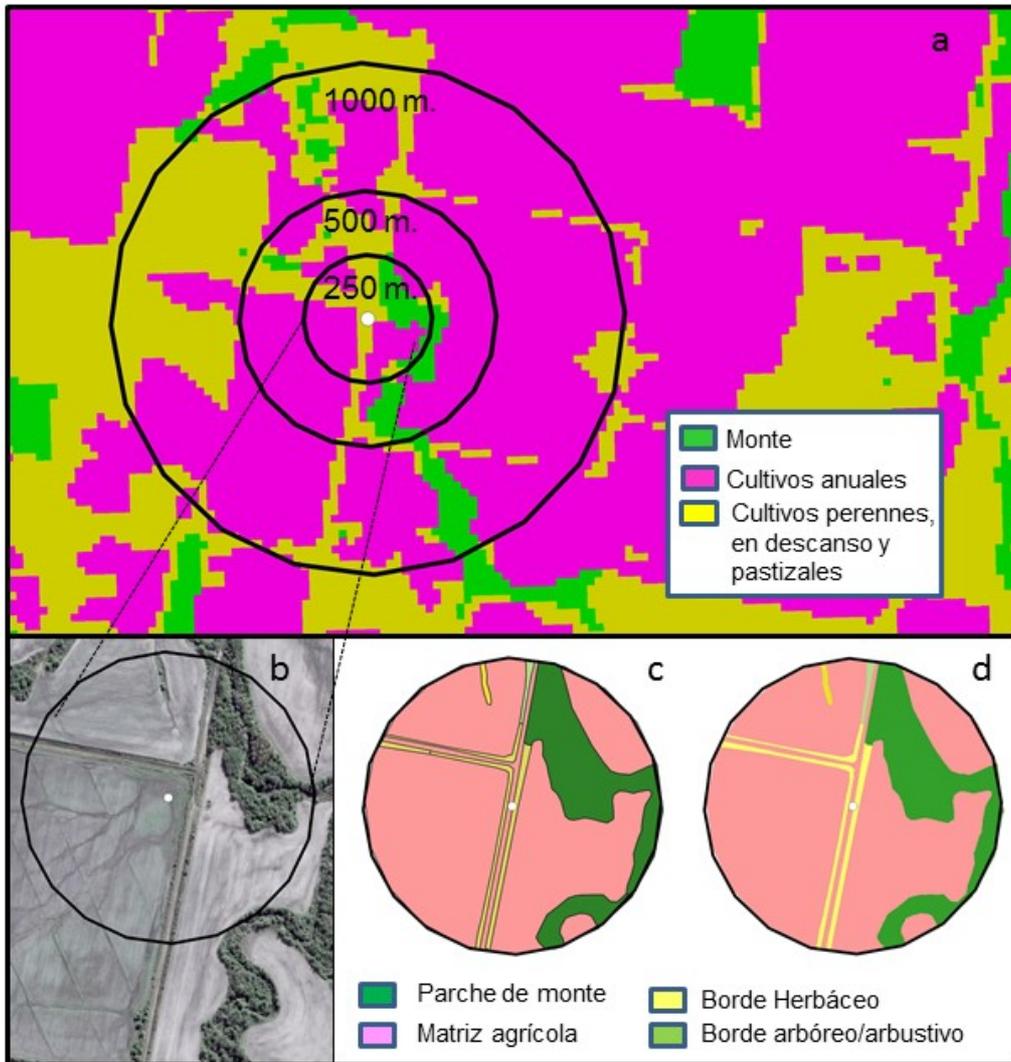


Figura 2.2: Áreas circulares ilustrando las escalas de análisis de la estructura del paisaje en torno a los puntos de muestreo de aves. a) En las áreas circulares del paisaje de radio 500 y 1000 metros se obtuvieron los índices de composición y configuración del contexto de paisaje a partir del mapa de cobertura de la tierra del año 2009 realizado con imágenes Landsat TM. b: En las áreas circulares de radio de 250 metros se digitalizaron las coberturas de ambientes naturales y seminaturales en el hábitat inmediato a partir de imágenes de alta resolución. b: Polígonos representado las diferentes coberturas. d: Raster representando las diferentes coberturas.

Tabla 2.2. Resultado de análisis de componentes principales para variables de configuración de la cobertura bosque en los *buffers* de 500 y 1000 metros. (C1: Componente 1, C2: componente 2, ve: proporción de la varianza explicada por el componente).

Índices de configuración de bosque	Escala de paisaje a 500 m				Escala de paisaje a 1000 m			
	pc1bosq500		pc2bosq500		pc1bosq1000		pc2bosq1000	
	C1	ve	C2	ve	C1	ve	C2	ve
Área promedio del parche	0,254		0,914		0,193		0,927	
Número de parches	0,651	0,586	-0,404	0,346	0,668	0,586	-0,363	0,355
Cantidad de borde total	0,715				0,719			

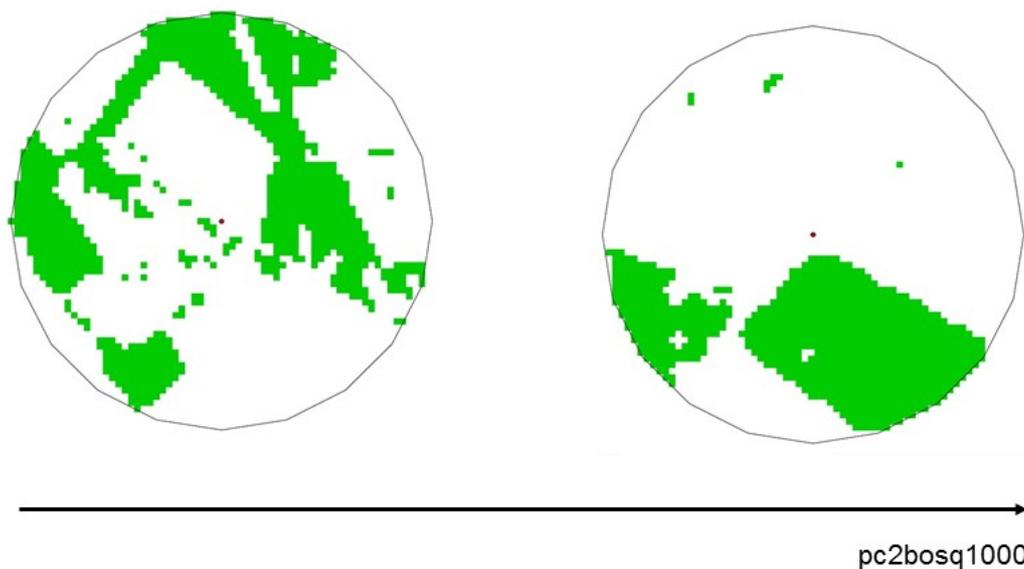


Figura 3.2: Ejemplos de paisajes representando extremos del gradiente de fragmentación de la cobertura de bosque según el análisis de componentes principales. Se observan *buffers* de 1000 metros de radio como ejemplo, pero el gradiente representado es consistente para las escalas de 500 y 1000 metros.

## Análisis estadístico

La influencia del paisaje a distintas escalas espaciales, hábitat inmediato y la estructura del contexto de paisaje se relacionó con la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo y especies que nidifican en árboles y arbustos en la provincia de Entre Ríos. Se realizaron selección de modelos lineales generalizados (GLM) y análisis de árboles de regresión potenciados (*Boosted Regresión Trees*, BRT) para evaluar la influencia del hábitat a distintas escalas espaciales en la riqueza de especies que nidifican en el suelo y especies que nidifican en árboles y arbustos. No se pudo incorporar la riqueza funcional de ambos grupos de aves ya que los modelos BRT y GLM no tuvieron buen desempeño estadístico. Se utilizaron ambas aproximaciones ya que se complementan. GLM permite identificar variables estadísticamente significativas y la dirección de sus efectos; y permite analizar variables respuesta que no tengan una distribución normal (conteos) (Grueber et al. 2011). BRT (*Boosted Regresión Trees*) es una técnica no paramétrica que no realiza hipótesis *a priori* sobre la distribución de la variable respuesta o las explicativas (Elith & Leathwick 2016). Si bien ambos análisis permiten reconocer variables predictoras más relevantes para explicar la riqueza de especies de aves, BRT permite identificar respuestas de tipo no lineal y encontrar umbrales en la respuesta. BRT es insensible a la colinealidad de predictores, relaciones no lineales y efectos de interacción; sin embargo, se evaluó la colinealidad entre variables explicativas calculando una matriz de correlación de Spearman para todas las variables continuas y modelos lineales generalizados entre variables categóricas y continuas para descartar variables correlacionadas. Cuando la correlación fue  $\geq 0.6$  la variable con menor relación con la variable respuesta fue descartada del análisis.

### Modelos Lineales generalizados

La selección de modelos lineales generalizados (GLM) se realizó en el paquete *stats* del programa R versión 3.4.3. Luego de analizar la distribución de las variables respuesta se decidió modelar la riqueza de las especies que nidifican en el suelo como un proceso poisson y las que nidifican en la vegetación arbórea/arbustiva como un proceso binomial negativa. Se ajustaron modelos multivariados *a priori* evaluando cada grupo de variables por separado (modelos para cada una de las escalas espaciales consideradas y modelos combinando variables de influencia antrópicas y ambiental). Luego se ajustaron modelos multiescala incluyendo únicamente las variables que resultaron significativas a

una escala en particular o en el modelo influencia antrópica y ambiental, pero sin incluir en el mismo modelo las variables a escala 500 y 1000 metros, ya que estaban correlacionadas (Tabla 3.2 y 4.2). Se exploró la posible interacción entre variables a diferentes escalas espaciales y únicamente aquellas interacciones que resultaron significativas fueron incluidas en los modelos multiescala.

Las variables predictoras de los modelos multivariados y multiescala GLM fueron estandarizadas con media igual a cero y desviación estándar de 0.5, para una mejor interpretación del efecto de los parámetros del modelo luego del promediado de los mismos (Gelman 2008; Grueber et al. 2011) con la función *standardize* del paquete *arm* (Gelman & Hill 2009). A partir de los modelos multivariados y multiescala se generó un conjunto de modelos combinando las variables predictoras usando la función *dredge* del paquete *MuMin* (Bartón 2017). Para estimar el efecto de las variables predictoras sobre la riqueza de aves que nidifican en el suelo se generó un modelo promedio de los mejores modelos definidos como aquellos con  $\Delta AICc \leq 2$  (model averaging) con la función *model.sel* del paquete *MuMin* (Bartón 2017).

La comparación formal de los modelos se realizó con el criterio de información de Akaike de segundo orden (AICc). AIC compara simultáneamente múltiples modelos cuantificando la incertidumbre reflejando la pérdida de “información”, el modelo con el menor valor de AIC es seleccionado como el mejor modelo (Burnham y Anderson 2002). Cuando la diferencia de los valores de AIC es menor a 2 unidades todos los modelos son igualmente plausibles. AICc es recomendado cuando  $n/k < 40$ , donde  $n$  es el tamaño de la muestra y  $k$  es el número de parámetros estimados. Se calculó la bondad de ajuste al mejor modelo con el estimador chi-cuadrado, se testeó la autocorrelación espacial de los residuos del modelo con un análisis de semi-variograma (Isaaks y Sirivastava 1989) con el paquete *geoR* (Ribeiro & Diggle 2001) y se calculó el pseudo- $R^2$  McFadden adecuado para regresiones de conteos (Long 1997) con el paquete *pscI* (Jackman 2017).

Tabla 3.2: Estructura de los modelos GLM para la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo. Los modelos multiescala se ajustaron incluyendo aquellas variables que fueron importantes en los modelos multivariados.

Tipo	Estructura del modelo	Modelo
multivariado	Local (200 y 250 m) (Local)	arb200 + baa250 + bh250 + pperi250 + naa250 + shdi250
	Paisaje 500 m (500 m)	apasti500 + abosq500 + shdi500 + pc2bosq500 + nppast500
	Paisaje 1000 m (1000 m)	apasti1000 + abosq1000 + shdi1000 + pc2bosq1000 + nppast1000
	Influencia antrópica (IA) + Ambiental (A)	durbano + druta + tm + drio + estrato + diviv
multiescala	Local + 500 m + IA + A	baa250 + bh250 + pperi250 + naa250 + shdi250 + abosq500 + nppast500
	Local + 1000 m + IA + A	baa250 + bh250 + pperi250 + naa250 + shdi250 + abosq1000 + nppast1000

Tabla 4.2: Estructura de los modelos GLM para la riqueza taxonómica de aves que nidifican en árboles y arbustos. Los modelos multiescala se ajustaron incluyendo aquellas variables que fueron importantes en los modelos multivariados.

Tipo	Estructura del modelo	Modelo
multivariado	Local (200 y 250 m) (Local)	arb200 + baa250 + bh250 + pperi250 + naa250 + shdi250
	Paisaje 500 m (500 m)	apasti500 + abosq500 + shdi500 + pc2bosq500 + nppast500
	Paisaje 1000 m (1000 m)	apasti1000 + abosq1000 + shdi1000 + pc2bosq1000 + nppast1000
	Influencia antrópica (IA) + Ambiental (A)	durbano + druta + tm + drio + estrato + diviv
multiescala	Local + 500 m + IA + A	arb200 + baa250*abosq500 + shdi250 + shdi500 + druta + nppast500
	Local + 1000 m + IA + A	arb200 + baa250*abosq1000 + shdi250 + shdi1000 + druta + nppast1000

### Árboles de regresión potenciados (BRT)

BRT utiliza dos algoritmos: árboles de regresión, para generar los modelos que relacionan la variable respuesta con las variables explicativas y boosting para mejorar la precisión del modelo (Friedman 2001). Se utilizó el paquete *dismo* en R versión 3.4.3 (Hijmans y Elith 2014) para llevar a cabo todos los análisis. BRT requiere especificar 4 parámetros: (i) el número de árboles (nt), (ii) la complejidad del árbol (tc), (iii) la tasa de aprendizaje (lr) y (iv) fracción de datos utilizada para generar cada árbol. Se realizó un análisis de sensibilidad sistemático para probar todas las combinaciones de tc (1 a 8) y lr (0.0075 a 0,001) e identificar la combinación de parámetros óptima, mediante validaciones cruzadas (Levers et al. 2014). Usamos la función *gbm.step* del paquete *dismo* (Hijmans et

al. 2016) para determinar automáticamente el número óptimo de árboles. Para cada iteración la fracción de datos utilizada para generar cada árbol fue de 50%. Evaluamos la bondad de ajuste del modelo calculando la devianza predictiva (pde),

$$\text{pde: } 100 * (\text{devianza media total} - \text{devianza media residual} / \text{devianza media total})$$

donde la devianza media residual resulta después del modelado (Elith et al. 2008; Levers et al. 2014). Se interpretaron solo aquellas variables que tuvieron una contribución relativa mayor a la esperada por azar ( $100 \% / \text{número de variables}$ ) (Müller et al. 2013). Se generaron gráficos de la dependencia parcial de cada variable explicativa y la variable respuesta, donde se grafica la respuesta a la variación de cada variable explicativa manteniendo las otras en su valor medio (Friedman 2001), y para facilitar su interpretación las curvas de respuesta fueron suavizadas utilizando una interpolación *spline* (Palancas et al. 2014).

## Resultados

La mitad de los registros de aves fueron especies principalmente insectívoras y la otra mitad fueron insectívoras u omnívoras durante el período reproductivo. La mayoría de las especies registradas eran comunes o bastante comunes (Stotz et al. 1996) y las especies más frecuentes en ambos grupos de aves con diferentes hábitos de nidificación fueron generalistas de hábitat (Anexo 9). Las especies más frecuentes que nidifican en árboles y arbustos fueron *Zonotrichia capensis*, *Furnarius rufus* y *Columbina picuí*; y las especies más frecuentes que nidifican en el suelo fueron *Ammodramus humeralis*, *Sicalis luteola* y *Nothura maculosa*. Se registraron dos especies en estado de conservación “vulnerable” para Argentina (*Sporophila ruficollis* y *Sporophila hypoxantha*) (MAyDS y AA 2017), donde *S. ruficollis* también es una especie amenazada internacionalmente (IUCN 2017). Tanto *Sporophila ruficollis* como *Sporophila hypoxantha* nidifican en el suelo y están asociadas a pequeños humedales (de la Peña 2016).

La riqueza de especies de aves que nidifican en el suelo y especies que nidifican en árboles y arbustos se relacionaron significativamente a patrones del paisaje agrícola a diferentes escalas espaciales, es decir respondieron tanto al hábitat inmediato como a la composición y configuración espacial del contexto de paisaje, teniendo la respuesta más fuerte a escala de 500 metros para las aves que nidifican en el suelo y a 1000 m para las aves que nidifican en árboles y arbustos. La riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos se asoció positivamente con la presencia de árboles tanto en el hábitat inmediato como en la estructura del contexto de paisaje, y por el contrario la riqueza de las aves que nidifican en el suelo se asoció negativamente. La presencia de pastizal-descanso tanto en el hábitat inmediato como en el contexto del paisaje se relacionó a un aumento en la riqueza de especies que nidifican en el suelo. En relación a la heterogeneidad del hábitat solo la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos aumentó su riqueza al aumentar la heterogeneidad tanto en el hábitat inmediato como en el contexto de paisaje, y las que nidifican en el suelo tuvieron una tendencia a aumentar a mayor heterogeneidad de ambientes naturales y semi-naturales en el hábitat inmediato. Para las aves que nidifican en árboles y arbustos se encontró una interacción entre la superficie de bordes arbóreo-arbustivo a 250 metros y la superficie de bosque a 1000 metros, donde el efecto positivo de los bordes aumenta en paisajes con baja superficie de bosque. Se observaron

umbrales de respuesta en cuanto a la superficie de borde arbóreo-arbustivo a 250 metros como también para la superficie de bosque a 1000 metros.

Para la riqueza de especies de aves que nidifican en el suelo tres modelos GLM resultaron los mejores según  $\Delta AICc < 2$  y contenían variables del hábitat inmediato y variables del contexto de paisaje a escala 500 metros (Tablas 5.2 y 6.2, Fig. 4.2), ningún modelo que contenían variables a 1000 metros fue seleccionado entre los mejores modelos. El mejor modelo (baa250 + bh250 + naa250 + pperi250 + abosq500 + nppasti500) explica el 41.1% de la varianza (pseudo- $R^2$  McFadden) y no se detectó autocorrelación espacial (Fig. 5.2). Los tres mejores modelos acumulan un 58% de probabilidad de ser los mejores modelos dentro de los 375 modelos evaluados. Las variables del paisaje que mayor influencia tienen en la riqueza de aves que nidifican en el suelo están relacionadas negativamente a los elementos arbóreos del paisaje.

La riqueza de aves que nidifican en el suelo disminuyó a mayor superficie de bordes arbóreo/arbustivos, mayor superficie de área peridoméstica y mayor número de árboles aislados en el hábitat inmediato; y en relación al contexto de paisaje mayor superficie de bosque. En relación al hábitat disponible para nidificar, la riqueza de aves que nidifican en el suelo aumentó a mayor número de parches de pastizal en el contexto de paisaje y con un efecto menor a mayor superficie de bordes herbáceos en el hábitat inmediato. La diversidad de área natural o semi-natural (250 m) fue seleccionada dentro de los mejores modelos aunque su efecto no fue significativo. El modelo predice que la riqueza de aves que nidifican en el suelo será de 4.3 especies si no hay elementos del paisaje arbóreos (hábitat inmediato y contexto de paisaje), hay 2 ha de bordes herbáceo (hábitat inmediato) y 4 parches de pastizal (contexto de paisaje). En cambio, si en el hábitat inmediato hay 2 hectáreas de bordes arbóreo/arbustivo y no hay bordes herbáceos, y en el contexto de paisaje hay 20 hectáreas de bosque y ningún parche de pastizal la riqueza será de 0.24.

El modelo BRT explicó el 30% de la variación observada en la riqueza de especies que nidifican en el suelo (Tabla 7.2, Fig. 6.2). Las variables que contribuyeron al modelo fueron en el hábitat inmediato la superficie de borde arbóreo/arbustivo y la superficie de borde herbáceo, y en relación al contexto del paisaje el área de bosque y de cultivos anuales. La variable predictora más influyente del modelo BRT para la riqueza de especies que nidifican en el suelo fue la superficie de bosque en el contexto del paisaje con un efecto negativo, sin observarse un umbral de respuesta definido. En relación con variables de menor importancia, se observa una tendencia donde la riqueza de especies

que nidifican en el suelo disminuye a mayor superficie de borde arbóreo-arbustivo y a menor superficie de borde herbáceo en el hábitat inmediato. La superficie de pastizal en el contexto de paisaje resultó ser una de las variables de importancia en el modelo BRT, aunque su efecto no tiene una tendencia definida.

Tabla 5.2: Modelos GLM para la riqueza taxonómica de especies que nidifican en el suelo donde se detallan los 3 modelos con  $\Delta AICc < 2$ . peso: el peso que tiene cada modelo en relación a los 375 modelos. peso\*: peso ponderado en relación con el promediado de los 3 modelos con  $\Delta AICc < 2$ .

Modelo	gl	AICc	$\Delta AICc$	peso	peso*
baa250 + bh250 + naa250 + pperi250 + abosq500 + nppasti500	7	513	0	0,24	0,42
baa250 + naa250 + pperi250 + abosq500 + nppasti500	6	514	0,37	0,2	0,35
baa250 + bh250 + naa250 + pperi250 + abosq500 + nppasti500 + shdi250	8	514	1,13	0,14	0,24
baa250 + bh250 + pperi250 + abosq500 + nppasti500	6	515	2,28	0,08	
baa250 + naa250 + pperi250 + abosq500 + nppasti500 + shdi250	7	516	2,39	0,07	
baa250 + pperi250 + abosq500 + nppasti500	5	516	2,58	0,06	
baa250 + bh250 + naa250 + abosq500 + nppasti500	7	517	4,34	0,03	

Tabla 6.2: Coeficientes promedios de los 3 mejores modelos con  $\Delta AICc < 2$  para la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo. ° Los efectos fueron estandarizados (Gelman 2008; Grueber et al. 2011). Importancia relativa: peso relativo de la variable. Nivel de significancia: ·  $p < 0.1$ , \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

Variable predictora	Coficiente promedio • (conditional average)	Error Estándar	Intervalo de confianza (2,5%)	Intervalo de confianza (97,5%)	Importancia relativa	Nivel de significancia
Intercepto	0,257	0,075	0,109	0,406		***
baa250	-0,863	0,184	-1,227	-0,499	1	***
bh250	0,208	0,123	-0,035	0,451	0,65	.
naa250	-0,313	0,154	-0,618	-0,009	1	*
pperi250	-0,471	0,203	-0,871	-0,071	1	*
shdi250	0,146	0,141	-0,132	0,424	0,24	
nppasti500	0,361	0,132	0,099	0,622	1	**
abosq500	-1,208	0,192	-1,587	-0,829	1	***

° Ver acrónimos en Tabla 1

• Los efectos fueron estandarizados (Gelman 2008; Grueber et al. 2011)

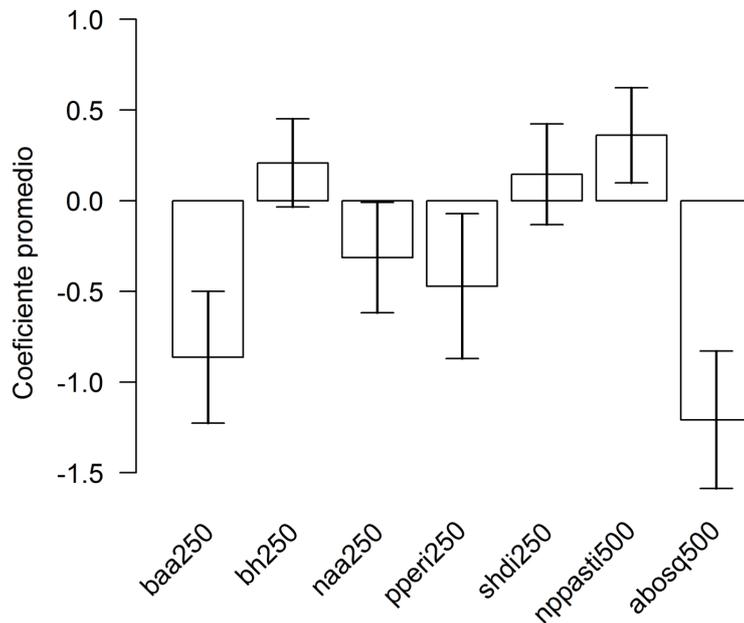


Figura 4.2: Gráfico de los coeficientes promedio estandarizados de los 3 mejores modelos del GLM para la riqueza taxonómica de especies de aves que nidifican en el suelo y sus intervalos de confianza. Los efectos fueron estandarizados (Gelman 2008; Grueber et al. 2011)

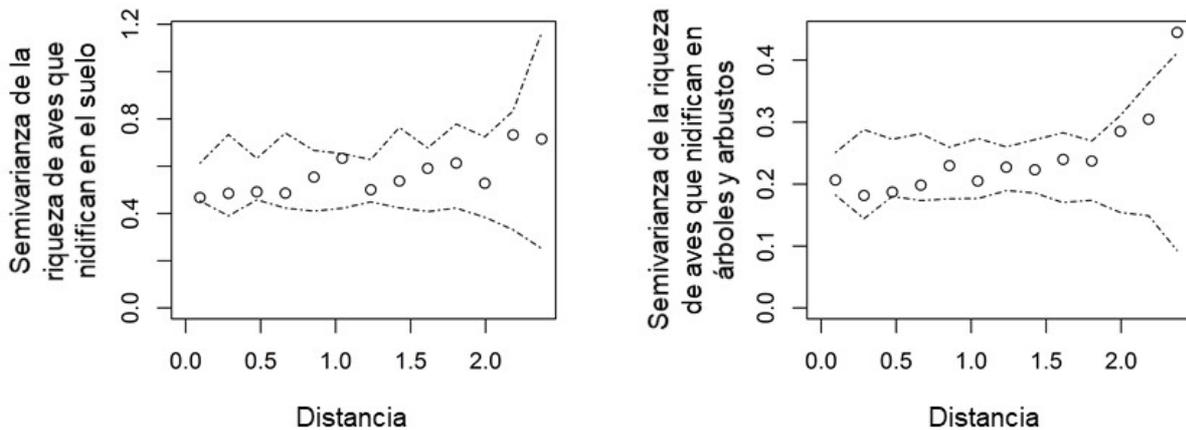


Figura 5.2: Semivarianza de los residuos del modelo completo en función de la distancia entre pares de puntos. La línea punteada representa un intervalo de confianza del 95% para una distribución espacial de los valores completamente al azar.

Tabla 7.2: Importancia relativa de las variables predictoras y parámetros estimados del análisis de árboles de regresión potenciados (Boosted Regresión Trees, BRT) para la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo y aquellas que lo hacen en árboles y arbustos. En negrita: Se interpretaron solo aquellas variables que tuvieron una contribución relativa mayor a la esperada por azar (100 % / número de variables). Hábito de nidificación (S: especies de aves que nidifican en el suelo, A: especies de aves que nidifican en árboles y arbustos). pde:  $100 * (\text{devianza media total} - \text{devianza media residual} / \text{devianza media total})$ .

Variables/Modelo BRT	S	A
arb200	3,9	<b>10,6</b>
baa250	<b>14,2</b>	<b>13,4</b>
bherb250	<b>12,9</b>	6,0
pperi250	5,1	1,4
shdi250	2,2	<b>9,4</b>
narb	2,7	2,2
abosq500	<b>27,5</b>	
shdi500	5,6	
apasti500	<b>7,5</b>	
nppast500	1,4	
pc2bosq500	2,8	
abosq1000		<b>19,1</b>
shdi1000		<b>7,5</b>
apasti1000		6,0
nppast1000		3,7
pc2bosq1000		5,5
durbano	4,2	4,1
drio	3,1	4,7
druta	5,8	6,4
tc	5	8
lr	0,001	0,001
nt	2150	4500
CV entrenamiento	0,628	0,633
Devianza media residual	1,068	1,277
Devianza media total	1,517	2,242
pde	<b>29,6</b>	<b>43,02</b>

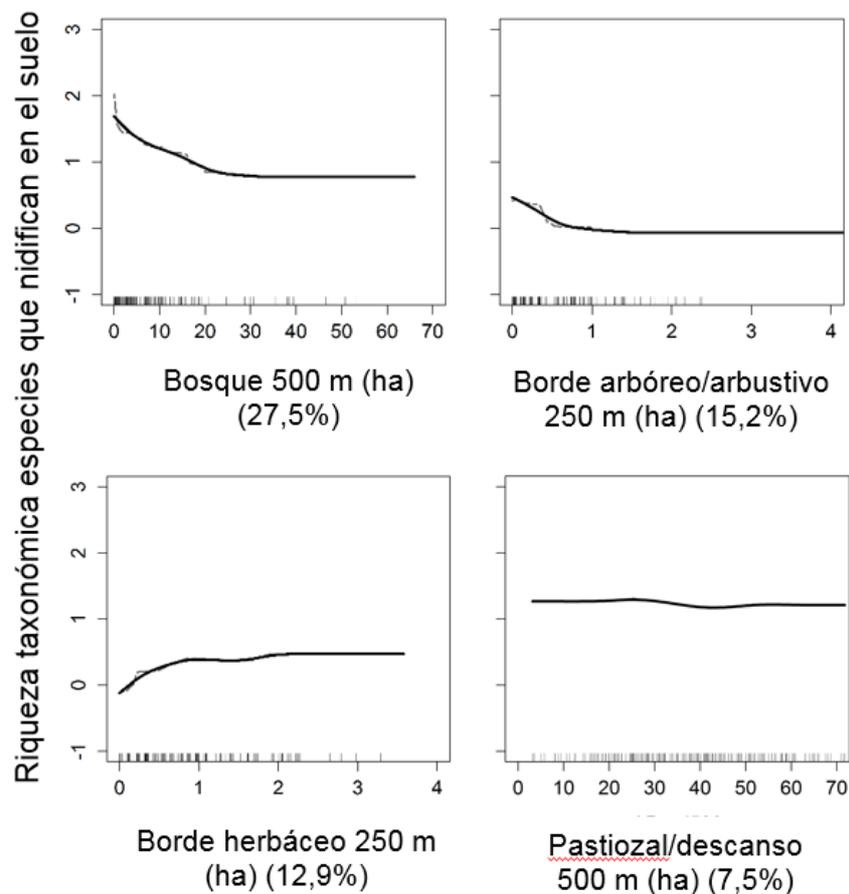


Figura 6.2: Gráfico de la dependencia parcial de las variables predictoras influyentes en los modelos de árboles de regresión potenciados (*Boosted Regresión Trees*, BRT) para la riqueza taxonómica de aves que nidifican en el suelo (efecto de una variable considerando el efecto medio de las demás). La línea negra representa las respuestas suavizadas usando una interpolación *spline* para mejorar la interpretación de los datos y la línea en gris interlineado el modelo BRT. Las marcas en el eje de la x representan la distribución de los datos en el espacio en percentiles (Elith et al. 2008; Levers et al. 2014).

Para la riqueza de especies de aves que nidifican en árboles y arbustos un solo modelo GLM resultó el mejor según  $\Delta AICc$  incluyendo variables a escala 250 metros y variables a escala 1000 metros (Tablas 8.2 y 9.2, Fig. 7.2), ninguna variable a escala de 500 metros fue seleccionada en los mejores modelos. El mejor modelo ( $arb200 + baa250 + shdi250 + abosq1000 + shdi1000 + baa250*abosq1000 + dviv + druta$ ) explica el 50% de la varianza (pseudo- $R^2$  McFadden) y no se detectó autocorrelación espacial del modelo (Fig. 5.2). El modelo seleccionado acumula un 66% de probabilidad de ser el

mejor modelo entre 512 modelos. La riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos aumentó principalmente con la presencia de árboles nativos, mayor superficie de bordes arbóreos/arbustivos y heterogeneidad de hábitat natural y semi-natural en el hábitat inmediato; y en relación al contexto de paisaje, aumentó a mayor superficie de monte y mayor heterogeneidad de coberturas. Se encontró una interacción entre la superficie de bosque en el contexto de paisaje y la superficie de bordes arbóreos/arbustivos en el hábitat inmediato. En paisajes con un 20% de bosque la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos aumenta a medida que aumenta la superficie de bordes arbóreos/arbustivos en el hábitat inmediato, en cambio en paisajes con alta proporción de bosque cambios en la superficie de bordes arbóreo/arbustivos no tiene un efecto sustancial en la riqueza (Fig. 8.2). La riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos se relaciona negativamente con la distancia a una ruta pavimentada o una vivienda. El modelo predice que la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos será de 8 especies en sitios con escasa vegetación arbórea y heterogeneidad de coberturas a 100 metros; y aumentará a 22 especies ante la presencia de 1,5 ha de borde arbóreo-arbustivo, un 30% de bosque a 1000 m y la presencia de cinco coberturas diferentes (1000 m).

El modelo BRT explicó el 43% de la variación observada en la riqueza de especies que nidifican en árboles y arbustos (Tabla 7.2, Fig. 9.2). Las variables predictoras más influyentes fueron la superficie de bosque en el contexto de paisaje y la superficie de borde arbóreo/arbustivo en el hábitat inmediato, teniendo ambas un efecto positivo sobre la riqueza de aves de este grupo. La riqueza de este grupo de aves aumenta a mayor superficie de bosque en el contexto de paisaje (1000 m), y se observa un primer umbral con suficientes puntos de muestreo donde a partir de 50-75 hectáreas la riqueza se estabiliza (representando un 16-24% del entorno de paisaje). En relación con la superficie de borde arbóreo/arbustivo, la riqueza de este grupo de aves aumenta y se estabiliza a partir de 1.5 hectáreas, representado el 7.5% del área circundante a 250 metros y cuando los árboles predominantes en el entorno son especies nativas. Con menor efecto, la heterogeneidad de ambientes naturales y semi-naturales en el hábitat inmediato y la heterogeneidad de coberturas en el contexto de paisaje también tuvieron un efecto positivo en la riqueza de aves de este grupo.

Tabla 8.2: Modelos GLM para la riqueza taxonómica de especies que nidifican en árboles y arbustos donde solo un modelo tuvo  $\Delta AICc < 2$ . peso: el peso que tiene cada modelo en relación a los 512 modelos.

Modelo	gl	AICc	$\Delta AICc$	peso
arb200+baa250+shdi250+druta+shdi1000+nppasti1000+abosq1000+baa250*abosq1000	10	979	0,00	0,66
arb200+baa250+shdi250+druta+shdi1000+abosq1000+baa250*abosq1000	9	981	2,17	0,22
arb200+baa250+druta+shdi1000+nppasti1000+abosq1000+baa250*abosq1000	9	984	5,34	0,05
arb200+baa250+shdi250+druta+shdi1000+nppasti1000+abosq1000	9	984	5,47	0,04
arb200+baa250+shdi250+druta+shdi1000+abosq1000	8	987	8,17	0,01

Tabla 9.2: Coeficientes del mejor modelo GLM para la riqueza taxonómica de aves que nidifican en árboles y arbustos. Importancia relativa: peso relativo de la variable. Nivel de significancia:  $\cdot p < 0.1$ ,  $* p < 0.05$ ,  $** p < 0.01$ ,  $*** p < 0.001$ .

Variable predictorora	Coefficiente* (conditional average)	Error Estándar	Intervalo de confianza (2,5%)	Intervalo de confianza (97,5%)	Nivel de significancia
Intercepto	2,571	0,037	2,498	2,642	***
arb200(2)	-0,1288	0,067	-0,26182189	0,00248616	,
arb200(3)	-0,24559	0,059	-0,36084717	-0,13083158	***
baa250	0,25193	0,046	0,15974709	0,34269285	***
shdi250	0,13327	0,049	0,03641043	0,22962608	**
druta	-0,16791	0,051	-0,26989195	-0,06863081	**
shdi1000	0,26984	0,06	0,1517892	0,38817577	***
nppasti1000	-0,12252	0,06	-0,24010496	-0,00569154	*
abosq1000	0,29937	0,054	0,19232205	0,40608328	***
baa250*abosq1000	-0,13762	0,052	-0,24256482	-0,03763145	**

○ Ver acrónimos en Tabla 1

● Los efectos fueron estandarizados (Gelman 2008; Grueber et al. 2011)

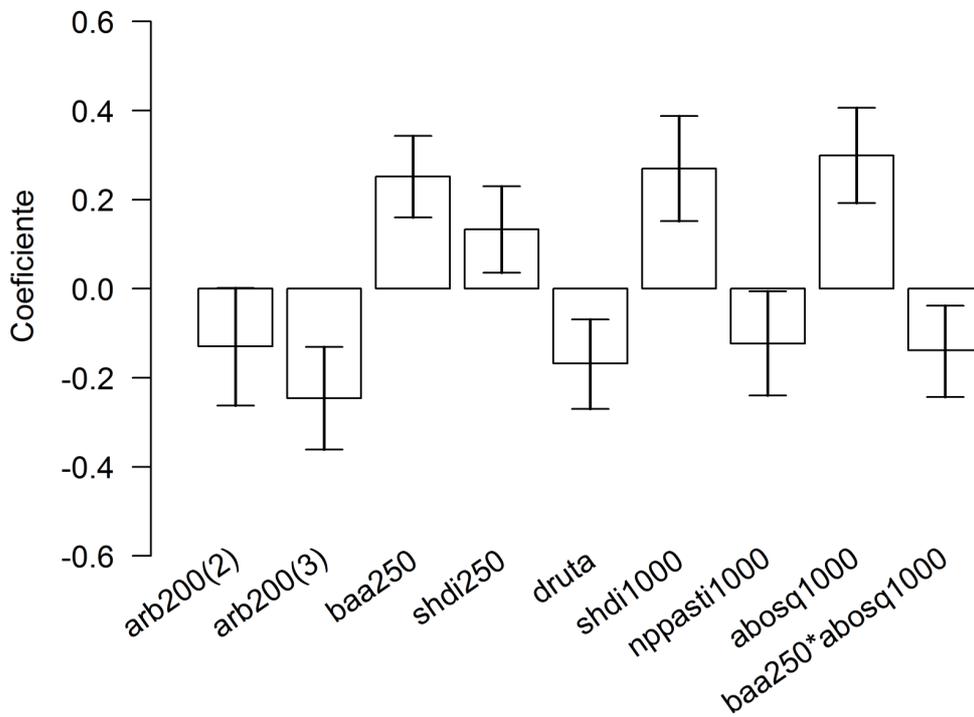


Figura 7.2: Gráfico de los coeficientes estandarizados del mejor modelo GLM para la riqueza taxonómica de especies que nidifican en árboles y arbustos y sus intervalos de confianza. Los efectos fueron estandarizados (Gelman 2008; Grueber et al. 2011)

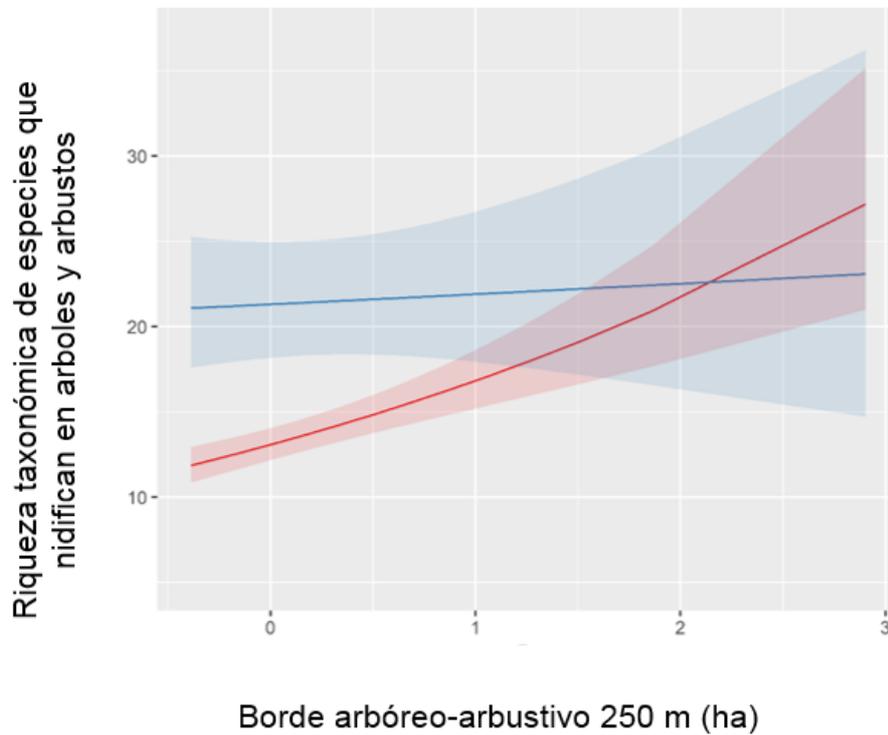


Figura 8.2: Gráfico de la interacción entre la superficie de bordes arbóreo-arbustivo (250 m) y la superficie de bosque (1000 m) en el modelo GLM para la riqueza taxonómica de las aves que nidifican en árboles y arbustos. La línea roja corresponde a un paisaje con 20% de bosque y la línea azul corresponde a un paisaje con 76% de bosque, ambos en un *buffer* de radio de 1000 metros. Las variables predictoras están estandarizadas (Gelman 2008).

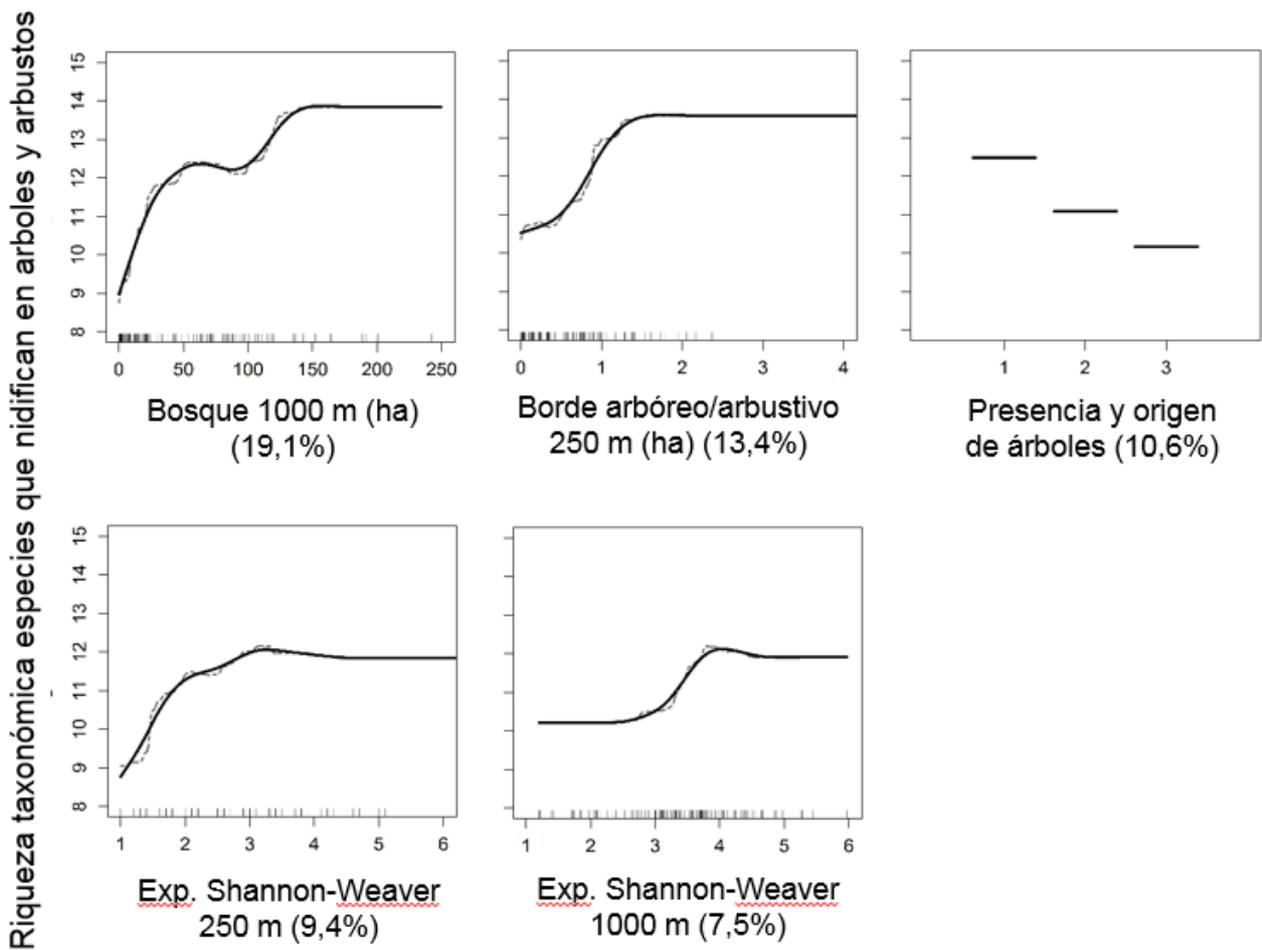


Figura 9.2: Gráfico de la dependencia parcial de las variables predictoras influyentes en los modelos de árboles de regresión potenciados (*Boosted Regresión Trees*, BRT) para la riqueza taxonómica de aves que nidifican en árboles y arbustos (efecto de una variable considerando el efecto medio de las demás). La línea negra representa las respuestas suavizadas usando una interpolación *spline* para mejorar la interpretación de los datos y la línea en gris interlineado el modelo BRT. Las marcas en el eje de la x representan la distribución de los datos en el espacio en percentiles (Elith et al. 2008; Levers et al. 2014).

## Discusión

En el centro-oeste de la provincia de Entre Ríos, la estructura del paisaje a diferentes escalas resultó importante tanto para las aves que nidifican en el suelo como para aquellas que nidifican en árboles y arbustos, es decir respondieron tanto al hábitat inmediato como a la estructura del contexto de paisaje lo que apoya fuertemente la primera hipótesis. En relación a la segunda hipótesis ambos grupos de aves respondieron de manera diferente a la escala espacial y a la estructura del paisaje. El efecto de la estructura del contexto de paisaje en la riqueza de aves que nidifican en el suelo ocurrió en la menor escala evaluada (500 m que representan 78.5 ha) sugiriendo que este grupo de aves es sensible a las prácticas de manejo a escala local. En cambio, el efecto de la estructura del contexto de paisaje en la riqueza de para las aves que nidifican en árboles y arbustos fue en la escala mayor evaluada (1000 m que representan 314,2 ha), la cual es una superficie sustancialmente mayor al área de acción de la mayoría de las aves de este grupo sugiriendo que mayor superficie de bosque y heterogeneidad de coberturas a gran escala podría tener efectos indirectos positivos en las poblaciones de aves. Los bordes con vegetación natural o semi natural fueron importantes para ambos grupos de aves lo que apoya la tercer hipótesis planteada, la superficie de borde herbáceo tuvo un efecto positivo en la riqueza de aves que nidifican en el suelo y las banquinas de caminos arbóreos-arbustivos funcionan mitigando el efecto negativo de la pérdida de bosque a escala de paisaje en las aves que nidifican en árboles y arbustos. Los resultados encontrados proporcionan información valiosa para diseñar y restaurar paisajes agrícolas que pueden favorecer la riqueza de aves en la provincia de Entre Ríos.

### Respuesta de las aves a escala local y de paisaje

Las aves respondieron tanto al hábitat inmediato como a la estructura del contexto de paisaje. Esta respuesta multiescala de ambos grupos de aves con diferentes hábitos de nidificación en relación con el contexto espacial podría deberse a los requerimientos de hábitat inmediatos necesarios a escala local para buscar territorio durante el período reproductivo, y a mayor escala un efecto indirecto del paisaje que condiciona su permanencia en un sitio.

La riqueza de aves que nidifica en el suelo parecería ser más sensible a las prácticas de manejo que se dan a escala local (Bas et al. 2009, Geiger et al. 2010, Eggers et al.

2011, Thompson et al. 2014) donde la intensificación a nivel de predio tiene un efecto negativo en la abundancia durante el periodo reproductivo de este grupo de aves (Geiger et al., 2010, Guerrero 2012). La riqueza de aves que nidifican en el suelo aumentó a mayor superficie de bordes herbáceos y heterogeneidad de coberturas naturales y semi-naturales en el hábitat inmediato, donde la ausencia de estos elementos del paisaje indican un mayor grado de intensificación en el lote maximizando la producción aprovechando todos los espacios. Las posibilidades de nidificación para las especies de este grupo en agroecosistemas intensificados se reducen notablemente, y es necesario centrarse en realizar prácticas de manejo a escala de predio.

Por el contrario, la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos además de responder al hábitat inmediato responde a la estructura del paisaje a mayor escala donde los cambios en el uso del suelo podría tener efectos indirectos en las poblaciones de aves (Boscolo & Metzger 2009). Las especies incluidas en el grupo que nidifica en árboles y arbustos son en su mayoría de pequeño porte y passeriformes con áreas de acción pequeñas pudiendo alcanzar 40 hectáreas (Rivera et al. 2003; Lopes & Marini 2006; Kanegae 2013; Rechetelo et al. 2016) aunque en período reproductivo podría reducirse a 1 hectárea (Morganti et al. 2017). Resultados similares se obtuvieron en aves passeriformes en el Bosque Atlántico, donde 3 especies percibieron el paisaje entre 600-1000 metros (113-314 ha), áreas mucho mayores que el área de acción (6-15 ha) (Boscolo & Metzger 2009). Para la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos, la estructura del paisaje agrícola estaría condicionando la permanencia de las especies en un determinado lugar donde otros factores indirectos que se dan a mayor escala estarían influenciando la sensibilidad de las especies. Este grupo de aves está conformado por especies de áreas abiertas y especies de bosque, para las especies de bosque la fragmentación del bosque podría estar impidiendo la accesibilidad de estas especies a la matriz agrícola, y para las especies de áreas abiertas un manejo intensivo que implique pérdida de heterogeneidad a diferentes escalas podría tener un efecto negativo en la disponibilidad de alimento o de refugio.

#### Hábitos de nidificación y estructura del paisaje

Las aves que nidifican en el suelo y las aves que nidifican en árboles y arbustos están influenciadas por el hábitat inmediato y también por la estructura del paisaje a 500 (78 ha) y 1000 metros (314 ha) respectivamente, teniendo una respuesta opuesta a la

vegetación arbórea a varias escalas y similar efecto positivo de la diversidad de ambientes naturales y semi-naturales en el hábitat inmediato. Agroecosistemas con diversidad de ambientes naturales y de cultivos ofrecerían mayor disponibilidad de nichos ecológicos resultando ser una práctica de manejo a múltiples escalas de paisaje adecuada para favorecer a las aves en su conjunto en agroecosistemas de la provincia de Entre Ríos.

La relación positiva entre la heterogeneidad espacial a escala de hábitat inmediato (19 ha.) en ambos grupos de aves y a escala de contexto de paisaje (310 ha) para las que nidifican en árboles y arbustos respalda la hipótesis de heterogeneidad del hábitat (MacArthur & Wilson 1967) y concuerda con numerosos estudios realizados en el mundo (Benton et al. 2003; Firbank et al. 2008; Lindsay et al. 2013). Aumentar la heterogeneidad espacial de paisaje (165 ha) favorece la abundancia y diversidad de aves en los agroecosistemas de Iowa en EEUU (Lindsay et al. 2013), como así también en Inglaterra (Firbank et al. 2008). Los paisajes heterogéneos menos intensificados ofrecen una mayor disponibilidad de recursos y microclimas, que pueden amortiguar a las poblaciones contra la variación climática y generar dinámicas poblacionales más estables (Oliver et al. 2010).

La heterogeneidad de coberturas del paisaje agrícola ya ha sido descrita como una característica fundamental del paisaje agrícola para las aves en la región pampeana (Pedrana et al. 2008, Codesido 2010; Cerezo et al. 2011). Incrementar la heterogeneidad de coberturas a varias escalas de paisaje en el agroecosistema implica favorecer la diversidad de cultivos anuales, de pasturas perennes, de actividades agrícolas y de ambientes naturales, todas en su conjunto aportan hábitat para diferentes especies de aves (Benton et al. 2003; Firbank et al. 2008; De Frutos et al. 2015); como también para mariposas, plantas y artrópodos (Perović et al. 2015; Martínez et al. 2015); y es fundamental para el diseño de paisajes agrícolas sostenibles (Landis 2017).

Las aves que nidifican en árboles y arbustos se beneficiaron con la vegetación arbórea tanto en el hábitat inmediato como en el contexto de paisaje y las que nidifican en el suelo tienden a evitarlos también a ambas escalas. Por ejemplo para las aves que nidifican en el suelo, en un estudio realizado en agroecosistemas de Minnesota en EEUU, las densidades de cuatro especies de pastizal respondieron negativamente a la vegetación arbórea en el hábitat inmediato y en el contexto de paisaje (Thompson et al. 2014). En la provincia de Entre Ríos, es necesario conservar una superficie mínima de bosque a escala del contexto de paisaje para conservar a las aves que nidifican en árboles y arbustos, y en el hábitat inmediato realizar acciones de manejo en función del

grupo de aves al cual se quiere favorecer. La configuración del bosque no tuvo un efecto importante en la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos, donde pareciera que la composición es determinante (Fahrig 2013). Los umbrales de respuesta en relación con la superficie de bosque necesarios para la conservación de aves en sistemas productivos oscilan entre 10-30%, dependiendo del área de estudio y el grupo de aves evaluado (Andrén 1994; Radford & Bennett 2004). En paisajes de 10.000 hectáreas en el Bosque Atlántico del Alto Paraná de Argentina y Paraguay y en la Región Espinal la cantidad de bosque requerida para la conservación de las aves es de aproximadamente 20-40% y 20-25% del paisaje respectivamente (Zurita & Bellocq 2009; Calamari 2014), cercanos a los encontrados en el presente trabajo.

En relación con el hábitat inmediato la vegetación arbórea es importante para las aves, aunque con efectos contrarios según el grupo. Las aves que nidifican en árboles y arbustos requieren elementos del paisaje arbóreos, y diversidad de ambientes naturales y semi-naturales. En concordancia con otros estudios, las aves que nidifican en árboles y arbustos se favorecen cuando en el hábitat inmediato hay árboles nativos (Zurita et al. 2006), mayor superficie de bordes arbóreos/arbustivos (Goijman & Zaccagnini 2008; González et al. 2014) y mayor diversidad de ambientes naturales y semi-naturales (González et al. 2014). Por el contrario, las aves que nidifican en el suelo evitaron vegetación arbórea en el hábitat inmediato como bordes arbóreos-arbustivos y áreas peridomésticas, posiblemente por albergar predadores de nidos (Bergin et al. 2000; Söderström et al. 2003; Thompson et al. 2014) y especies parasitas de nidos (Patten et al. 2006) y tienden a aumentar su riqueza cuando hay mayor heterogeneidad de ambientes naturales y semi-naturales. Las áreas peridomésticas tienen árboles exóticos ornamentales que podrían aumentar el riesgo de predación por aves y mamíferos, y también por animales domésticos (Jokimaki & Huhta 2000; Bocz et al. 2017). Estos resultados contrastantes en el hábitat inmediato sugieren la necesidad de realizar acciones de manejo en función del grupo al cual se quiere favorecer.

La importancia de los elementos lineales: Interacción entre el hábitat inmediato y el contexto de paisaje

Los márgenes de cultivos son fundamentales en los agroecosistemas como hábitat disponible para biodiversidad, aportando hábitat reproductivo y refugio durante el verano y alimento durante el invierno (Hinsley & Bellamy 2000; Walker et al. 2005; Douglas et al.

2009; Vickery et al. 2009). En el presente trabajo, mayor superficie de márgenes de cultivo tanto herbáceos como con vegetación arbórea-arbustiva tiene un efecto positivo tanto para las aves que nidifican en el suelo como para las que nidifican en árboles y arbustos. El potencial de los bordes de cultivo con vegetación espontánea como elementos del paisaje para mitigar el impacto de la pérdida de ambientes naturales para las aves en los agroecosistemas ha sido descrito teóricamente, aunque son pocos los estudios que hayan encontrado interacciones positivas entre elementos del paisaje a diferentes escalas espaciales (Batáry et al. 2010).

Existe una interacción entre la estructura del contexto de paisaje a gran escala y las características del hábitat inmediato como bordes de cultivo, donde estos últimos aumentan la riqueza de aves en paisajes agrícolas simplificados y a medida que aumenta la proporción de ambientes naturales y semi-naturales el efecto positivo de los bordes en la riqueza de aves disminuye (Batáry et al. 2010). Un patrón similar encontramos en la provincia de Entre Ríos, donde el impacto positivo de los bordes de cultivo arbóreo-arbustivo aumentando la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos aumenta sustancialmente en paisajes agrícolas con superficies de bosque en el contexto de paisaje menores al 30%. Este patrón de respuesta es coincidente con el umbral encontrado por Hanski (2015) donde la configuración del hábitat remanente tiene una influencia sustancial en la presencia de especies (Hanski 2015, Haddad et al. 2017). En paisajes agrícolas con mayor proporción de bosque en el contexto de paisaje las aves que nidifican en árboles y arbustos preferirían grandes fragmentos de bosque, los cuales ofrecen sitios reproductivos con menor riesgo por predación que ambientes lineales aislados (Weldon 2006).

Pautas de manejo que incrementen los bordes de cultivo arbóreo-arbustivos para favorecer a las aves que nidifican en árboles y arbustos tendría un efecto positivo en sitios con baja proporción de bosque en el contexto de paisaje. Actualmente la legislación de la provincia de Entre Ríos permite sembrar en banquinas de rutas provinciales (Ley 9583 2004) aunque pareciera que por el momento se encuentra prohibido aunque sin resolución legal (Dirección de Legales de la Repartición de la provincia de Entre Ríos, com. pers. 18 julio 2018). Para las banquinas de caminos secundarios y terciarios no está legislado y en la práctica estas banquinas se cultivan o se utilizan para pastoreo de ganado. La ausencia de una legislación clara que prohíba las actividades agrícolas en todas las banquinas de rutas y caminos pone en riesgo estos ambientes fundamentales

para las aves de los agroecosistemas, particularmente en áreas de producción muy intensificada.

#### Escenarios futuros para la Provincia de Entre Ríos: implicancias para las aves

Análisis de escenarios para la provincia de Entre Ríos estiman que la superficie destinada a producción agrícola aumentará sustancialmente hacia el año 2030 en detrimento de las coberturas de bosque y pastizal (Calamari 2014). Estos cambios modificarán aún más el monte nativo entrerriano fragmentándolo y afectando principalmente a las aves de interior de bosque (Calamari et al. 2018). Las dos especies registradas en la provincia de Entre Ríos en las categorías “casi amenazada” o “vulnerable” pertenecen al género *Sporophila* y son especies de pastizal asociadas a vegetación palustre, que podrían ser afectadas no solo por la eliminación de pastizales y la expansión de árboles y cortinas vegetadas sino por la tendencia de eliminar vegetación palustre en el sur de Entre Ríos (Sica 2016). Estos cambios podrían afectar tanto a las especies que nidifican en el suelo como aquellas que nidifican en árboles y arbustos.

Es necesario tomar medidas de conservación en el área de estudio para ambos grupos de aves principalmente porque la mayoría de las especies incluidas son insectívoras u omnívoras con potencial para proporcionar servicios de control de plagas a la producción agrícola (Gavier-Pizarro et al. 2012). Aumentar la heterogeneidad de hábitat natural o semi-natural en el hábitat inmediato es necesario para aumentar la riqueza de ambos grupos de aves y aumentar la heterogeneidad de coberturas en el contexto de paisaje para aquellas que nidifican en árboles y arbustos. El bosque en la provincia de Entre Ríos va a seguir disminuyendo y en ese contexto el hábitat inmediato va a tomar un rol preponderante para las aves que nidifican en árboles y arbustos, el manejo adecuado de los bordes arbóreos-arbustivos podría proveer el hábitat fundamental para favorecer estas especies. Las especies que nidifican en el suelo deben ser consideradas especialmente en las áreas de distribución de las especies con problemas de conservación, favoreciendo el hábitat inmediato incrementando la superficie de bordes herbáceos y desmotivando la plantación de árboles exóticos.

### Capítulo 3: Las banquinas de caminos como hábitat reproductivo para tijereta (*Tyrannus savana*) en un gradiente de intensificación agrícola en la provincia de Entre Ríos

---

#### Resumen

Los ambientes lineales no cultivados, como banquinas de caminos, incrementan la heterogeneidad del paisaje agrícola y aportan hábitat de nidificación, refugio y forrajeo para numerosas especies de aves en los agroecosistemas. La pérdida de ambientes lineales con vegetación arbórea y herbácea ha sido sustancial en los últimos años en la provincia de Entre Ríos. En sistemas productivos intensificados las banquinas vegetadas pueden ser los últimos reservorios de vegetación natural y sitios de nidificación. Sin embargo, su calidad como hábitat de nidificación podría depender no sólo de su estructura sino del hábitat inmediato y de la estructura del contexto de paisaje. El objetivo de este capítulo es evaluar el hábitat inmediato y la estructura del contexto de paisaje en las banquinas de caminos lindantes a lotes de cultivo que determinan su función como hábitat para la nidificación de aves en un gradiente de intensificación agrícola en la provincia de Entre Ríos. La variable respuesta, banquina de camino con o sin nido de *T. savana*, se relacionó con variables a diferentes escalas espaciales que podrían influenciar la presencia de nidos. La probabilidad de nidificación de *T. savana* en una banquina de camino dependió del hábitat inmediato (características estructurales de la banquina y a 250 m) y de la estructura del contexto de paisaje a mayor escala, teniendo la mayor respuesta a escala de 800 metros (201,1 ha) que a 400 metros (50,2 ha). La probabilidad de nidificación de *T. savana* aumenta a medida que el ancho de la banquina aumenta, contiene árboles nativos, hay mayor diversidad de ambientes naturales o semi-naturales (250 m), menores longitudes de ambientes lineales menores a 2 metros de ancho (250 m) y menor superficie de bosque nativo (800 m). Además, cuando la superficie de cultivos anuales (800 m) es alta la probabilidad de nidificación de *T. savana* aumenta solo si la diversidad de ambientes naturales y semi-naturales (250 m) es máxima. El hábitat inmediato resulta determinante para que aumente la probabilidad de nidificación de *T. savana* en una banquina de camino, principalmente en paisajes homogéneos intensificados.

## Introducción

Las consecuencias de la expansión e intensificación agrícola en los agroecosistemas son principalmente la pérdida de hábitat y la disminución de la heterogeneidad espacial, que resultan en una reducción sustancial de la diversidad de aves (Benton et al. 2003; Haslem & Bennett 2008a). Los ambientes lineales no cultivados, como banquinas de caminos, incrementan la heterogeneidad del paisaje agrícola y aportan hábitat de nidificación, refugio y forrajeo para numerosas especies de aves en los agroecosistemas (O'Connor & Shrubbs 1986; Green et al. 1994; Parish et al. 1994; Fuller 2000; Hinsley & Bellamy 2000; Jobin et al. 2001; Walker et al. 2005; Douglas et al. 2009; Conover et al. 2009). Sin embargo, estos ambientes son eliminados debido a la aplicación reiterada y muchas veces incorrecta de plaguicidas o simplemente son desmontados para aumentar el área cultivada y consolidar el lote, reduciendo fuertemente la capacidad del agroecosistema de sostener poblaciones de aves (O'Connor & Shrubbs 1986; Fuller 2000).

Los elementos lineales con vegetación espontánea favorecen la densidad y riqueza de aves en los agroecosistemas, y este efecto depende de la estructura del elemento lineal (Parish et al. 1994; Conover et al. 2009). Bordes de cultivo de 35-45 metros de ancho albergan el doble de densidad de aves que bordes de 7-9 metros de ancho, los cuales a su vez soportan seis veces más individuos de aves que la ausencia de borde (Conover et al. 2009). La riqueza de aves se correlaciona positivamente con el tamaño y el número de árboles en los bordes de cultivo, y con la presencia de pasturas perennes en el contexto de paisaje (Parish et al. 1994). En relación con los bordes de cultivo como hábitat de forrajeo, un ave insectívora tuvo una clara preferencia por los bordes de cultivo en el invierno y a principios del verano, mientras que a fines del verano disminuyó el uso de bordes y aumentó el uso de lotes de cultivo (Douglas et al. 2009). Los bordes de cultivo cumplirían un rol estabilizador en las poblaciones de aves durante el invierno; y en el verano, período con mayor densidad de insectos, las aves podrían forrajear en los cultivos (Douglas et al. 2009; Vickery et al. 2009).

Los bordes y banquinas con vegetación espontánea proveen de hábitat reproductivo en agroecosistemas a numerosas especies de aves (Camp & Best 1994; Conover et al. 2011). Por ejemplo, un ave insectívora que nidifica en el suelo tuvo el doble de densidad de nidos exitosos en márgenes de cultivos que en cultivos (Poulsen et al. 1998) y también tuvo mayor productividad de pichones en márgenes de cultivos y en

alfalfa en comparación con otros cultivos (Eraud & Boutin 2010). Sin embargo, los disturbios y la fragmentación del hábitat en los agroecosistemas favorecen a los predadores generalistas y los bordes de cultivo pueden funcionar como “trampas ecológicas” para la reproducción de las aves (Bergin et al. 2000; Evans 2004). Es decir, las aves prefieren hábitat de menor calidad en relación a hábitats de mayor calidad, debido a que los hábitats de mayor calidad ya se ocuparon, poniendo en riesgo el éxito reproductivo (Dwernychuk & Boag 1972, Battin 2004). Aun así, en paisajes muy intensificados estos ambientes parecieran tener sustanciales efectos favorables sobre la biodiversidad ya que proveen sitios de reproducción para muchas especies de aves (Tscharntke et al. 2005; Walk et al. 2006). La importancia de evaluar el potencial de los elementos lineales ubicados en banquinas de caminos en agroecosistemas como hábitat reproductivo radica en que son los últimos elementos con vegetación espontánea en agroecosistemas altamente intensificados.

Para evaluar los procesos relacionados a la reproducción de las aves, como el éxito reproductivo y la selección de los sitios de nidificación, es necesario considerar la disponibilidad y aptitud de los sitios basándose en los atributos de los alrededores del nido a múltiples escalas (Thomas & Roper 1988; Mayer & Cameron 2003; Thompson 2007). El proceso de selección de sitio de nidificación operaría secuencialmente a diferentes escalas. Las aves primero exploran y seleccionan el hábitat potencial para la nidificación a escalas amplias del paisaje (fragmentación del paisaje o presencia de coberturas de interés) y luego recopilando información más precisa a escala fina (seleccionando el área de acción y el sitio de nidificación) (Fuller 2012). El éxito reproductivo de una especie depende a escala local del nivel de ocultamiento del nido y la complejidad de la estructura de la vegetación (Chalfoun & Martin 2009) y a mayor escala de la fragmentación y la diversidad de usos de la tierra (Donovan et al. 1997; Siriwardena et al. 2001; Thompson 2007). En el hábitat inmediato, los criterios de selección de sitios de nidificación de aves difieren entre especies en función de sus requerimientos de hábitat, y a escala de contexto de paisaje responde a la composición y a la configuración de las coberturas presentes (White et al. 2005; Illera et al. 2010). Por ejemplo, *Athene cunicularia* depende de variables a múltiples escalas espaciales en la región pampeana; en el hábitat inmediato se asocia a sitios con alta visibilidad y a mayor escala a mayor cantidad de bordes entre hábitats y a una baja superficie de cultivos anuales (Baladrón et al. 2016). Evaluar el paisaje entorno a los bordes de cultivo a múltiples escalas espaciales (hábitat inmediato y la estructura del contexto de paisaje) nos permitirá comprender si en paisajes

agrícolas intensificados estos ambientes lineales requieren de características propias del borde de cultivo y del contexto espacial para ser hábitat adecuado para la reproducción de aves.

En la provincia de Entre Ríos, la pérdida de banquinas de caminos y bordes de cultivos ha sido muy notoria en los últimos años. Las banquinas de las rutas, caminos secundarios y terciarios que usualmente tenían relictos de monte actualmente son cultivados o tienen vegetación herbácea (Zaccagnini et al. 2007). Tanto los propietarios de los campos como la Dirección Provincial de Vialidad de Entre Ríos han “limpiado” estos ambientes por razones de mantenimiento de los caminos, estéticas o para incrementar el área de producción de cultivos. Los elementos lineales del paisaje agrícola de Entre Ríos, como bordes de cultivos y terrazas vegetadas, son importantes como hábitat disponible para aves insectívoras (Zaccagnini et al. 2007; Goijman & Zaccagnini 2008; Solari & Zaccagnini 2009; Di Giacomo & Lopez de Casenave 2010; González et al. 2014; Goijman 2014) y también como hábitat reproductivo para aves principalmente insectívoras (Solari et al. 2008). Estos ambientes lineales con vegetación natural o semi-natural podrían ser reservorio de aves que favorecen el control de insectos plaga.

En este trabajo se utilizó a *T. savana* como especie representante de las especies que nidifican en árboles y arbustos para evaluar la importancia de las banquinas de caminos como sitio de nidificación para especies comunes y adaptables a los cambios en el uso de la tierra. *T. savana* es una especie que nidifica en árboles y arbustos, se adapta a una gran variedad de ambientes, aunque es más difícil de encontrar en ambientes agrícolas altamente intensificados con baja proporción de ambientes naturales o semi-naturales (Fillooy y Belloq 2007a, Gavier-Pizarro et al 2012) y tampoco se encuentra en ambientes con alta proporción de bosque (Calamari et al. 2018). *T. savana* es una especie insectívora que se alimenta en vuelo (De la Peña 2006) y contribuye a la regulación de poblaciones previniendo la explosión demográfica de insectos plaga de cultivos (Garfinkel & Johnson 2015, Sekercioğlu et al. 2016). El 90% de los contenidos estomacales de *T. savana* es de insectos (Alessio et al. 2005) y se alimenta de una gran variedad de órdenes y familias, incluyendo los géneros Lepidóptera y Coleóptera (Salvador 2013) a los cuales pertenecen la mayoría de las plagas de cultivos más comunes en región pampeana. *T. savana* nidifica en banquinas de caminos (Solari et al. 2009) y resulta ser una especie sensible para evaluar el efecto de la intensificación agrícola en la disponibilidad de sitios de nidificación en banquinas o bordes de caminos con vegetación espontánea.

La reducción de los ambientes lineales con vegetación espontánea simplifica el paisaje agrícola, y en la provincia de Entre Ríos las actuales prácticas de manejo tienden a la desaparición de banquinas vegetadas. El objetivo de este capítulo es evaluar las características estructurales y el contexto espacial a distintas escalas de las banquinas de caminos lindantes a lotes de cultivo que determinan su función como hábitat para la nidificación de aves en un gradiente de intensificación agrícola del espinal entrerriano. En este contexto, se plantea la siguiente pregunta de investigación ¿Cuáles son los patrones espaciales del hábitat inmediato y/o del contexto de paisaje y sus posibles interacciones determinantes para la selección de una banquina como sitio de nidificación de *T. savana* en el espinal entrerriano? La pregunta se basa en las siguientes hipótesis de trabajo y predicciones correspondientes:

Hipótesis 1: La selección del sitio de nidificación de *T. savana* en los agroecosistemas depende principalmente de la condición del hábitat inmediato el cual provee alimento y refugio para los pichones, y secundariamente de la estructura del contexto del paisaje cuando las aves seleccionan el área donde ubicarán el nido.

Predicción 1: La probabilidad de nidificación de *T. savana* en banquinas vegetadas va a estar determinada por una combinación de características de la estructura del paisaje a diferentes escalas, mostrando una asociación más fuerte a las características del hábitat inmediato.

Hipótesis 2: Los elementos lineales del paisaje, como banquinas de caminos, proveen sitios de nidificación para *T. savana* en agroecosistemas muy intensificados sin remanentes de vegetación natural.

Predicción 2a: La probabilidad de nidificación de *T. savana* en una banquina de camino aumenta a mayor disponibilidad de hábitat natural o semi-natural.

Predicción 2b: El efecto positivo de las banquinas de caminos en la probabilidad de nidificación de *T. savana* será mayor en sitios con alta proporción de cultivos en el contexto de paisaje.

## Metodología

### Área de estudio

El área de estudio está ubicada en el distrito de Ñandubay de la región fitogeográfica Espinal (Cabrera 1976) (Fig. 1.3) y comprende principalmente el departamento de Paraná en la provincia de Entre Ríos e incluye porciones de los departamentos de Diamante, Nogoyá, Victoria, La Paz y Villaguay. Existe un importante gradiente de intensificación agrícola. Al noreste, cercano a la ciudad de Hasenkamp donde se realiza agricultura y ganadería, aún quedan importantes fragmentos de bosque del espinal entrerriano (Goijman & Zaccagnini 2008; Calamari 2014). En la zona central, cercana a la ciudad de El Palenque, hay mayor heterogeneidad ambiental con una combinación de bosques y elementos lineales con vegetación arbórea y arbustiva en los bordes y en banquinas vegetadas de lotes donde se realiza ganadería y agricultura, con gran diversidad de cultivos anuales (soja, girasol, maíz, sorgo) y pasturas perennes consociadas con diferentes especies (Goijman & Zaccagnini 2008; Calamari 2014). La zona sur, cercana a la ciudad de Crespo, es principalmente agrícola donde el bosque ha quedado relegado a márgenes de algunos arroyos y los elementos lineales son principalmente herbáceos o están cultivados, resultando en un paisaje agrícola homogéneo intensificado (Zaccagnini et al. 2011; Solari & Zaccagnini 2009).

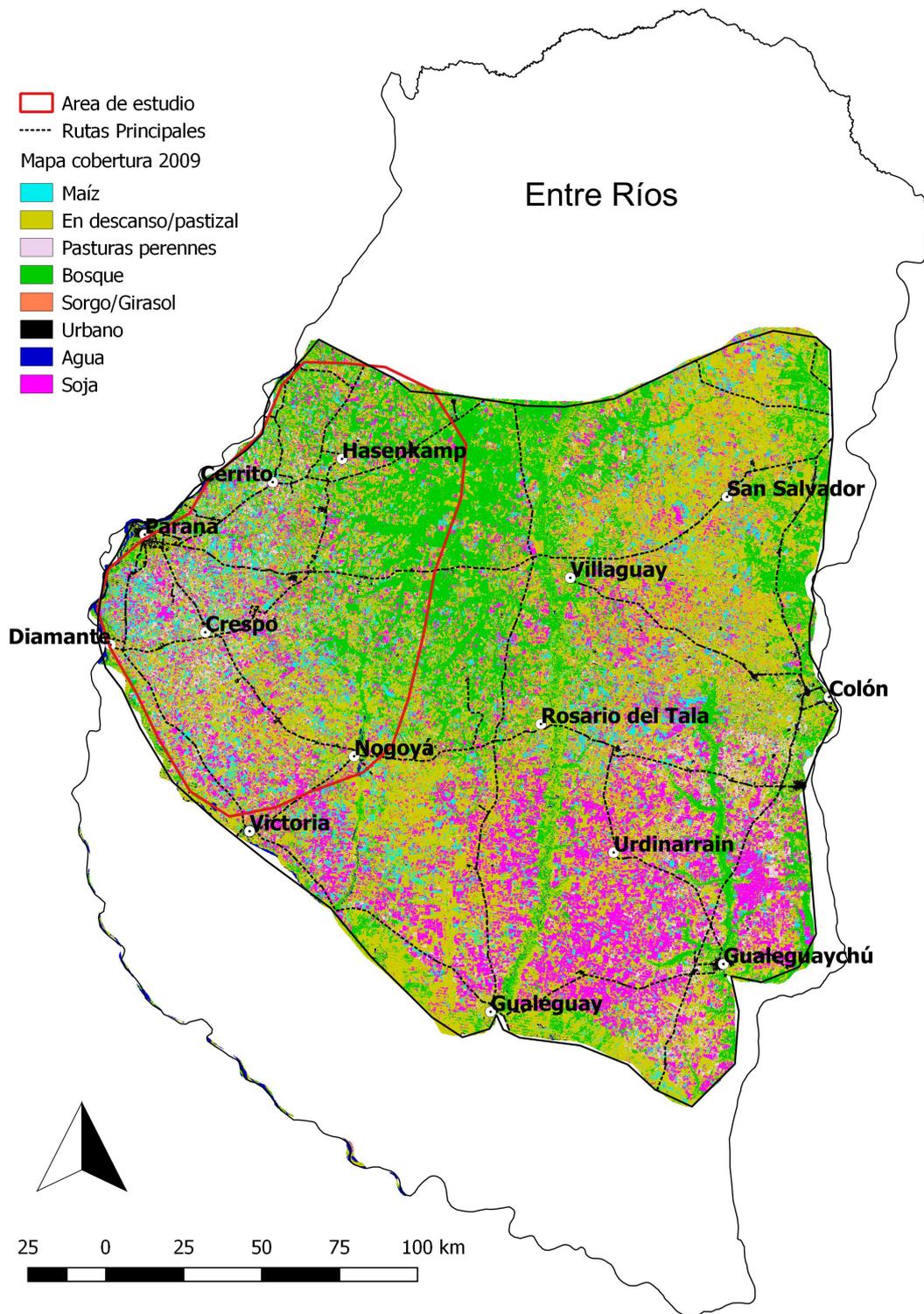


Figura 1.3. Área de estudio para la evaluación de las banquetas de caminos como sitios de nidificación de *Tyrannus savana*.

## VARIABLES DEPENDIENTES

La variable respuesta fue la presencia o ausencia de nido de *T. savana* en banquinas del camino. Se realizó una selección al azar de rutas en caminos secundarios y terciarios en la zona de estudio (Fig. 2.3). La selección al azar de las rutas consistió en superponer una grilla de 15 x 15 kilómetros en la zona de estudio, seleccionar celdas al azar y en cada celda seleccionar al azar rutas en caminos secundarios y terciarios. Para el año 2011 se seleccionaron las 8 rutas del monitoreo de aves que hay en la zona de estudio (las cuales fueron seleccionadas originalmente al azar), las cuales ocupaban 16 celdas de la grilla. Para el año 2012 no se tuvieron en cuenta las celdas del 2011 y se seleccionaron 18 celdas al azar. En cada ruta seleccionada se preseleccionaron porciones de banquinas con vegetación espontánea de 300 metros evaluadas con imágenes de alta resolución en el sitio Google Earth, los cuales debían tener al menos un árbol y no debía haber un fragmento de bosque a menos de 80 metros con el objetivo de que sea un elemento lineal con vegetación lindante a un lote productivo, es decir que la banquina del camino no este lindante a un parche de bosque resultando en un parche y no un elemento lineal.

La búsqueda de nidos de *T. savana* se realizó durante tres semanas en noviembre 2011 y tres semanas en noviembre 2012 en las porciones de banquinas de 300 metros preseleccionadas en gabinete y se identificaron 44 sitios de muestreo con nidos activos de *T. savana* y 54 sitios sin presencia de nidos (Fig. 3.3). Un sitio fue considerado con nido si se observa un nido activo que contenga al menos un huevo o un pichón y se observe un adulto en las cercanías (Camp & Best 1994). Por otro lado, un sitio fue considerado sin nido si no se observó ningún individuo de *T. savana* durante una hora de búsqueda en el momento del día de mayor actividad de aves (6:00-10:00 h y 17:00-20:00 h), y el sitio sin nido se determinó seleccionando al azar un árbol dentro de la porción de borde preseleccionada. La distancia mínima entre sitios con o sin nido (árbol focal) fue mayor a 500 metros para asegurar la independencia de datos (Ralph et al. 1996).

La tasa de encuentro de nidos de otras especies presentes en las banquinas de caminos era muy baja durante un estudio piloto, en parte por ser especies poco conspicuas o poco abundantes, o por la dificultad de detectarlos. Las limitaciones logísticas para este análisis imposibilitaban alcanzar un tamaño de muestra suficiente para otras especies, por lo que se utilizó a *T. savana* como un indicador por ser una especie abundante, conspicua y de fácil detección de nidos en la copa de árboles.

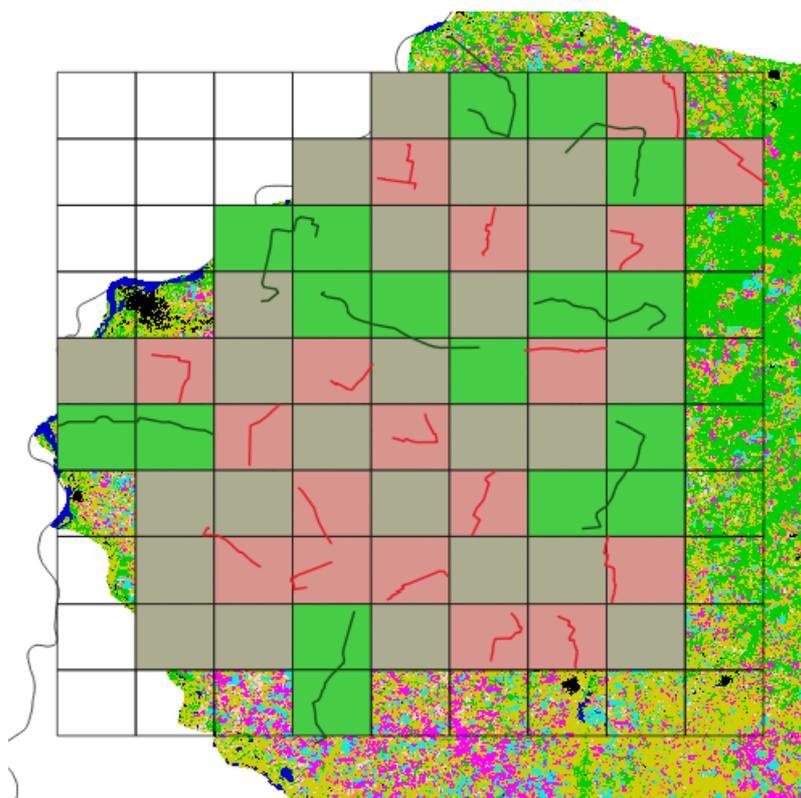


Figura 2.3: Selección al azar de rutas en parcelas de 15 x 15 kilómetros. En verde las rutas muestreadas en el año 2011 y en rojo las muestreadas en el año 2012.

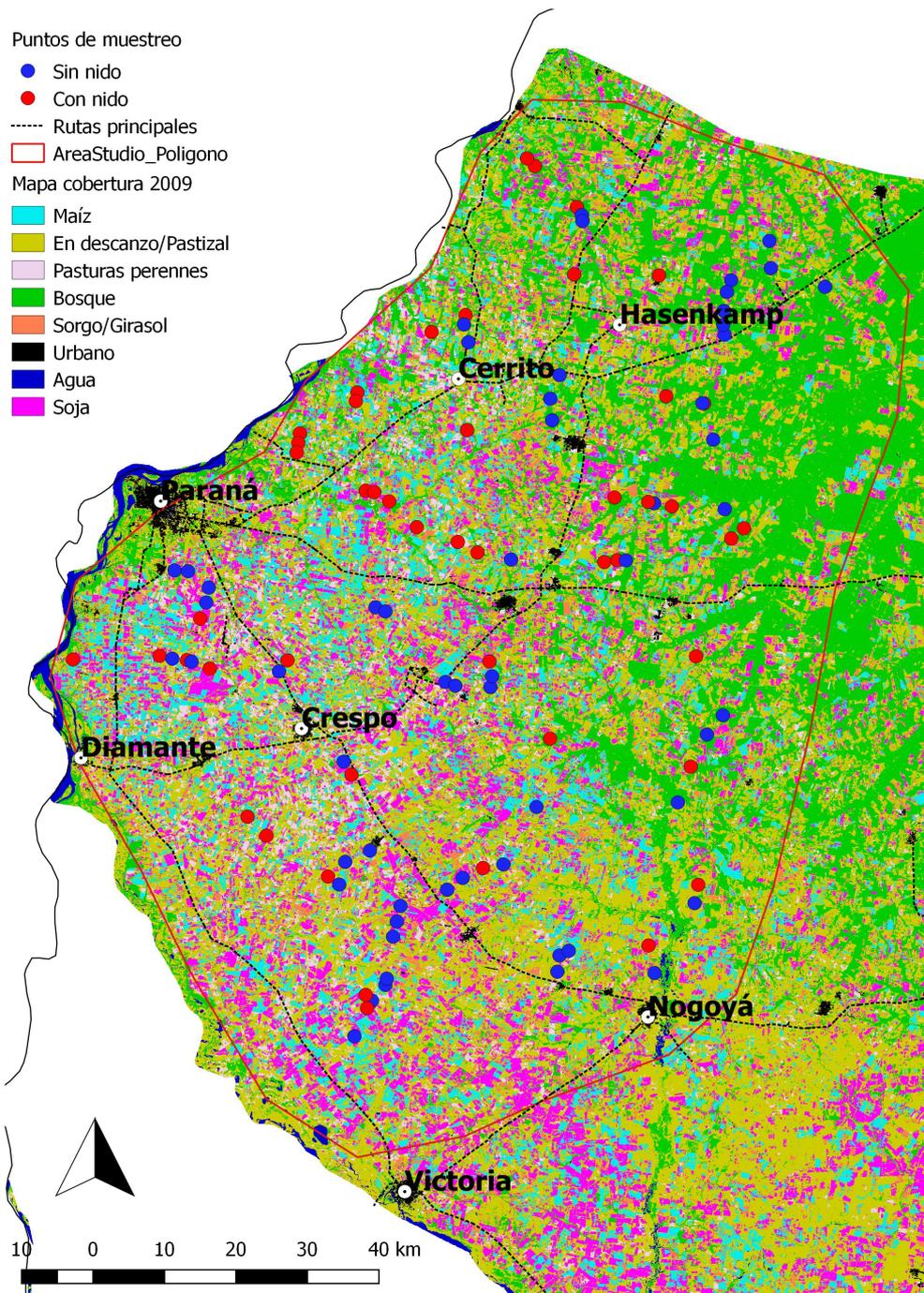


Figura 3.3: Banquinas de caminos con y sin nido de *Tyrannus savana* en el centro-oeste de la provincia de Entre Ríos.

## VARIABLES PREDICTORAS

Se estimaron variables descriptivas de las características estructurales y el contexto espacial a distintas escalas de las banquinas de caminos que podrían influenciar la presencia de nidos de *T. savana* (Tabla 1.3). Las variables predictoras se agruparon en tres grupos: 1) Hábitat inmediato (banquina del camino y 250 m), 2) Estructura del contexto de paisaje (400 y 800 m) y 3) Variabilidad ambiental.

### Hábitat inmediato

Las características del árbol focal y las características estructurales de la banquina se midieron a campo. Las características del árbol focal fueron la especie y origen del árbol (nativo o exótico) y el diámetro a la altura del pecho (DAP), ambas variables son determinantes en la selección de un sitio de nidificación (Martin et al. 1997; Ralph et al. 1996). En relación a las características de la banquina se registró el ancho de la banquina desde el camino hasta el cultivo (Parish et al. 1994; Conover et al. 2009), la estructura de la vegetación y se realizó un censo de árboles (Chalfoun & Martin 2009). La estructura de la vegetación se cuantificó con transectas lineales (Fig. 4.3) (Gavier-Pizarro et al. 2010). Se ubicaron dos líneas de 20 metros a cada lado del árbol focal donde se registró la proporción de diferentes coberturas en 3 estratos identificando intervalos mayores a 20 centímetros. En el estrato 1, correspondiente desde el suelo hasta 1 metro de altura, se identificaron intervalos de vegetación herbácea, gramíneas, arbustivo, hojarasca, vegetación seca y suelo desnudo. En los estratos 2 (1 - 4 m) y 3 (> a 4 m) se registraron los intervalos con vegetación leñosa. El censo de árboles consistió en la identificación de las especies presentes en un cuadrante de 3 x 40 metros con DAP mayor a 5 centímetros. Se midió la distancia al árbol más cercano que tenga un DAP mayor a 5 centímetros y una altura mayor a 2.5 metros.

Tabla 1.3: Variables explicativas incluidas en los modelos para evaluar la probabilidad de nidificación de *T. savana*. DAP: Diámetro a la altura del pecho.

Grupo	Descripción	Fuente de información
Hábitat inmediato	<i>Banquina del camino</i>	
	Origen árbol focal (arbnido) (1: nativo, 2: exótico)	Obtenidas a campo
	DAP árbol nido/no nido (cm) (dap)	
	Distancia al árbol más cercano (m) (arbcer)	
	Ancho de la banquina (m) (ancho)	
	Proporción de estrato arbóreo (%) (estarbo)	
	Número de árboles DAP > a 5 cm (narb)	
<hr/>		
Estructura del contexto de paisaje	<i>250 metros</i>	
	Borde arbóreo-arbustivo (ha) (baa250)	Imágenes Google Earth (resolución ≤1m)
	Borde herbáceo (ha) (bh250)	
	Parche peridoméstico (ha) (pperi250)	
	N° árboles aislados (naa250)	
	Exp. Shannon-Weaver (shdi250)	
	Distancia elementos lineales < 2 metros (m) (lineal250)	
<hr/>		
Variabilidad ambiental	<i>400 metros</i>	
	Cultivos anuales (ha) (aculti400)	Mapa de cobertura 2009 a partir de imágenes Landsat TM (resolución 30m)
	Bosque (ha) (abosq400)	
	Exp. Shannon-Weaver (shdi400)	
	Configuración del bosque (N° parches, área promedio y borde) (pc2bosq400)	
	N° Parches de pastizal y en descanso (nppast400)	
	<hr/>	
<i>800 metros</i>		
Variabilidad ambiental	Distancia a vivienda (m) (dviv)	Imágenes Google Earth (resolución ≤1m)
	Distancia a río (m) (drío)	

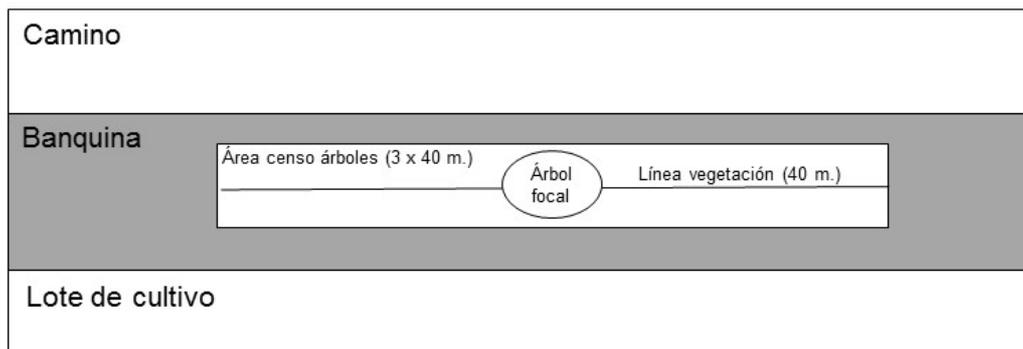


Figura 4.3: Esquema del muestreo de la estructura de la vegetación en la banquina del camino y del censo de árboles, definido a partir de la ubicación del árbol focal.

Los elementos del paisaje naturales o semi-naturales del hábitat inmediato se obtuvieron a partir de imágenes de alta resolución espacial de Google Earth (satélite IKONOS resolución 1 m y satélite QuickBird resolución 0.6 m) de la misma forma que en el capítulo 2. Se utilizaron imágenes de alta resolución principalmente del período 2011-2013, disponiéndose de una imagen de uno de estos tres años por punto de muestreo (Anexo 11). Por esto, estas variables pudieron ser calculadas para un solo año por punto, asumiendo que el paisaje en torno al punto no cambió significativamente durante esos años. Se digitalizaron en pantalla para cada árbol focal la cobertura de ambientes naturales y semi-naturales y elementos del paisaje en áreas *buffer* de 250 metros de radio (19,6 ha) (Fig. 2). Se digitalizó en pantalla en forma de polígono parches de vegetación natural (bosque, herbáceo, peridoméstico) y elementos lineales de vegetación (herbáceo, arbóreo-arbustivo), en forma de línea (bordes de cultivos menores a 2 m de ancho) y en forma de punto arboles aislados con QGIS. Los elementos digitalizados en formato vectorial fueron convertidos a formato raster con una resolución de 1 metro con Qgis (QGIS Development Team 2014) y sus áreas calculadas con FRAGSTATS (McGarigal et al. 2012). La exponencial del Índice de diversidad de Shannon-Weaver provee una medida de la diversidad de ambientes naturales y semi-naturales, que representa la cantidad efectiva de tipos de coberturas sin favorecer desproporcionadamente elementos raros o comunes (Jost 2006). La variable longitud de elementos lineales del paisaje menor a 2 metros de ancho (250 m) se incluyó considerando que estos elementos del paisaje podrían aportar heterogeneidad en el hábitat inmediato aumentando la probabilidad de nidificación de *T. savana*.

## Estructura del contexto de paisaje

Para evaluar la estructura del paisaje en el contexto espacial a mayor escala del sitio de nidificación de *T. savana* en banquinas de caminos se calcularon variables de composición y configuración del paisaje a partir del mapa de uso del suelo de 2009 desarrollado en el capítulo 1. Para evaluar la estructura del paisaje del sitio de nidificación de *T. savana* en el contexto espacial se utilizaron dos escalas, dos áreas *buffer* de 400 y 800 metros de diámetro alrededor del árbol focal. El diámetro de 400 metros (50,3 ha) equivale aproximadamente al área de acción de una especie cercana a *T. savana*, *Tyrannus melancholicus* (41-43 ha) (Jahn et al. 2010). El diámetro de 800 metros (201,1 ha) permite incluir efectos de un contexto espacial mayor, por ejemplo efectos indirectos sobre la calidad del hábitat en el área de acción de *T. savana* (Boscolo & Metzger 2009).

En cada *buffer* se cuantificaron índices de composición y configuración del paisaje con FRAGSTAT (McGarigal 2014). Las variables de composición fueron la superficie de las diferentes coberturas y diversidad de coberturas; debido a que las aves responden a los cambios en la composición del paisaje (Benton et al. 2003; Herzon & O'Hara 2007; Geiger et al. 2010; Gil-Tena et al. 2015). Los índices de composición se calcularon estimando la superficie de las coberturas de bosque, cultivos anuales y pasturas perennes/pastizales; y el índice de diversidad de Shannon-Weaver. La categoría cultivos anuales estuvo compuesta por soja, maíz, girasol y sorgo. El Índice de diversidad de Shannon-Weaver se calculó con la superficie de los distintos tipos de coberturas del mapa desarrollado en el capítulo 1 (soja, maíz, sorgo/girasol, forraje, lote en descanso/pastizales, bosque, agua y urbano; Fig. 2.1) y el índice final utilizado fue la exponencial de Índice de diversidad de Shannon-Weaver que representa la cantidad efectiva de tipos de coberturas sin favorecer desproporcionadamente elementos del paisaje raros o comunes (Jost 2006). La diversidad de coberturas del suelo favorece la riqueza de aves en las regiones pampeana y espinal (Weyland et al. 2012; Cerezo et al. 2011).

Las variables de configuración fueron la configuración del bosque (segundo componente principal a partir de 3 índices de configuración del bosque) y el número de fragmentos de pastizal. La configuración espacial de bosque se estimó a partir de tres índices; el número de fragmentos, el área promedio de cada fragmento y cantidad de borde total (Trzcinski et al. 1999). Al aumentar el grado de fragmentación de una cobertura, el tamaño del fragmento decrece, aumenta el número de fragmentos en el

paisaje y aumenta la cantidad total de borde en el paisaje (Trzcinski et al. 1999). Se utilizó un análisis de componentes principales (CP) incluyendo estos tres índices para obtener una variable de configuración de bosque independiente de la cobertura (Trzcinski et al. 1999). A realizar el CP para la categoría de bosque para cada escala de paisaje (*buffers* de 400 y 800 m), ambos primeros componentes explicaron el 62% y 52% de la variación respectivamente, pero estaban correlacionados con el área de bosque (Tabla 2.3). El segundo componente principal explicó el 32% y el 41% de la variación para cada escala respectivamente y no correlacionó con la cobertura de bosque. Para ambas escalas, este segundo componente (*pc2bosq400* y *pc2bosq800*) representa un gradiente desde paisajes con grandes parches de vegetación de bosque a paisajes con muchos parches pequeños donde la cantidad de borde de bosque es alta. El número de fragmentos de pastizal no correlacionaba con el área de pastizal, y resulta ser una medida de cómo está distribuida esta cobertura en el espacio, pudiendo ser relevante para *T. savana* ya que es una especie asociada a pastizales (Marini et al. 2009; Calamari et al. 2016).

Tabla 2.3: Resultado de análisis de componentes principales para variables de configuración de la cobertura bosque en los *buffers* de 400 y 800 metros. (C1: Componente 1, C2: componente 2, ve: proporción de la varianza explicada por el componente).

Índices de configuración de bosque	Escala de paisaje a 400 m				Escala de paisaje a 800 m			
	pc1bosq400		pc2bosq400		pc1bosq800		pc2bosq800	
	C1	ve	C2	ve	C1	ve	C2	ve
Área promedio del parche	-0,571		0,807		0,398		-0,751	
Número de parches	-0,571	0,620	-0,591	0,323	0,507	0,526	0,658	0,413
Cantidad de borde total	-0,701				0,765			

## Variabilidad ambiental

Se incluyeron la distancia a la vivienda más cercana y la distancia al río más cercano. La distancia a la vivienda más cercana se incluyó ya que su establecimiento puede tener un efecto directo por el disturbio puntual que genera (Garaffa et al. 2009; Mitchell et al. 2006). La distancia al río más cercano se incorporó ya que *T. savana* podría estar asociada a cuerpos de agua (Dr. Diego Tuero, com. pers., Laboratorio de Ecología y Comportamiento animal, FCEyN) y se calculó como la distancia entre el árbol focal y el punto más cercano de la línea digital de río según el archivo vectorial de cursos de agua provisto por el Instituto Geográfico Nacional (IGN).

## Análisis estadístico

La influencia del hábitat a distintas escalas espaciales (hábitat inmediato y estructura del contexto de paisaje) se relacionó con la presencia/ausencia de nidos de *T. savana* realizando modelos lineales generalizados binomiales en R versión 3.3.4. Cuando la correlación entre variables fue  $\geq 0.6$  la variable con menor relación con la variable respuesta fue descartada del análisis. La selección de modelos lineales generalizados (GLM) se realizó en el paquete *stats* del programa R versión 3.4.3. Se crearon modelos multivariados *a priori* evaluando cada grupo de variables por separado (modelos por escala) y luego se realizaron modelos multiescala combinando escalas incluyendo únicamente las variables que resultaron significativas a una escala. No se incluyeron en el mismo modelo las variables a escala 400 y 800 metros ya que estaban correlacionadas (Tabla 3.3). Se testearon interacciones entre variables a diferentes escalas espaciales y únicamente aquellas interacciones que resultaron significativas fueron incluidas en los modelos multiescala.

Las variables predictoras de los modelos multivariados y multiescala GLM fueron estandarizadas con media igual a cero y desviación estándar de 0.5 con la función *standardize* del paquete *arm* (Gelman & Hill 2009), para una mejor interpretación del efecto de los parámetros del modelo luego del promediado de los mismos (Gelman 2008; Grueber et al. 2011). A partir de los modelos multivariados y multiescala se generó un conjunto de modelos combinando las variables predictoras usando la función *dredge* del paquete *MuMin* (Bartón 2017). La comparación formal de los modelos se realizó con el criterio de información de Akaike de segundo orden (AICc). AIC compara simultáneamente múltiples modelos cuantificando la incertidumbre reflejando la pérdida

de “información”, el modelo con el menor valor de AIC es seleccionado como el mejor modelo (Burnham y Anderson 2002). Cuando la diferencia de los valores de AIC es menor a 2 unidades todos los modelos son igualmente plausibles. AICc es recomendado cuando  $n/k < 40$ , donde  $n$  es el tamaño de la muestra y  $k$  es el número de parámetros estimados. Se calculó la bondad de ajuste al mejor modelo con el estimador chi-cuadrado, se testeó la autocorrelación espacial de los residuos del modelo con un análisis de semi-variograma (Isaaks y Sirivastava 1989) con el paquete *geoR* (Ribeiro & Diggle 2001) y se calculó el porcentaje de la devianza explicada (pseudo- $R^2$ ) con la fórmula  $1 - (\text{devianza residual} / \text{devianza total})$ . Para estimar el efecto de las variables predictoras sobre la probabilidad de nidificación de *T. savana* se generó un modelo promedio de los mejores modelos definidos como aquellos con  $\Delta AICc \leq 2$  (model averaging) con la función *model.sel* del paquete *MuMin* (Bartón 2017).

Tabla 3: Estructura de los modelos GLM para la probabilidad de nidificación de *T. savana* en banquetas de caminos. Los modelos multiescala se realizaron con las variables que fueron importantes en los modelos multivariados.

Tipo	Estructura del modelo	Modelo
multivariado	Local + Ambiental	ancho + arbnid + darbcer*estarb + narb + dap + drio + diviv
	250	lineal250 + pherb250 + shdi250 + baa250 + bh250 + naaisl + pperi250
	400	shdi400 + abosq400 + acultiv400 + npgrass400 + pc2bosq400
	800	shdi800 + abosq800 + acultiv800 + npgrass800 + pc2bosq00
multiescala	Local 250	ancho + arbnid + darbcer*estarb + lineal250 + pherb250 + shdi250
	Local 250 400	ancho + arbnid + darbcer*estarb + lineal250 + shdi250 + shdi400 + abosq400
	Local 250 800	ancho + arbnid + darbcer*estarb + lineal250 + shdi250 + abosq800
	Local 250 800	ancho + arbnid + lineal250 + shdi250*aculti800 + abosq800 + shdi800

## Resultados

Se encontraron 44 sitios con nido y 54 sitios sin nidos de *T. savana* en banquetas de caminos (Fig. 3.3). *T. savana* ubicó sus nidos principalmente en árboles nativos (91%), donde el Espinillo *Acacia caven* fue el árbol donde se encontraron la mayor cantidad de nidos (52%). Los árboles nativos que también utilizó para ubicar sus nidos fueron el Tala *Celtis tala* (11%), Curupí *Sapium haemospermum* (9%), Moradillo *Schinus fasciculata* (7%) y otras especies con un solo nido (Algarrobo negro, Chañar, Cina cina, Ombú y Seibo). Los árboles exóticos que utilizó para poner sus nidos fueron el Paraíso *Melia azedarach* (4%), Acacia blanca *Robinia pseudoacacia* (2%) y la Higuera *Ricinus communis* (2%).

Al analizar la probabilidad de nidificación de *T. savana* en banquetas de caminos, tres modelos se incluyen en el set de mejores modelos según  $\Delta AICc < 2$  incluyendo variables del hábitat inmediato (banqueta del camino y a 250 m) y de la estructura del contexto de paisaje (800 metros). Los 3 modelos acumulan el 32% de probabilidad de ser los mejores modelos (Tabla 4.3 y Fig. 6.3). El mejor modelo que contiene las variables explicativas de la banqueta del camino, 250 metros y 800 metros y explica el 35% de la varianza (pseudo- $R^2$ ) en la selección del sitio de nidificación para *T. savana*. No se detectó autocorrelación espacial en los residuos del mejor modelo (Fig. 5.3).

Las características que resultaron importantes para la selección de un sitio de nidificación de *T. savanna* se expresaron a diferentes escalas espaciales. A escala local el ancho de la banqueta y el origen del árbol (nativo o exótico), en relación con el hábitat inmediato evaluado a escala 250 metros el largo de ambientes lineales y la diversidad de ambientes naturales o semi-naturales A escala de contexto de paisaje el área de bosque a 800 metros. La probabilidad de nidificación de *T. savana* aumenta a medida que el ancho de la banqueta aumenta, contiene árboles nativos, hay mayor diversidad de ambientes naturales o semi-naturales (250 m), menores longitudes de ambientes lineales menores a 2 metros de ancho (250 m) y menor superficie de bosque (800 m).

Se detectaron interacciones entre la distancia al árbol más cercano y la proporción de estrato arbóreo de la banqueta y entre la diversidad de ambientes naturales y semi-naturales (250 m) y la superficie de cultivos anuales (800 m) (Fig. 7.3 y 8.3). Cuando la distancia al árbol más cercano es baja (1 m) la probabilidad de nidificación de *T. savana* disminuye a medida que aumenta la proporción del estrato arbóreo de la banqueta, en cambio cuando la distancia al árbol más cercano es alta (200 m) la probabilidad de

nidificación aumenta a medida que aumenta la proporción del estrato arbóreo (Figura 7.3). Además, cuando la superficie de cultivos anuales (800 m) es baja la probabilidad de nidificación de *T. savana* no depende de la diversidad de ambientes naturales y semi-naturales (250 m), en cambio cuando la superficie de cultivos es alta la probabilidad de nidificación aumenta solo si la diversidad de ambientes naturales y semi-naturales (250 m) es máxima (Fig. 8.3).

El modelo logístico GLM predice que sitios con igual proporción de cultivos (60%) en el contexto del paisaje diferirán en su probabilidad de nidificación de *T. savana* en función del hábitat inmediato. Banquinas de caminos de 14 metros de ancho con alta diversidad de elementos con vegetación natural y semi-natural en el hábitat inmediato tendrán una probabilidad de nidificación de 0.92; en cambio, banquinas de 7 metros de ancho con baja diversidad de hábitat inmediato la probabilidad de nidificación será de 0.16.

Tabla 4.3: Modelos GLM para el análisis de probabilidad de nidificación de *T. savana* en banquinas de caminos de los 3 modelos con  $\Delta AICc < 2$ . peso: el peso que tiene cada modelo en relación con los 255 modelos. peso\*: peso ponderado en relación con el promediado de los 3 modelos con  $\Delta AICc < 2$ .

Variables incluidas en el modelo	df	logLik	AICc	delta	peso	peso*
ancho + arbnid + darbcer*estarb + lineal250 + shdi250 + abosq800	9	-43,59	107,22	0,00	0,15	0,48
ancho + arbnid + lineal250 + shdi250*aculti800 + abosq800 + shdi800	9	-45,37	108,37	1,15	0,09	0,27
ancho + arbnid + darbcer*estarb + lineal250 + abosq800	8	-45,43	108,48	1,27	0,08	0,25

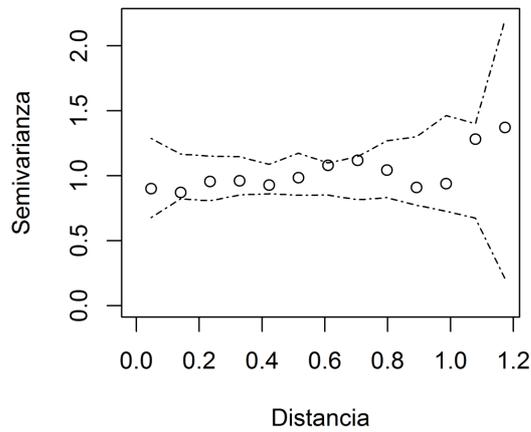


Figura 5.3: Semivarianza de los residuos del mejor modelo en función de la distancia entre pares de puntos. La línea punteada representa el intervalo de confianza del 95% para una distribución espacial al azar.

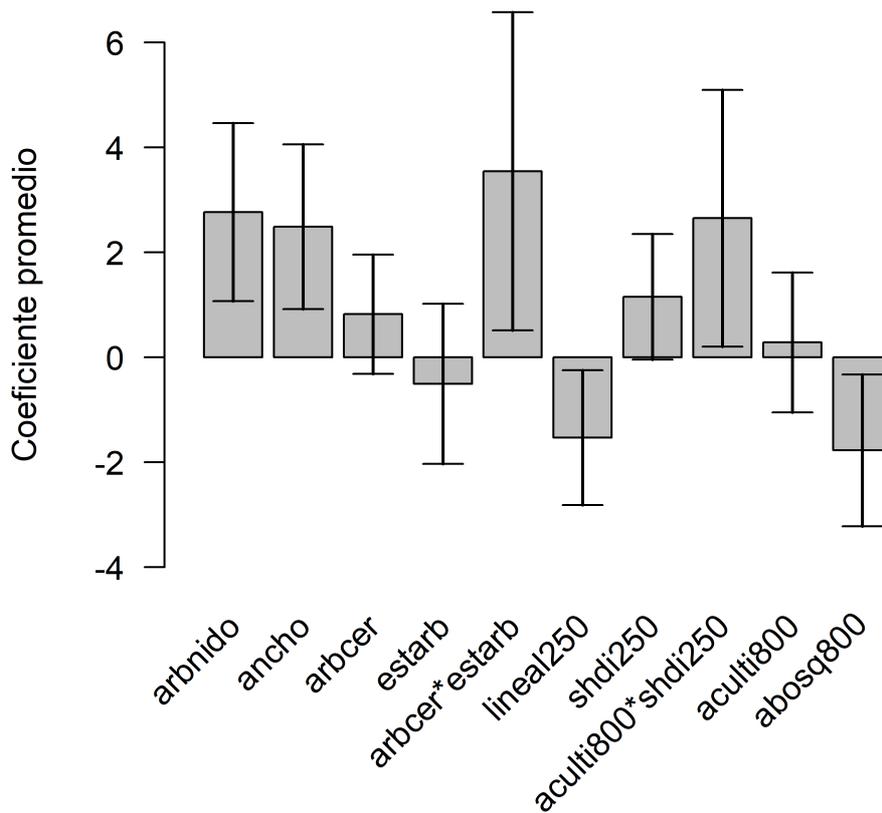


Figura 6.3: Promedio del efecto de las variables explicativas de los 3 modelos seleccionados y el intervalo de confianza del 95% para una distribución espacial al azar.

Tabla 5.3: Coeficientes promedios de los mejores modelos con  $\Delta AIC_c < 2$  de 1016 modelos para la probabilidad de nidificación de *T. savana* en función de las variables predictoras. Nivel de significancia: ·  $p < 0.1$ , \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

Variable predictor <sup>o</sup>	Coeficiente promedio <sup>•</sup> (Conditional average)	Error Estándar	Intervalos de confianza	Importancia relativa	Nivel de significancia
Intercepto	-0,197	0,096	(-0,78/0,39)		**
arbnido_1	2,768	0,855	(1,07/4,47)	1	**
ancho	2,489	0,791	(0,92/4,06)	1	**
arbcer	0,823	0,572	(-0,31/1,96)	0,73	
estarb	-0,503	0,767	(-2,02/1,02)	0,73	
arbcer*estarb	3,546	1,525	(0,51/6,58)	0,73	*
lineal250	-1,529	0,647	(-2,82/-0,24)	1	*
shdi250	1,155	0,603	(-0,04/2,35)	0,75	·
aculti800*shdi250	2,653	1,232	(0,21/5,10)	0,27	*
aculti800	0,286	0,670	(-1,04/1,62)	0,27	
abosq800	-1,770	0,730	(-3,22/-0,32)	1	**

o Ver acrónimos en Tabla 1

• Los efectos fueron estandarizados (Gelman 2008; Grueber et al. 2011)

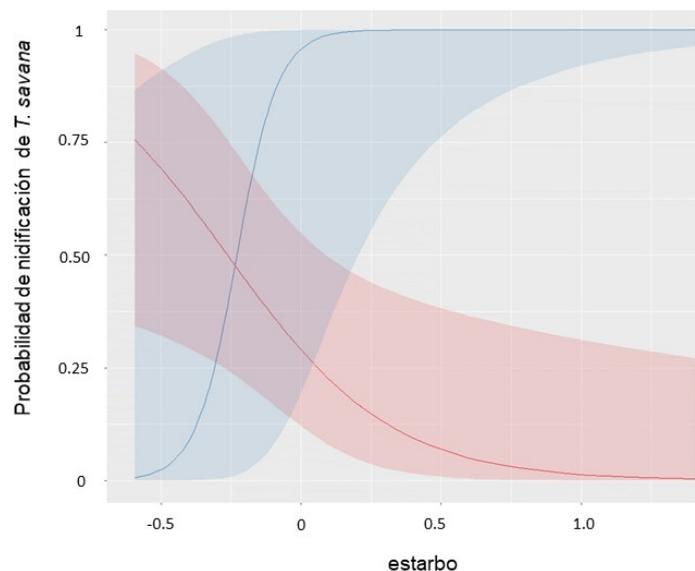


Figura 7.3: Gráfico de la interacción entre la proporción del estrato arbóreo y la distancia al árbol más cercano en el modelo GLM para la probabilidad de nidificación de *T. savana*. La línea roja corresponde a la distancia de 1 metro al árbol más cercano y la línea azul corresponde a la distancia de 200 metros al árbol más cercano. Las variables predictoras están estandarizadas (Gelman 2008; Grueber et al. 2011).

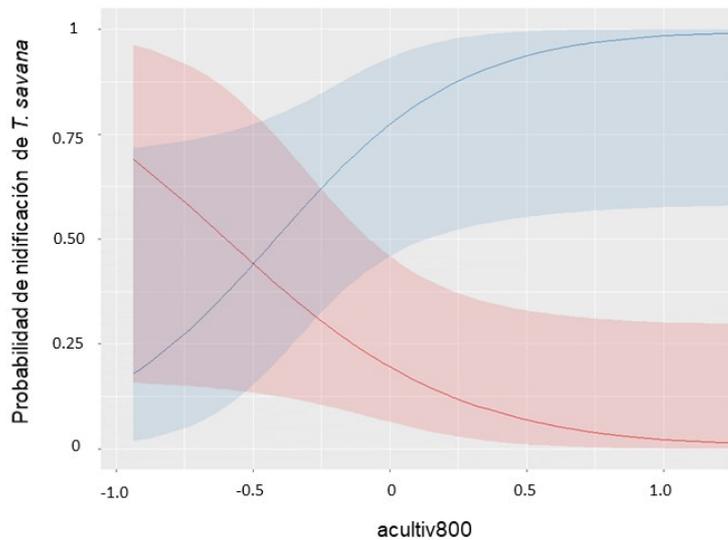


Figura 8.3: Gráfico de la interacción entre el área de cultivo perennes (800 m) y la diversidad de áreas naturales y semi-naturales (250 m) en el modelo GLM para la probabilidad de nidificación de *T. savana*. La línea roja corresponde a un valor de 1 para la variable exponencial de shdi a 250 y la línea azul corresponde a un valor de 5 para la variable exponencial de shdi a 250. Las variables predictoras están estandarizadas (Gelman 2008; Grueber et al. 2011).

## Discusión

El contexto espacial de las banquinas de caminos a diferentes escalas espaciales resultó importante para la probabilidad de nidificación de *T. savana*, aunque el hábitat inmediato parecería ser más determinante para la selección de una banquina como sitio de nidificación, siendo consistente con la primer hipótesis planteada en este capítulo. A escala local, la probabilidad de nidificación de *T. savana* aumenta a medida que el ancho de la banquina aumenta, contiene árboles nativos, hay mayor diversidad de ambientes naturales o semi-naturales y ambientes lineales menores a 2 metros de ancho en el hábitat inmediato. A escala de paisaje, el efecto en la probabilidad de nidificación por *T. savana* fue más fuerte a la mayor escala evaluada (~200 ha), donde la probabilidad de nidificación de *T. savana* aumenta a menor superficie de bosque en el contexto de paisaje. Además, cuando la superficie de cultivos anuales en el contexto de paisaje es alta la probabilidad de nidificación de *T. savana* aumenta solo si hay diversidad de ambientes naturales y semi-naturales en el hábitat inmediato.

Estos resultados sugieren que *T. savana* nidifica en banquinas de caminos en paisajes agrícolas con diversidad de ambientes naturales o semi-naturales en el hábitat inmediato, en cambio paisajes agrícolas homogéneos intensificados no aportan hábitat suficiente ni siquiera para aves generalistas y abundantes como *T. savana*. Estos resultados apoyan la hipótesis 2, banquinas de caminos con vegetación espontánea proveen sitios de nidificación para *T. savana*; y su importancia es mayor en paisajes agrícolas intensificados. Es importante tener en cuenta que los bordes de cultivo pueden funcionar como “trampas ecológicas” para la reproducción de las aves, e investigaciones complementarias que evalúen el éxito reproductivo son necesarios para poder diseñar y restaurar paisajes que pueden favorecer la nidificación exitosa de *T. savana*. Aun así, los resultados proporcionan información valiosa en relación a los requerimientos mínimos que deben tener las banquinas de caminos para que *T. savana* intente un ciclo reproductivo.

Para nidificar en las banquinas de caminos *T. savana* requiere un mínimo de hábitat inmediato, es decir banquinas anchas con presencia de árboles nativos y diversidad de ambientes naturales y semi-naturales. *T. savana* es una especie generalista y selecciona árboles comunes aunque nativos para construir su nido (Marini et al. 2009, Salvador 2015). En el presente estudio *T. savana* prefirió árboles nativos para nidificar y

principalmente Espinillo *Acacia caven*, en la región pampeana prefiere la especie de árbol nativo *Celtis Tala* (Com. pers Dr. Diego Tuero) y en el Cerrado Brasileiro árboles del género nativo *Kielmeyera* (Marini et al. 2009). *T. savana* prefiere nidificar en sitios con baja densidad de vegetación arbórea (Marini et al. 2009), en este trabajo *T. savana* necesitó de cierto grado de vegetación arbórea en su entorno, probablemente porque utilice árboles cercanos al nido como percha para capturar insectos al vuelo (de la Peña 2016).

La probabilidad de nidificación de *T. savana* aumenta a medida que el ancho de la banquina aumenta. Una posible explicación es que los ambientes lineales angostos tienen poca oferta de alimento y/o son fácilmente inspeccionados por predadores (Hinsley & Bellamy 2000). El ancho de los bordes de cultivo es una característica crucial tanto para la abundancia, como para la selección de un sitio de nidificación y el éxito reproductivo (Conover et al. 2009, King et al. 2009). Además, en el presente trabajo la diversidad de ambientes naturales y seminaturales en el hábitat inmediato aumentó la probabilidad de nidificación, en concordancia con un estudio realizado en la región pampeana y espinal donde *T. savana* tiene una preferencia por los hábitats naturales y semi-naturales (obtenidas a campo a 200 m) del agroecosistema (Gavier-Pizarro et al. 2012). Tanto el ancho de las banquetas como la diversidad de ambientes naturales y semi-naturales aportan hábitat necesario a escala local para la ubicación del nido, y una posible explicación es que la disponibilidad de hábitat de forrajeo cercano al nido sea imprescindible durante el período reproductivo, momento en el cual el área de acción se reduce notablemente (Morganti et al. 2017).

En el centro-oeste de la provincia de Entre Ríos, para seleccionar el sitio de nidificación *T. savana* estaría también percibiendo su hábitat a una escala espacial más grande que su área de acción, buscando áreas abiertas y evitando grandes extensiones de bosque. Si bien en el área de estudio la densidad de *T. savana* disminuye en paisajes con mayor superficie de bosque en el hábitat inmediato (200 m) (Calamari et al. 2016) la selección de áreas abiertas en la búsqueda de sitio de nidificación parecería darse a escalas más grandes. La probabilidad de nidificación de *T. savana* disminuye cuando el área de bosque aumenta a una escala de 800 metros (201,1 ha) una superficie sustancialmente mayor al área de acción de la especie *T. melancolichus* (41-43 ha.) (Jahn et al. 2010). Una percepción del paisaje para la selección del sitio de nidificación a escala mayor que su área de acción podría indicar algún efecto indirecto del contexto de paisaje sobre los recursos en su área de actividad (p. ej. alimento) (Boscolo & Metzger 2009) o

que al ser una especie migratoria seleccione en vuelo con una percepción a gran escala el área donde buscar sitio de nidificación (Fuller 2012). Sin embargo, nuestros resultados indican que para *T. savana* es necesaria una complementariedad de los recursos a diferentes escalas (Fuller 2012), considerando que en ambientes dominados por agricultura intensiva a escala de contexto del paisaje *T. savana* ubicó el nido en áreas con alta diversidad de ambientes naturales y seminaturales en su hábitat inmediato. En consecuencia, en ambientes muy intensificados contar con pequeños relictos de hábitat y banquinas vegetadas con vegetación arbórea y también herbácea es clave para la presencia en la época reproductiva de parejas de *T. savana*.

Además de *T. savana*, en banquinas vegetadas de Entre Ríos nidifican muchas otras aves que son en su mayoría especies insectívoras u omnívoras que incluyen insectos en su dieta (Solari et al. 2008). También la mayoría de las especies registradas en bordes de cultivos son insectívoras (Goijman & Zaccagnini 2008; Solari & Zaccagnini 2009). Los bordes de cultivos con vegetación natural o semi-natural actúan como reservorios de aves insectívoras potenciales controladoras de insectos plaga, y su conservación puede beneficiar tanto a las aves como a los productores agrícolas (Sekercioğlu et al. 2016). Las aves insectívoras pueden prevenir la explosión demográfica de insectos plaga de cultivos, el cual es un servicio ecosistémico esencial en cualquier campo productivo aumentando la resiliencia del agroecosistema (Garfinkel & Johnson 2015; Sekercioğlu et al. 2016).

La longitud de elementos lineales del paisaje menores a 2 metros de ancho (250 m) tuvo un efecto negativo en la probabilidad de nidificación de *T. savana* en banquinas de caminos, es decir que a mayor longitud de elementos lineales angostos la probabilidad de nidificar disminuye. Esta característica del paisaje se incorporó para describir una heterogeneidad más sutil del paisaje la cual podría favorecer la probabilidad de nidificación de *T. savana*. Su efecto negativo resulta de difícil interpretación, estos ambientes lineales no aportan hábitat inmediato disponible para *T. savana* y podría ser indicativo de alguna otra característica del paisaje que no fue considerada en este trabajo.

Es importante tener en cuenta que la selección de un sitio para nidificar no significa que ese nido sea exitoso, los bordes de cultivo pueden funcionar como “trampas ecológicas” para la reproducción de las aves ya que favorecen a los predadores generalistas e incrementa el efecto de borde (Bergin et al. 2000; Evans 2004). Para el diseño y restauración de hábitats idealmente se debería también incluir la valoración de las características del hábitat inmediato y del paisaje sobre el éxito reproductivo de las

aves en los bordes de cultivo. Aun así, los resultados de este trabajo proporcionan información valiosa para diseñar y restaurar paisajes que pueden favorecer la nidificación de *T. savana* y de especies con requerimientos de hábitat similares en la provincia de Entre Ríos.

En los últimos 20 años ha sido notable la pérdida de la vegetación arbórea en las banquinas de caminos tanto en rutas como en caminos secundarios y terciarios en la provincia de Entre Ríos, con una tendencia a seguir reduciendo estos ambientes lineales cultivándolos o desmalezándolos para el mantenimiento de los caminos. Desde el año 2004 la Ley Provincial 9583 de Entre Ríos permite el cultivo en banquinas de caminos, en el año 2013 se discutió en el senado de la provincia un proyecto que apuntaba a prohibir la utilización, con fines agrícolas y ganaderos, de las banquinas y cunetas de las rutas provinciales entrerrianas, sin embargo, el proyecto no prosperó y actualmente sigue vigente la ley del 2004. Los objetivos de vialidad de la provincia de Entre Ríos no coinciden con los resultados relacionados a la conservación de sitios de nidificación obtenidos en este capítulo, ya que para el mantenimiento de los caminos en la Provincia de Entre Ríos pareciera ser fundamental desmalezar las banquinas o permitir su cultivo. En la provincia de Entre Ríos escenarios futuros de cambio en el uso del suelo estiman que la superficie destinada a producción agrícola aumentará en detrimento del bosque (Calamari 2014). A pesar de que *T. savana* puede nidificar en ambientes con baja proporción de bosques, es aún necesario conservar en ambientes muy intensificados bordes con una estructura compleja de vegetación arbórea y relictos de hábitat natural. La eliminación de las banquinas vegetadas (el único hábitat potencialmente remanente en un escenario de intensificación extrema) tendría consecuencias negativas sustanciales en esta especie y en otras especies de aves que aportan a numerosos servicios ecosistémicos fundamentales para la producción y la resiliencia a largo plazo en los agroecosistemas del centro de Argentina.

## Conclusiones generales

En los agroecosistemas de la regiones pampeana y espinal una combinación de patrones del paisaje a diferentes escalas determina en gran medida la riqueza de aves con diferentes hábitos de nidificación y la probabilidad de nidificación de *T. savana* en banquinas de caminos. Las prácticas de manejo agrícolas y la pérdida y fragmentación del pastizal y del bosque en el área de estudio han modificado los patrones espaciales disminuyendo la heterogeneidad espacial a diferentes escalas alterando la biodiversidad de aves. Las tendencias en el cambio de uso del suelo a futuro tanto en la región pampeana como en el espinal implican homogeneizar aún más la estructura espacial del paisaje productivo, afectando negativamente la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos y poniendo en riesgo la sostenibilidad de los agroecosistemas. Los esfuerzos de manejo para conservar aves en agroecosistemas requieren de esta perspectiva multiescala, donde combinando medidas de conservación a pequeña y gran escala los resultados serán contundentes. Es necesario diseñar paisajes agrícolas que minimicen los impactos negativos en la biodiversidad debido a la expansión e intensificación agrícola, y permitan compatibilizar la producción con la conservación de la biodiversidad en agroecosistemas sostenibles. Los resultados obtenidos en la presente tesis brindan información de la escala en la cual es necesario manejar los agroecosistemas y las características del paisaje que incrementan la riqueza de aves terrestres de los grupos estudiados.

Las especies que nidifican en el suelo o estrato bajo deberían ser consideradas especialmente en planes de conservación de aves en agroecosistemas. Las seis especies de aves registradas en el área de estudio que se encuentran en la categoría de amenazada o vulnerable corresponden a este grupo (*Pseudocolopteryx dinelliana*, *Asthenes hudsoni*, *Heteroxolmis dominicana*, *Sporophila ruficollis*, *Sporophila hypoxantha*, *Sporophila cinnamomea*) (IUCN 2017, MAyDS y AA 2017). Todas estas especies están asociadas a pastizales y vegetación palustre (de la Peña 2016), sugiriendo que no solo la eliminación de pastizales sino también la pérdida de humedales las estaría afectando negativamente. Además, la respuesta diferente entre la riqueza funcional y riqueza taxonómica sugieren que este grupo de aves es particularmente sensible a la intensificación y expansión agrícola, es decir que la riqueza funcional responda a las

modificaciones del hábitat actuando el mecanismo de filtrado ambiental afectando de manera diferencial a especies con similares requerimientos de hábitat (Kraft et al. 2015, Henckel et al. 2019). Resulta importante destacar que riqueza funcional y taxonómica de aves que nidifican en el suelo fue bastante mayor en el oeste de región pampeana, resultando ser una zona interesante donde tomar medidas de conservación.

En el caso de la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos las variables que resultaron ser las más importantes fueron las mismas tanto para la riqueza taxonómica como la funcional, es decir todos los tipos funcionales serían afectados por igual en la región pampeana y espinal. La importancia del estrato Ñandubay, norte de Entre Ríos, resulta una zona de particular importancia de conservación ya que es la zona de mayor riqueza funcional y taxonómica de este grupo.

Las aves perciben el paisaje agrícola a múltiples escalas espaciales en las regiones pampeana y espinal

Las aves perciben el paisaje agrícola en las regiones pampeana y espinal a diferentes escalas espaciales según las respuestas observadas a la estructura del paisaje a diferentes escalas. En el hábitat inmediato, perciben la superficie de banquetas de caminos y bordes de cultivos, remanentes de vegetación, la composición florística y la heterogeneidad de ambientes naturales y semi-naturales. En relación con el contexto del paisaje, las aves también perciben la estructura del paisaje principalmente la superficie de áreas naturales y la diversidad de coberturas. Esta respuesta multiescala al patrón del paisaje de las aves plantea interesantes desafíos de gestión, donde tomar decisiones de manejo a escala de lote o predio aumenta la riqueza de aves que nidifican en el suelo, y un manejo integrando escalas (predio y conjunto de productores) podría tener mayor impacto en la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos.

La riqueza de aves de pastizal que nidifican en el suelo responde a los cambios en la estructura del paisaje a menor escala que las que nidifican en árboles y arbustos. Ya en el primer capítulo se evidenciaba que este grupo respondía a menor distancia al ver la relación con la distancia a un fragmento de bosque (300-500 m) y luego en el capítulo 2 se observa que la riqueza de este grupo responde al contexto de paisaje a escala de 500 metros. La riqueza de aves que nidifica en el suelo parecería ser más sensible a las prácticas de manejo que se dan a escala local (Bas et al. 2009, Geiger et al. 2010, Eggers et al. 2011, Thompson et al. 2014) donde la intensificación a nivel de predio tiene un

efecto negativo en la abundancia durante el periodo reproductivo de este grupo de aves (Geiger et al., 2010, Guerrero 2012). La riqueza de aves que nidifican en el suelo aumentó a mayor disponibilidad de pastizal/lotes en descanso y heterogeneidad de coberturas naturales y semi-naturales en el hábitat inmediato y a mayor número de parches de pastizal en el contexto de paisaje, donde la ausencia de estos elementos del paisaje indica un mayor grado de intensificación en el lote maximizando la producción aprovechando todos los espacios para el cultivo. Las posibilidades de nidificación para las especies de este grupo en agroecosistemas intensificados se reducen notablemente, y es necesario centrarse en realizar prácticas de manejo a escala de predio que favorezcan las condiciones de requerimientos de hábitat locales de las especies de este grupo de aves (Cozzani & Zalba 2009; Zalba et al. 2008, Pretelli et al. 2015, Pretelli et al. 2018).

Los resultados en relación con la escala de la estructura del paisaje a la cual responde la riqueza de aves que nidifica en árboles y arbustos plantea algunos interrogantes. Las especies evaluadas en esta tesis son en su mayoría de pequeño porte y passeriformes donde la mayoría tiene áreas de acción pequeñas pudiendo alcanzar 50 hectáreas (Rivera et al. 2003; Lopes & Marini 2006; Kanegae 2013; Rechetelo et al. 2016) y en período reproductivo podría reducirse a 1 hectárea (Morganti et al. 2017). Estas áreas son significativamente menores a la cual respondieron la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos (314,2 ha) y a la que respondió *T. savana* (201 ha). Resultados similares se obtuvieron en aves passeriformes en el Bosque Atlántico, donde 3 especies percibieron el paisaje entre 600-1000 metros (113-314 ha), áreas mucho mayores que el área de acción previamente estudiado (6-15 ha). Los resultados sugieren que habría efectos indirectos del contexto de paisaje que condiciona la permanencia de un ave en un determinado lugar donde otros factores diferentes a los requerimientos de hábitat inmediatos estarían influenciando la sensibilidad de las especies a la estructura del paisaje agrícola.

Los efectos indirectos del contexto de paisaje que podrían condicionar el movimiento de las aves influenciando indirectamente la persistencia de una especie podrían ser la fragmentación del paisaje o el manejo productivo, donde la aptitud de movimiento depende de la disponibilidad de alimento y de la accesibilidad al parche (Boscolo & Metzger 2009). La comunidad local de artrópodos en un agroecosistema determina en gran medida a la comunidad de aves insectívoras (Develey & Peres 2000; Benton et al. 2002; Smith et al. 2018), y aunque la comunidad de artrópodos dependa localmente del hábitat disponible, también depende de los efectos del cambio en el

paisaje agrícola que operan a escalas del paisaje más grandes (Hendrickx et al. 2007). Por ejemplo, el manejo de herbicidas e insecticidas opera a escala de paisaje aplicándose simultáneamente en periodos claves del cultivo, afectando indirectamente a las aves cambiando la estructura de la vegetación o reduciendo la disponibilidad de artrópodos (Freemark & Boutin 1994; Geiger et al. 2010).

La accesibilidad al parche es un factor importante de la persistencia de aves insectívoras en pequeños fragmentos de bosque en áreas agrícolas intensificadas (Sekercioğlu et al. 2002). La habilidad de dispersar está influenciada por la estructura del paisaje y depende principalmente de la distancia entre parches de hábitat y su conectividad (Heinz et al. 2005). La brecha entre parches de hábitat son barreras de movimiento y las características de la matriz influye la permeabilidad del paisaje (Robertson & Radford 2009). Brechas sin vegetación arbórea mayores a 100 metros reducen significativamente la capacidad de movimiento de aves de bosque (Robertson & Radford 2009). Altos niveles de fragmentación y de pérdida de hábitat afectan la dinámica poblacional de especies especialistas de hábitat a una escala mayor, pudiendo extinguir localmente a las especies (Fahrig 2002; Pardini et al. 2010). Las aves dependen del contexto de paisaje a gran escala, más allá de su área de acción para su persistencia en los agroecosistemas, y una vez seleccionadas las áreas reproductivas discriminan sitios localmente con disponibilidad de hábitat natural o semi-natural.

La vegetación arbórea tiene un efecto opuesto en los dos grupos de aves evaluados

La riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos aumentó ante la presencia de vegetación arbórea tanto autóctona como exótica en el hábitat inmediato y en el contexto de paisaje a mayor escala, mientras que las aves que nidifican en el suelo tienden a evitarlos. Este resultado es consistente tanto en el capítulo 1 como en el capítulo 2, y aunque la probabilidad de nidificación de *T. savana* en banquetas de caminos en el capítulo 3 se relacionó negativamente con la cobertura de bosque a 800 metros requirió árboles en la cercanía del nido. *T. savana* es una especie que prefiere ambientes con baja densidad del estrato arbóreo para nidificar (Marini et al. 2009) implicando que a nivel de especies los requerimientos de hábitat son complejos y otros requerimientos además del sustrato donde poner el nido son importantes, tales como refugio y el tipo de alimentación. A pesar de las diferencias individuales habría elementos y configuraciones del paisaje a las que responden la mayoría de las especies determinando una respuesta

consistente a nivel grupal, y el efecto contrario de la vegetación arbórea plantea la necesidad de realizar acciones de manejo en el hábitat inmediato en función del grupo al cual se quiere favorecer.

Los elementos del paisaje arbóreo son fundamentales para aumentar la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos en los agroecosistemas, aunque es diferente en cada subregión y escala evaluada. En la subregión Pampa Ondulada para las aves que nidifican en árboles y arbustos pareciera indistinto si los árboles en la cercanía son nativos o exóticos ya que aportan hábitat novedoso, en cambio en las subregiones Mesopotamia y Pampa Interior prefieren árboles nativos. La distancia entre fragmentos de bosque determina la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos en la matriz agrícola. En la provincia de Entre Ríos, los elementos del paisaje arbóreo evaluados a diferentes escalas fueron cruciales para aumentar la riqueza de las aves que nidifican en árboles y arbustos. La cercanía a árboles nativos, la presencia de bordes arbóreo-arbustivos y la superficie de bosque en el contexto de paisaje, todos en su conjunto podrían aumentar la conectividad del bosque favoreciendo la movilidad de las aves entre fragmentos. La configuración del bosque a escala de paisaje no tuvo un efecto en este grupo de aves en la provincia de Entre Ríos pudiendo deberse a que el impacto que generan los remanentes de bosque a escala local es importante para aumentar la conectividad del bosque a mayor escala y disminuir las brechas entre fragmentos de bosque. La distancia máxima entre fragmentos de bosque que pueden cruzar algunas especies de aves de bosque en periodo reproductivo se limita al rango de 250-550 metros (Hinsley 2000; Robertson & Radford 2009).

Las aves que nidifican en el suelo durante el periodo reproductivo seleccionan sitios para la ubicación del nido que minimicen los riesgos de predación y de parasitismo de cría, y ubicarlos lejos de la vegetación arbórea pareciera ser la estrategia más recurrente. Las diferentes coberturas, como pastizal o pasturas perennes se asociaron positivamente con la riqueza de especies que nidifican en el suelo tanto en el hábitat inmediato como en el contexto de paisaje (Zalba et al. 2008; Di Giacomo & Krapovickas 2005), aunque el efecto negativo de la vegetación arbórea tanto en el hábitat inmediato como en el contexto de paisaje fue más fuerte, contundente y consistente entre capítulos. Particularmente en la provincia de Entre Ríos (en el hábitat inmediato la superficie de bordes arbóreo-arbustivos y cercanía a áreas peridomésticas y en el contexto de paisaje la superficie de bosque a 500 m) la vegetación arbórea afectó negativamente a la riqueza de este grupo de aves. Evitar árboles pareciera ser más importante para las aves que

nidifican en el suelo en los agroecosistemas que la disponibilidad de un sitio para nidificar, como un pastizal extenso (Leitão et al. 2010; Thompson et al. 2014). Las aves durante el periodo reproductivo evitan especialmente a los predadores de nidos, y en los agroecosistemas intensificados predadores generalistas como *Milvago chimango* (chimango) incrementa su abundancia (Fillooy & Bellocq 2007b; Carrete et al. 2009; Goijman et al. 2015) y ha sido descrito como uno de los predadores principales de nidos que nidifican en el suelo junto con otras especies de mamíferos (Cozzani & Zalba 2012). Sin embargo, evitar la vegetación arbórea podría no ser una estrategia efectiva a largo plazo, particularmente considerando que muchas rapaces son capaces de recorrer extensas distancias (Renfrew et al. 2005). Otro mecanismo que podría explicar por qué las aves que nidifican en el suelo evitan la vegetación arbórea es el aumento de parasitismo de cría en nidos cercanos a remanentes de bosque, ya que estos albergan especies parásitas como *Molothrus bonariensis* (Patten et al. 2006). Las aves de pastizal están declinando en los pastizales de Sudamérica y una de las principales causas es la reforestación con árboles exóticos, manejo que se desaconseja en áreas prioritarias para la conservación de aves de pastizal (Azpiroz et al. 2012). El efecto que tiene a escala regional y subregional la distancia a un parche de bosque fue consistente en esta tesis, la cual aporta información de la distancia mínima (300-500 m) a la cual deberían estar los remanentes de bosque en áreas prioritarias para la conservación de aves de pastizal, distancia que concuerda con un estudio realizado en aves de pastizal en agroecosistemas de Minnesota (Thompson et al. 2014).

La heterogeneidad de coberturas en el contexto de paisaje aumenta la riqueza de aves

La heterogeneidad de coberturas en el contexto del paisaje tuvo un efecto positivo en las aves que nidifican en árboles y arbustos, en cambio la diversidad de ambientes naturales y semi naturales en el hábitat inmediato benefició a las especies que nidifican en árboles y arbustos (incluyendo la selección de un sitio para nidificar por *T. savana*) y con un efecto menor pero positivo a las especies que nidifican en el suelo. Es importante tener en cuenta que aunque la diversidad de coberturas en el contexto de paisaje no aumentó la riqueza de las especies que nidifican en el suelo ni la probabilidad de nidifican de *T. savana*, tampoco tuvo un efecto negativo. Agroecosistemas con diversidad de ambientes naturales y de cultivos ofrecen mayor disponibilidad de nichos ecológicos favoreciendo a ambos grupos de aves, favorecer la heterogeneidad espacial a múltiples

escalas en el agroecosistema resulta una práctica de manejo adecuada para favorecer a las aves en su conjunto.

En las áreas con mayor intensificación agrícola la heterogeneidad espacial en el contexto de paisaje tiene un efecto positivo en la riqueza funcional de aves que nidifican en árboles y arbustos. La subregión Pampa Ondulada es la zona más intensificada y simplificada, donde la heterogeneidad de coberturas del paisaje agrícola ya ha sido descrita como una característica fundamental del paisaje agrícola para las aves (Codesido 2010; Cerezo et al. 2011), aunque en el capítulo 1 el efecto no fue tan fuerte. Pero, además, cuando se evaluó la escala adecuada (1000 m) en la subregión Mesopotamia en el capítulo 2 la heterogeneidad de coberturas a escala de paisaje fue importante y con un efecto positivo para la riqueza de aves de este grupo y también para la selección de un sitio de nidificación de *T. savana*. Para las aves que nidifican en el suelo no resultó ser una característica del paisaje que aumente su riqueza particularmente, pero tampoco las afecta negativamente. Estos resultados sugieren que las prácticas agrícolas que homogeneizan la estructura del paisaje agrícola (p.ej. monocultivo de soja) a diferentes escalas en las regiones pampeana y espinal, tienen un impacto negativo en la diversidad de aves, y favorecer la diversidad de cultivos y de ambientes naturales a gran escala podría ser una práctica agrícola determinante para conservar la biodiversidad en agroecosistemas.

En el primer análisis comparando subregiones, la heterogeneidad de coberturas en el contexto del paisaje en la subregión Pampa Ondulada fue una de las características de paisaje que aumento la riqueza funcional de aves que nidifican en árboles y arbustos. Para el resto de las subregiones analizadas (Mesopotamia y Pampa Interior), la heterogeneidad de coberturas no tuvo relevancia o su efecto en la respuesta de la riqueza de aves fue muy bajo. Esto concuerda con un trabajo que no encontró un efecto positivo de la heterogeneidad en la riqueza de aves lo que podría deberse a la escala de análisis (500 m) y su efecto podría actuar a mayor escala (Šálek et al. 2018). Es posible que la débil relación entre la riqueza de aves y la heterogeneidad de coberturas en el contexto del paisaje evaluadas en el capítulo 1 (Mesopotamia y Pampa Interior) se deba a que la escala de 500 metros (78.5 ha) no sea la más adecuada (Šálek et al. 2018) o la riqueza de aves no sea la variable mas apropiada para detectar este efecto (quizas la dominancia o la composicion de las comunidades resulten mas sensibles incluso a esta escala). Aun así, en los análisis multiescala realizados en los siguientes capítulos la heterogeneidad de coberturas en el contexto del paisaje tuvo un efecto en las aves en la mayor escala

evaluada (201.1 - 314.1 ha). Es posible que, en paisajes agrícolas homogéneos intensificados, como lo es Pampa Ondulada, las aves sean más sensibles a la heterogeneidad a escalas de paisaje menores (78.5 ha) y el hábitat inmediato disponible sea determinante para su persistencia en el sitio.

Incrementar la heterogeneidad de ambientes naturales y semi-naturales en el hábitat inmediato tiene un efecto positivo en las aves en general. En el hábitat inmediato en la subregión Mesopotamia, la heterogeneidad de ambientes naturales y semi-naturales siempre tuvo un efecto positivo, tanto para las aves que nidifican en el suelo como para las que nidifican en árboles y arbustos (incluso para la selección de una banquina como sitio reproductivo para *T. savana*). Esta heterogeneidad a escala local además parecería mitigar el impacto negativo que tiene el aumento de la superficie de cultivos a escala de paisaje en la probabilidad de nidificación de *T. savana*.

El hábitat inmediato es fundamental para las aves en los agroecosistemas

Los remanentes de bosque y de pastizal, como banquinas de caminos y bordes de cultivos, son ambientes claves para la conservación en agroecosistemas aportando hábitat inmediato disponible para la biodiversidad. Las banquinas de caminos con vegetación herbácea favorecen a las aves que nidifican en el suelo y las banquinas con vegetación arbórea-arbustiva a las aves que nidifican en árboles y arbustos. La importancia que tienen los ambientes lineales con vegetación espontánea han sido estudiados en la provincia de Entre Ríos (Goijman & Zaccagnini 2008; Solari & Zaccagnini 2009; González 2015), y la presente tesis aporta información valiosa y detallada en relación con las características estructurales de estos ambientes necesarios para incrementar la riqueza y la probabilidad de nidificación de aves en los agroecosistemas. En paisajes agrícolas homogéneos intensificados estos elementos del paisaje pueden ser los únicos remanentes de vegetación natural o semi-natural para las aves y su conservación resulta fundamental para proveer sitios de nidificación durante el verano y recursos alimenticios durante el invierno.

Los árboles presentes en banquinas de caminos y bordes de cultivos aumentan sustancialmente la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos, y su impacto positivo es mayor en paisajes agrícolas intensificados. En la región pampeana la presencia de árboles en las banquinas de caminos aumenta sustancialmente la riqueza de aves de este grupo, la baja densidad de árboles en esta región implica que en un árbol

sea posible que convivan numerosas especies teniendo un gran impacto positivo a escala local. En la provincia de Entre Ríos se estudió en detalle el efecto de estos elementos del paisaje, donde conservar 1.5 hectáreas de banquinas de camino con vegetación arbórea-arbustiva en paisajes de 19,6 hectáreas (banquinas arbóreas-arbustivas de 15 m de ancho de cada lado del camino), aumentan sustancialmente la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos. Además, los bordes arbóreos-arbustivos funcionan minimizando el efecto negativo de la pérdida de bosque a escala de paisaje (314,2 ha). El ancho de la banquina es importante también para la selección de una banquina como sitio de nidificación, donde la probabilidad de nidificación de *T. savana* aumenta a medida que el ancho de la banquina aumenta ya que los ambientes lineales angostos ofrecen menos diversidad de alimento y además son fácilmente inspeccionados por predadores (Hinsley & Bellamy 2000). Durante el periodo reproductivo las aves tienen acotadas áreas de acción y la presencia de árboles a escala local provista por las banquinas de caminos y bordes de cultivo es clave para la ubicación del nido y su persistencia en el sitio.

Los bordes de caminos con vegetación espontánea herbácea son los últimos remanentes de vegetación disponible para la nidificación de aves en algunas áreas homogéneas intensificadas de las regiones pampeana y espinal, y podrían ser indispensables debido a la falta de áreas de mayor tamaño de pastizal. Aunque el éxito reproductivo de especies de aves que nidifican en el suelo es menor en remanentes de pastizal insertos en una matriz agrícola en relación con reservas naturales (Pretelli et al. 2015); su efecto positivo en proveer recursos durante el invierno es contundente (Baker et al. 2012). A escala regional, tuvo un impacto positivo la presencia de hábitat local de pastizal para las aves que nidifican en el suelo, y en la provincia de Entre Ríos estudiando en mayor detalle el hábitat inmediato la superficie de bordes herbáceos también y mayor número de parches de pastizal en el contexto de paisaje. Es necesario conservar grandes áreas de pastizal como también es necesario revalorizar los ambientes lineales en la región pampeana para que sean aptos para la nidificación de aves típicas de pastizal que nidifican en el suelo. Revalorizar podría implicar restaurar estos ambientes lineales, ya que no todos los bordes herbáceos son iguales para las aves, bordes de cultivos herbáceos con diversidad florística tienen mayor riqueza y abundancia de aves de pastizal (Cozzani & Zalba 2009; Zalba et al. 2008).

Sin embargo, estos ambientes lineales con vegetación espontánea, como banquinas de caminos, requieren de características estructurales determinadas y de un contexto del paisaje propicio para potenciar su valor como hábitat disponible para las

aves. Por ejemplo, en paisajes con alta proporción de cultivos anuales *T. savana* nidifica en una banquina de camino únicamente si hay diversidad de ambientes naturales y semi-naturales en el hábitat inmediato, si la banquina es angosta y no tiene en las cercanías otros bordes de cultivo con vegetación la propiedad de la banquina de ser sitio para reproducción de aves disminuye. Las especies que nidifican en banquinas vegetadas de Entre Ríos son en su mayoría especies insectívoras u omnívoras que incluyen insectos en su dieta (Solari et al. 2008) y la mayoría de las especies registradas en bordes de cultivos son insectívoras (Goijman & Zaccagnini 2008; Solari & Zaccagnini 2009). Las aves insectívoras previenen la explosión demográfica de insectos plaga de cultivos, el cual es un servicio ecosistémico esencial en cualquier campo productivo (Garfinkel & Johnson 2015; Sekercioğlu et al. 2016). Los bordes de cultivos con vegetación natural o semi-natural actúan como reservorios de aves insectívoras potenciales controladoras de insectos plaga, y su conservación puede beneficiar tanto a las aves como a los productores agrícolas (Sekercioğlu et al. 2016).

#### Limitaciones del trabajo

Los resultados del presente trabajo aportan información valiosa para el diseño de paisajes agrícolas que consideren la conservación de aves, sin embargo, se debe tener precaución para evitar una interpretación excesiva de nuestros hallazgos. La riqueza de especies es un índice de diversidad muy grueso de la estructura de la comunidad, debido a que no incorpora información sobre cambios en la abundancia relativa entre las especies y la composición de la comunidad. Nuestro enfoque supone que la riqueza de especies es un indicador positivo de la salud de la comunidad, y que las correlaciones entre las características de riqueza y paisaje representan relaciones de causa-efecto que definen la función de la comunidad. Al carecer de datos demográficos (abundancia, supervivencia, tasa de crecimiento de la población), asumimos que la presencia de un ave representaba una población reproductora saludable con fuertes perspectivas de persistencia (Sallabanks et al., 2000; Thompson et al., 2000, Mitchell et al. 2006). Aun así, la riqueza de especies de aves parece ser un indicador más sensible que la abundancia de especies a los efectos de la configuración del hábitat y la heterogeneidad de la composición a escala del paisaje en la estructura de la comunidad de aves en la región pampeana (Cerezo et al. 2011).

## Recomendaciones de manejo

Los resultados obtenidos en esta tesis son una valiosa contribución al diseño de paisajes agrícolas que consideren la conservación de especies de aves que nidifican en el suelo y especies que nidifican en árboles y arbustos en una de las áreas más intensificadas de agricultura del mundo, región pampeana, y en áreas donde la agriculturización avanza rápidamente, provincia de Entre Ríos. Los esfuerzos de conservación en el agroecosistema estudiado deberían asegurar la presencia de ambos grupos de aves. Uno de los principales beneficios que obtiene el productor agrícola al tener mayor diversidad de aves está vinculado con el control de insectos plaga. La mayoría de las especies de aves incluidas en el presente estudio son especies insectívoras o insectívoras durante el periodo reproductivo con potencial como controladoras de plagas de cultivos en la producción agrícola (Gavier-Pizarro et al. 2012); sin embargo, la magnitud de este potencial servicio ecosistémico es una brecha crítica de conocimiento que espera una cuantificación empírica (Sekercioglu 2017). Por ejemplo, aumentar la heterogeneidad de coberturas en el contexto de paisaje y la superficie de ambientes con vegetación espontánea en el hábitat inmediato está correlacionado positivamente con la supresión de plagas mediada por aves (Martin et al. 2016; Boesing et al. 2017). Los beneficios de estas recomendaciones de manejo también tienen un efecto positivo en otros grupos biológicos que favorecen el control de insectos plaga. Mayor diversidad de cultivos aumenta la densidad de predadores y parasitoides de plagas de cultivos pudiendo reducir la dependencia de los insecticidas (Redlich et al. 2018). La respuesta opuesta en relación a la vegetación arbórea en ambos grupos de aves da como resultado desafíos de gestión que deben resolverse espacialmente (Beaudry et al. 2016). De hecho, acciones de manejo para la conservación de la biodiversidad basadas en la riqueza total podrían ser contraproducentes para grupos específicos de interés.

En la presente tesis se proponen acciones de manejo a diferentes escalas para conservar o restaurar el paisaje agrícola para aumentar la riqueza de aves terrestres comunes con diferentes hábitos de nidificación (en el hábitat inmediato y en el contexto de paisaje). En el contexto de paisaje se proponen recomendaciones de manejo en relación con la planificación del uso de la tierra, y en el hábitat inmediato focalizando áreas específicas que se manejen para cada grupo de aves. Este enfoque integrando escalas de manejo implica necesariamente la participación de diferentes tomadores de decisión

del agroecosistema; por ejemplo, desde el municipio hasta los productores agrícolas. Los municipios deberían legislar normativas que limiten el avance de la frontera agrícola, que exijan conservar una proporción de áreas naturales y desmotiven los monocultivos de soja. Y los propietarios de la tierra en conjunto con la Dirección Nacional de Vialidad y las Direcciones Provinciales de Vialidad (quienes manejan y controlan las banquinas de rutas y caminos secundarios) conservar bordes y banquinas con vegetación espontánea.

Para las aves comunes de los agroecosistemas conservar un mínimo de elementos del paisaje con vegetación herbácea o arbórea tienen un impacto positivo sustancial, el cual no genera pérdida de área productiva. Se pueden realizar prácticas de manejo en el hábitat inmediato como la reforestación estratégica en ambientes lineales empobrecidos, plantar árboles aislados, enriquecer la vegetación con plantas que atraigan polinizadores (Rey Benayas & Bullock 2012) o realizar un manejo de la vegetación de los bordes de cultivo determinado para favorecer especies predadoras de insectos plaga (Mansion-Vaquí et al. 2017). No todos los fragmentos herbáceos son iguales para las aves, fragmentos herbáceos con diversidad florística tienen mayor riqueza y abundancia de aves (Conover et al. 2014). En Argentina se han realizado estudios que sirven como base para avanzar hacia la realización de un plan de restauración de los bordes de cultivos en paisajes agrícolas homogéneos intensificados. Para favorecer a las aves que nidifican en el suelo es posible que en los márgenes de cultivo se requiera una composición florística particular, no es lo mismo un pajonal que un flechillar (Cozzani & Zalba 2009; Zalba et al. 2008). Y remover árboles en zonas que tienen excelente potencial para este grupo podría ser una alternativa de manejo, donde la riqueza de aves de pastizal aumentan bajo este manejo (Thompson et al. 2016).

Pampa Ondulada y Pampa Interior tienen notables diferencias en cuanto al uso de la tierra; sin embargo, los resultados obtenidos en esta tesis en ambas subregiones tuvieron varios puntos en común. En la Pampa Ondulada el avance de las actividades agrícolas y ganaderas ha reemplazado los pastizales naturales y este cambio ha sucedido hace décadas dejando paisajes agrícolas homogéneos intensificados con escaso hábitat disponible para biodiversidad. Este paisaje brinda pocas oportunidades para las aves que nidifican en el suelo, aunque es posible mejorar las condiciones del paisaje para este grupo; por el contrario, se pueden mejorar notablemente las condiciones para las aves que nidifican en árboles y arbustos y así aportar al control de insectos plaga de cultivos. En Pampa Interior la expansión e intensificación agrícola es más reciente y aún contiene parches de bosque y pastizales y se caracteriza por tener mayor heterogeneidad espacial

que Pampa Ondulada, resultando importante aunar esfuerzos para conservar aves de pastizal en esta región, particularmente en el oeste donde se obtuvo el valor de riqueza funcional más alto para este grupo de aves. A partir de los resultados obtenidos en la presente tesis se proponen las siguientes recomendaciones de manejo para la región pampeana:

- Para aumentar la riqueza de aves terrestres en general, las que nidifican en el suelo y especies que nidifican en árboles y arbustos, es necesario incrementar la heterogeneidad de áreas naturales y semi-naturales a diferentes escalas. Hay que diversificar la producción agrícola y mantener áreas naturales, como fragmentos de pastizales, bosque nativo y humedales.
- Para aumentar la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos es necesario incrementar los fragmentos de bosque con árboles nativos dispersos en el paisaje agrícola distanciados cada 1500 metros o menos. En áreas agrícolas homogéneas intensificadas se podrían implantar pequeños fragmentos de bosque en banquinas de caminos con especies arbóreas nativas.
- Para aumentar la riqueza de aves que nidifican en el suelo es necesario conservar no menos de un 15-20 % de vegetación herbácea en el hábitat inmediato, la cual puede estar dispuesta en banquinas de cultivos o lotes en descanso. Además, si hubiese un fragmento de pastizal en buen estado de conservación es necesario que no haya árboles al menos en los primeros 300-500 metros del entorno. Es posible incrementar el valor de los bordes herbáceos cultivando gramíneas y herbáceas nativas.

En la subregión Mesopotamia, provincia de Entre Ríos, la expansión e intensificación agrícola ha avanzado significativamente en la última década, relegando el monte nativo y el pastizal a los bordes de cultivo y ambientes riparios, dejando una matriz agrícola que todavía tiene una heterogeneidad espacial significativa. Como estas tendencias en la provincia de Entre Ríos continuarán (Calamari 2014), es necesario desarrollar pautas de manejo útiles para acompañar una legislación que mitigue los impactos producidos por el avance de la frontera agrícola sobre los bosques nativos y la intensificación en los campos de cultivo. A partir de los resultados obtenidos en la presente tesis se proponen las siguientes recomendaciones de manejo para la provincia de Entre Ríos:

- Para aumentar la riqueza de aves en general, las que nidifican en el suelo y especies que nidifican en árboles y arbustos, es necesario incrementar la heterogeneidad de coberturas en el contexto del paisaje y los ambientes naturales y semi-naturales en el hábitat inmediato. Hay que diversificar la producción agrícola y mantener áreas naturales, como fragmentos de pastizales, bosque nativo y humedales.
- Para aumentar la riqueza de aves que nidifican en árboles y arbustos se recomiendan las siguientes prácticas de manejo: 1) En el contexto de paisaje, conservar un 13-25% de cobertura de bosque (~300 hectáreas). 2) En el hábitat inmediato (~20 ha), aumentar la diversidad de elementos naturales y semi-naturales (bordes y fragmentos herbáceos, bordes y fragmentos arbóreo-arbustivos, ambientes riparios, humedales). Conservar bordes arbóreo-arbustivos (15 m ancho
- en ambos lados o 8 % en ~20 ha) principalmente en áreas con baja superficie de bosque a escala de paisaje y conectando remanentes de bosque existentes. Es fundamental evitar plantar especies exóticas tanto en áreas peridomésticas como en bordes de cultivo.
- Para aumentar la riqueza de aves que nidifican en el suelo es necesario en el hábitat inmediato (~20 ha) conservar bordes herbáceos (15 m ancho o 8 % en ~20 ha) y es fundamental la ausencia de árboles, áreas peridomésticas o fragmentos de bosque a 300 metros.

## Bibliografía

- Aizen, M.A., Garibaldi, L.A. & Dondo, M., 2009. Expansión de la soja y diversidad de la agricultura argentina. *Ecología Austral*, 19, pp.45–54.
- Alessio, V.G, Beltzer, A.H., Lajmanovich, R.C. & Quiroga, M.A. 2005. Ecología alimentaria de algunas especies de Passeriformes (Furnariidae, Tyrannidae, Icteridae y Emberizidae): consideraciones sobre algunos aspectos del nicho ecológico. En: Aceñolaza, F.G. (Ed.), *Temas de la biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino. II*. Instituto Superior de Correlación Geológica,. Ediciones Magna Publicaciones (INSUGEO, Miscelánea 14), Tucumán, Argentina, pp. 441–482.
- Alexandratos, N. & Bruinsma, J., 2012. *World agriculture towards 2030/2050. The 2012 Revision*,
- Andrén, H., 1994. Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes With Different Proportions of Suitable Habitat - a Review. *Oikos*, 71(3), pp.355–366.
- Antoniou, M. et al., 2010. GM SOY Sustainable ? Responsible ? *GLS Gemeinschaftsbank eG and ARGE Genetechnik-frei*, pp.1–9.
- Azpiroz, A.B. et al., 2012. Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. *Journal of Field Ornithology*, 83(3), pp.217–246.
- Baker, D.J. et al., 2012. Landscape-scale responses of birds to agri-environment management: A test of the English Environmental Stewardship scheme. *Journal of Applied Ecology*, 49(4), pp.871–882.
- Baldi, G. & Paruelo, J.M., 2008. Land-Use and Land Cover Dynamics in South American Temperate Grasslands. *Ecology and Society*, 13(2), p.6.
- Bar-Massada, A. et al., 2012. Complex effects of scale on the relationships of landscape pattern versus avian species richness and community structure in a woodland savanna mosaic. *Ecography*, 35(5), pp.393–411.
- Barnosky, A.D. et al., 2011. Has the Earth ' s sixth mass extinction already arrived ? *Nature*, 471(7336), pp.51–57.
- Bartón, K., 2017. Multi-Model Inference. , (1), p.73.
- Bas, Y., Renard, M. & Jiguet, F., 2009. Nesting strategy predicts farmland bird response to agricultural intensity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 134(3–4), pp.143–147.
- Batáry, P., Matthiesen, T. & Tschardtke, T., 2010. Landscape-moderated importance of hedges in conserving farmland bird diversity of organic vs. conventional croplands

- and grasslands. *Biological Conservation*, 143(9), pp.2020–2027.
- Battin, J., 2004. When good animals love bad habitats: ecological traps and the conservation of animal population. *Conservation Biology* 18 (6), pp.1482-1491.
- Bazzaz, F.A., 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*, 56(2), pp.485–488.
- Beaudry, F. et al., 2016. Identifying areas of optimal multispecies conservation value by accounting for incompatibilities between species. *Ecological Modelling*, 332, pp.74–82.
- Bennett, A.F., Radford, J.Q. & Haslem, A., 2006. Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation*, 133(2), pp.250–264.
- Benton, T.G. et al., 2002. Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. *Journal of Applied Ecology*, 39(4), pp.673–687.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4), pp.182–188.
- Bergin, T.M. et al., 2000. Effects of landscape structure on nest predation in roadsides of a midwestern agroecosystem: a multiscale analysis. *Landscape Ecology*, 15, pp.131–143.
- Bernardos, J.N., 2016. *Tendencia de la ocupación espacial por aves en la región Pampeana Argentina y su relación con el uso de la tierra - Tesis PHD.*
- Betts, M.G., Forbes, G.J. & Diamond, A.W., 2007. Thresholds in songbird occurrence in relation to landscape structure. *Conservation Biology*, 21(4), pp.1046–58.
- Bianchi, A.R. & Cravero, S.A.C., 2010. *Atlas climático digital de la república argentina*, INTA.
- Billeter, R. et al., 2007. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), pp.141–150.
- Bilenca, D., Codesido, M. & Gonzales Fisher, C., 2009. Impactos de la actividad agropecuaria sobre la biodiversidad en la ecorregión pampeana. *Ed. INTA*, (1), p.42 pag.
- Bocz, R. et al., 2017. Human disturbances and predation on artificial ground nests across an urban gradient. *Animal Biodiversity and Conservation*, 40(2), pp.153–157.
- Boesing, A.L., Nichols, E. & Metzger, J.P., 2017. Effects of landscape structure on avian-mediated insect pest control services: a review. *Landscape Ecology*, 32(5), pp.931–944.

- Boscolo, D. & Metzger, J.P., 2009. Is bird incidence in Atlantic forest fragments influenced by landscape patterns at multiple scales? *Landscape Ecology*, 24(7), pp.907–918.
- Brandolin, P.G, Blendinger, P.G. & Cantero, J.J., 2016. From relict saline wetlands to new ecosystems: changes in bird assemblages. *Ardeola*, 63(2), pp. 329-348.
- Breiman, L.E.O., 2001. Random Forests. *Machine Learning*, 45, pp.5–32.
- Brennan, S.P. & Schnell, G.D., 2007. Multiscale Analysis of Tyrannid Abundances and Landscape Variables in the Central Plains, Usa. *The Wilson Journal of Ornithology*, 119(4), pp.631–647.
- Brodeur, J.C. et al., 2017. Accumulation of current-use pesticides, cholinesterase inhibition and reduced body condition in juvenile one-sided livebearer fish (*Jenynsia multidentata*) from the agricultural Pampa Region of Argentina. *Chemosphere*, 185, pp.36–46.
- Bucher, E.H. & Bocco, P.J., 2009. Reassessing the importance of granivorous pigeons as massive , long-distance seed dispersers. *Ecology*, 90(8), pp.2321–2327.
- Cabrera, A.L., 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 14(1–2), p.42.
- Cabrera, A.L., 1976. *Regiones fitogeográficas argentinas*. Acme., Buenos Aires, Argentina.
- Calamari, N.C., 2014. *Influencias del tamaño de parche y configuración espacial del bosque nativo sobre poblaciones de aves, en Entre Ríos - PHD Tesis*.
- Calamari, N.C. et al., 2016. Long-Term Association of *Tyrannus Savana* and *Sturnella Superciliaris* Density With Land Cover and Climatic Variables in Agroecosystems of Argentina. *Hornero*, 31(2), pp.97–112.
- Calamari, N.C. et al., 2018. Patch and landscape responses of bird abundance to fragmentation in agroecosystems of east-central Argentina. *Avian Conservation and Ecology*, 13(2), p.3.
- Camp, M. & Best, L.B., 1994. Nest Density and Nesting Success of Birds in Roadsides Adjacent to Rowcrop Fields. *he American Midland Naturalist*, 131, pp.347–358.
- Canavelli, S. et al., 2003. Monitoreo Extensivo de Aves en el Centro-Sur de Entre Ríos. *INSUGEO*, (12), pp.5–20.
- Carrete, M. et al., 2009. Effects of habitat degradation on the abundance, richness and diversity of raptors across Neotropical biomes. *Biological Conservation*, 142(10), pp.2002–2011.
- Caviglia, O.P. & Andrade, F.H., 2010. Sustainable Intensification of Agriculture in the

- Argentinean Pampas : Capture and Use Efficiency of Environmental Resources. *The American Journal of Plant Science and Biotechnology*, 3(1), pp.1–8.
- Cerezo, A., Conde, M.C. & Poggio, S.L., 2011. Pasture area and landscape heterogeneity are key determinants of bird diversity in intensively managed farmland. *Biodiversity and Conservation*, 20(12), pp.2649–2667.
- Chalfoun, A.D. & Martin, T.E., 2009. Habitat structure mediates predation risk for sedentary prey: Experimental tests of alternative hypotheses. *Journal of Animal Ecology*, 78(3), pp.497–503.
- Chamberlain, D.E. et al., 2000. Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology*, (37), pp.771–788.
- Codesido, M., 2010. *Ensamblajes 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 - PHD Tesis.*
- Codesido, M., Gonzales Fisher, C. & Bilenca, D., 2008. Asociaciones entre diferentes patrones de uso de la tierra y ensambles de aves en agroecosistemas de la región pampeana, Argentina. *Ornitología Neotropical*, 19, pp.575–585.
- Codesido, M., González-Fischer, C.M. & Bilenca, D.N., 2013. Landbird Assemblages in Different Agricultural Landscapes: A Case Study in the Pampas of Central Argentina. *The Condor*, 115(1), pp.8–16.
- Codesido, M., Zufiaurre, E. & Bilenca, D., 2015. Relationship between pest birds and landscape elements in the Pampas of Central Argentina. *Emu*, 115(1), pp.80–84.
- Concepción, E.D., Díaz, M. & Baquero, R. a., 2007. Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. *Landscape Ecology*, 23(2), pp.135–148.
- Concepción, E.D., Díaz, M. & Baquero, R.A., 2008. Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. *Landscape Ecology*, 23(2), pp.135–148.
- Conover, R.R., Burger Jr., L.W. & Linder, E.T., 2009. Breeding bird response to field border presence and with. *The Wilson Journal of Ornithology*, 121(3), pp.548–555.
- Conover, R.R., Dinsmore, S.J. & Burger, L.W., 2011. Effects of conservation practices on bird nest density and survival in intensive agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 141(1–2), pp.126–132.
- Conover, R.S., Dinsmore, S.J. & Burger, L.W.J., 2014. Effects of Set-aside Conservation

Practices on Bird Community Structure within an Intensive Agricultural Landscape Effects of. *Am. Midl. Nat.*, 172, pp.61–75.

- Cozzani, N. & Zalba, S.M., 2012. Depredadores de nidos en pastizales del parque provincial ernesto tornquist (provincia de buenos aires, Argentina): Importancia relativa bajo distintas intensidades de pastoreo. *Hornero*, 27(2), pp.137–148.
- Cozzani, N.C. & Zalba, S.M., 2009. Estructura de la vegetación y selección de hábitats reproductivos en aves del pastizal pampeano. *Ecología Aplicada*, 19, pp.35–44.
- Cruzate, G. et al., 2007. *Mapas de suelos de la Republica Argentina*.
- Cueto, V.R. & Casenave, J.L. De, 1997. Determinants of bird species richness : role of climate and vegetation structure at a regional scale. *Journal of biogeography*, (1975), pp.487–492.
- Dardanelli, S., Nores, M.L. & Nores, M., 2006. Minimum area requirements of breeding birds in fragmented woodland of Central Argentina. *Diversity and Distributions*, pp.687–693.
- Develey, P.F. & Peres, C.A., 2000. Resource seasonality and the structure of mixed species bird flocks in a coastal Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 16(1), pp.33–53.
- Devictor, V. et al., 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic , phylogenetic and functional diversity : the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13, pp.1030–1040.
- Devictor, V. & Jiguet, F., 2007. Community richness and stability in agricultural landscapes: The importance of surrounding habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 120(2–4), pp.179–184.
- Di Giacomo, A.S. & Krapovickas, S., 2005. Conserving the Grassland Important Bird Areas (IBAs) of Southern South America: Argentina, Uruguay, Paraguay, and Brazil. En *Ralph, C. John; Rich, Terrell D., editors 2005. Bird Conservation Implementation and Integration in the Americas: Proceedings of the Third International Partners in Flight Conference. 2002 March 20-24; Asilomar, California, Volume 2 Gen. Tech. Rep. PSW-GT*. pp. 1243–1249.
- Di Giacomo, A.S. & Lopez de Casenave, J., 2010. Use and Importance of Crop and Field-Margin Habitats for Birds in A Neotropical Agricultural Ecosystem. *The Condor*, 112(2), pp.283–293.
- Donald, P.F. et al., 2006. Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990–2000. *Agriculture, Ecosystems &*

- Environment*, 116(3–4), pp.189–196.
- Donovan, T.M. et al., 1997. Variation in local-scale effects: mechanisms and landscape context. *Ecology*, 78(7), pp.2064–2075.
- Dormann, C.F. et al., 2013. Collinearity : a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 35(February), pp.1–20.
- Douglas, D.J.T. et al., 2014. The importance of native trees for forest bird conservation in tropical farmland. *Animal Conservation*, 17(3), pp.256–264.
- Douglas, D.J.T., Vickery, J. a. & Benton, T.G., 2009. Improving the value of field margins as foraging habitat for farmland birds. *Journal of Applied Ecology*, 46(2), pp.353–362.
- Duelli, P. & Obrist, M.K., 2003. Regional biodiversity in an agricultural landscape : the contribution of seminatural habitat islands. *Basic and Applied Ecology*, 138, pp.129–138.
- Dwernychuk, L. W. & Boag D. A., 1972. Ducks nesting in association with gulls: an ecological trap? *Canadian Journal of Zoology* 50:559– 563.
- Eggers, S., Unell, M. & T. Pärt, 2011. Autumn sowing of cereals reduces breeding bird numbers in a heterogeneous agricultural landscape. *Biol. Conserv.* 144, pp1137–1144.
- Elith, J. & Leathwick, J., 2016. Boosted regression trees for ecological modeling and prediction. *supplementary*, p.22.
- Elith, J., Leathwick, J.R. & Hastie, T., 2008. A working guide to boosted regression trees. *The Journal of animal ecology*, 77(4), pp.802–13.
- Ellison, K.S. et al., 2013. Impacts of Tree Rows on Grassland Birds and Potential Nest Predators : A Removal Experiment. *PloS one*, 8(4), pp.1–15.
- Eraud, C. & Boutin, J.M., 2010. Density and productivity of breeding Skylarks *Alauda arvensis* in relation to crop type on agricultural lands in western France. *Bird Conservation International*, 49, pp.287–296.
- Evans, K.L., 2004. The potential for interactions between predation and habitat change to cause population declines. *Ibis*, 146, pp.1–13.
- Ewers, R.M. & Didham, R.K., 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81(1), pp.117–42.
- Evans, S.W. & Bouwman, H., 2010. Habitat selection by blue swallows *Hirundo atrocaerulea* Sundevall, 1850 breeding in South Africa and its implications for conservation. *African Journal of Ecology*, 48(4), pp.871–879.

- Fahrig, L., 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications*, 12(2), pp.346–353.
- Fahrig, L. et al., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2), pp.101–12.
- Fahrig, L. et al., 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, pp. 1-15.
- Filloy, J. & Bellocq, M., 2007a. Patterns of bird abundance along the agricultural gradient of the Pampean region. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 120(2–4), pp.291–298.
- Filloy, J. & Bellocq, M., 2007b. Respuesta de las aves rapaces al uso de la tierra: un enfoque regional. *Hornero*, 22(2), pp.131–140.
- Firbank, L.G. et al., 2008. Assessing the impacts of agricultural intensification on biodiversity: a British perspective. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 363(1492), pp.777–87.
- Fischer, J. et al., 2014. Land sparing versus land sharing: Moving forward. *Conservation Letters*, 7(3), pp.149–157.
- Fischer, J. et al., 2008. Should agricultural policies encourage land sparing or wildlife-friendly farming? *Front Ecol Environ*, pp.380–385.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B., 2002. The conservation value of paddock trees for birds in a variegated landscape in southern New South Wales. 2. Paddock trees as stepping stones. *Biodiversity and Conservation*, 11, pp.833–849.
- Fletcher, R.J., et al (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity?. *Biological Conservation*, 226, pp. 9-15.
- Flynn, D.F.B. et al., 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters*, 12(1), pp.22–33.
- Foley, J.A. et al., 2005. Global consequences of land use. *Science*, 309, pp.570–574.
- Foley, J.A. et al., 2011. Solutions for a cultivated planet. *Nature*, 478, pp.337–342.
- Foody, G.M. 2002. Status of land cover classification accuracy assessment. *Remote Sens Environ* 80:185–201.
- Freemark, K. & Boutin, C., 1994. Impact of agricultural herbicide use on terrestrial wildlife in temperate landscapes: a review with special reference to North America. *Agriculture, Ecosystems and Environments*, 52(2), pp.67–91.
- Friedman, J.H., 2001. Greedy function approximation: A gradient boosting machine. *The Annals of Statistics*, 29(5), pp.1189–1232.

- De Frutos, A., Olea, P.P. & Mateo-Tomás, P., 2015. Responses of medium- and large-sized bird diversity to irrigation in dry cereal agroecosystems across spatial scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 207, pp.141–152.
- De la Peña, M.R., 2016. Aves argentinas: descripción, comportamiento, reproducción y distribución. Tyrannidae a Turdidae. *Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino” (Nueva Serie)*, 21(1), pp.1–639.
- De la Peña, M.R., 2005. *Reproducción de las aves argentinas, con descripción de pichones.*, Monografía especial L.O.L.A. N° 20, Buenos Aires, Argentina.
- Fuller, R., 2012. *Birds and Habitat: Relationships in Changing Landscapes* Ecological. C. U. Press, ed.,
- Fuller, R. et al., 1995. Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. *Conservation Biology*, 9, pp.1425–1441.
- Fuller, R., 2000. Relationships between recent changes in lowland British agriculture and farmland bird populations: an overview. *Ecology and conservation of lowland farmland birds. Proceedings of the 1999 BOU Spring Conference*, pp.5–16.
- Garaffa, P.I., Filloy, J. & Bellocq, M.I., 2009. Landscape and Urban Planning Bird community responses along urban – rural gradients: Does the size of the urbanized area matter? *Landscape and Urban Planning*, 90, pp.33–41.
- Garfinkel, M. & Johnson, M., 2015. Pest-removal services provided by birds on small organic farms in northern California. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 211, pp.24–31.
- Gasparri, N.I. & Grau, H.R., 2009. Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972–2007). *Forest Ecology and Management*, 258(6), pp.913–921.
- Gavier-Pizarro, G.I. et al., 2012. Expansion and intensification of row crop agriculture in the Pampas and Espinal of Argentina can reduce ecosystem service provision by changing avian density. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 154, pp.44–55.
- Gavier-Pizarro, G.I. et al., 2010. Rural housing is related to plant invasions in forests of southern Wisconsin, USA. *Landscape Ecology*, 25(10), pp.1505–1518.
- GBO3, 2010. Diversity, Secretariat of the Convention on Biological. Global Biodiversity Outlook 3. , p.94.
- Geiger, F. et al., 2010. Landscape composition influences farm management effects on farmland birds in winter: A pan-European approach. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 139(4), pp.571–577.
- Gelman, A., 2008. Scaling regression inputs by dividing by two standard deviations.

*Statistics in medicine*, 27, pp.2865–2873.

- Gelman, A. & Hill, J., 2009. Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models. *Journal of Statistical Software*, 30(April), pp.1–5.
- Ghersa, C.M. et al., 2002. Woody species invasion in the rolling pampa grasslands, Argentina. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 88(3), pp.271–278.
- Gil-Tena, A. et al., 2015. Agricultural landscape composition as a driver of farmland bird diversity in Brittany (NW France). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 205, pp.79–89.
- Gliessman, S. & Tiftonell, P., 2015. Agroecology for Food Security and Nutrition. *Agroecology and Sustainable Food Systems*, 39(2), pp.131–133.
- Godet, L. et al., 2016. Extreme landscapes decrease taxonomic and functional bird diversity but promote the presence of rare species. *Acta Ornithologica*, 51(1), pp.23–36.
- Goijman, A.P., 2014. *Conservation and management of birds in agroecosystems in east-central Argentina - Tesis PHD*. University of Georgia, Athens, USA.
- Goijman, A.P. et al., 2015. Multi-Season Regional Analysis of Multi-Species Occupancy : Implications for Bird Conservation in Agricultural Lands in East-Central Argentina. *PloS one*, pp.1–27.
- Goijman, A.P. & Zaccagnini, M.E., 2008. The effects of habitat heterogeneity on avian density and richness in soybean fields in Entre Rios, Argentina. *Hornero*, 23(2), pp.67–76.
- González, D.A. et al., 2014. Conservación, en agroecosistemas: Importancia de remanentes de vegetación de escala espacial fina para aves insectívoras de la región pampeana y espinal. *II Jornadas Nacionales de Ambiente 2014*, pp.73–82.
- González, D.A., 2015. *Importancia de remanentes de vegetación natural de grano fino para el manejo de biodiversidad de aves insectívoras en agroecosistemas de las regiones pampeana y Espinal - Tesis de grado*.
- Gottschalk, T.K. et al., 2011. Influence of grain size on species–habitat models. *Ecological Modelling*, 222(18), pp.3403–3412.
- Green, R.E. et al., 2005. Farming and the Fate of Wild Nature. *Science*, 307, pp.550–554.
- Green, R.E., Osborne, P.E. & Sears, E.J., 1994. The distribution of passerin birds in hedgerows during the breeding season in relation to characteristics of the hedgerow and adjacent farmland. *Journal of Applied Ecology*, 31, pp.677–692.
- Gregory, R.D. et al., 2005. Developing indicators for European birds. *Philosophical*

*transactions of the Royal Society B*, 360(1454), pp.269–88.

- Griffiths, P. et al., 2013. A Pixel-Based Landsat Compositing Algorithm for Large Area Land Cover Mapping. *IEEE Journal of selected topics in applied earth observations and remote sensing*, 6, pp.2088–2101.
- Grueter, C.E. et al., 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: Challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(4), pp.699–711.
- Guerrero, I. et al., 2012. Response of ground-nesting farmland birds to agricultural intensification across Europe: Landscape and field level management factors. *Biological Conservation*, 152, pp.74–80.
- Haddad, N.M., Gonzalez, A., Brudvig, L.A., Burt, M.A., Levey, D.J., Damschen, E.I., 2017. Experimental evidence does not support the Habitat Amount Hypothesis. *Ecography*, 40, pp.48-55.
- Hamer, T.L., Flather, C.H. & Noon, B.R., 2006. Factors associated with grassland bird species richness : the relative roles of grassland area , landscape structure , and prey. *Landscape Ecology*, 21, pp.569–583.
- Hansen, A.J. & Urban, D.L., 1992. Avian response to landscape patterns: The role of species' life history. *Landscape Ecology*, 7(3), pp.163–180.
- Hanski, I. 2015. Habitat fragmentation and species richness. *Journal of Biogeography*, 42, pp. 989-993.
- Haslem, A. & Bennett, A.F., 2008a. Birds in agricultural mosaics: the influence of landscape pattern and countryside heterogeneity. *Ecological Applications*, 18(1), pp.185–96.
- Haslem, A. & Bennett, A.F., 2008b. Countryside elements and the conservation of birds in agricultural environments. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 125(1–4), pp.191–203.
- Haslem, A. & Bennett, A.F., 2011. Countryside vegetation provides supplementary habitat at the landscape scale for woodland birds in farm mosaics. *Biodiversity and Conservation*, 20(10), pp.2225–2242.
- Hatt, S. et al., 2018. Spatial diversification of agroecosystems to enhance biological control and other regulating services: An agroecological perspective. *Science of the Total Environment*, 621, pp.600–611.
- Haug, E.A. et al., 2014. Movements, Activity Patterns, and Habitat Use of Burrowing Owls in Saskatchewan. *The Journal of Wildlife Management*, 54(1), pp.27–35.
- Heinz, S.K. et al., 2005. Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Deriving a

- practical formula for patch accessibility. *Landscape Ecology*, 20(1), pp.83–99.
- Hendrickx, F. et al., 2007. How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 44(2), pp.340–351.
- Henckel, L., Meynard, C.N., Devictor, V., Mouquet, N., Bretagnolle, V. 2019. On the relative importance of space and environment in farmland bird community assembly. *PLOS ONE*, pp. 1-19.
- Herzon, I. et al., 2008. Intensity of agricultural land-use and farmland birds in the Baltic States. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 125(1–4), pp.93–100.
- Herzon, I. & O'Hara, R.B., 2007. Effects of landscape complexity on farmland birds in the Baltic States. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118(1–4), pp.297–306.
- Hijmans, A.R.J. et al., 2016. Package 'dismo' Species Distribution Modeling. <https://cran.r-project.org/web/packages/dismo/dismo.pdf>, p.(accessed 11.01.2016).
- Hijmans, A.R.J. et al., 2014. Package dismo.
- Hinsley, S. & Bellamy, P., 2000. The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: A review. *Journal of Environmental Management*, 60(1), pp.33–49.
- Hinsley, S., 2000. The costs of multiple patch use by birds. *Landscape Ecology*, 15, pp.765–775.
- Holland, A.E. et al., 2017. Fine-scale assessment of home ranges and activity patterns for resident black vultures (*Coragyps atratus*) and Turkey vultures (*Cathartes aura*). *PLoS ONE*, 12(7), pp.1–16.
- Hughes, J.B., Daily, G.C. & Ehrlich, P.R., 2002. Conservation of tropical forest birds in countryside habitats. *Ecology Letters*, 5(1), pp.121–129.
- IGN, 2016. Instituto Geografico Nacional. Disponible en: <http://www.ign.gob.ar/NuestrasActividades/InformacionGeoespacial/CapasSIG>.
- Illera, J.C., von Wehrden, H. & Wehner, J., 2010. Nest site selection and the effects of land use in a multi-scale approach on the distribution of a passerine in an island arid environment. *Journal of Arid Environments*, 74(11), pp.1408–1412.
- INTA, 2014. Calidad y salud del suelo. In M. Conti & L. Giuffrè, eds. *Edafología. Bases y Aplicaciones Ambientales Argentinas*. Editorial Facultad de Agronomía.
- IUCN, 2017. The IUCN Red List of Threatened Species Version 2017-3.
- Jackman, S., 2017. pscl: Classes and Methods for R Developed in the Political Science Computational Laboratory.

- Jahn, A.E. et al., 2010. Seasonal home range size of tropical kingbird (*Tyrannus melancholicus*) in the southern Amazon Basin. *Ornitologia Neotropical*, 21, pp.39–46.
- Jobin, B., Choiniere, L. & Bélanger, L., 2001. Bird use of three types of field margins in relation to intensive agriculture in Québec, Canada. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 84, pp.131–143.
- Jokimaki, J. & Huhta, E., 2000. Artificial nest predation and abundance along an urban gradient. *The Condor*, 102, pp.838–847.
- Jost, L., 2006. Entropy and diversity. *OIKOS*, 2(113), pp.363–375.
- Kanegae, M.F., 2013. Home range size of the Collared Crescentchest, *Melanopareia torquata* (Melanopareidae) during the reproductive period in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 21(2), pp.109–113.
- Karadimou, E.K. et al., 2016. Functional diversity exhibits a diverse relationship with area, even a decreasing one. *Scientific Reports*, 6.
- Koh, I. et al., 2015. Modeling the status, trends, and impacts of wild bee abundance in the United States. *PNAS*, pp.1–6.
- 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. *Functional Ecology*, 29, pp. 592-599.
- Kremen, C., 2015. Reframing the land-sparing/land-sharing debate for biodiversity conservation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1355(1), pp.52–76.
- Kuemmerle, T. et al., 2013. Challenges and opportunities in mapping land use intensity globally. *Current opinion in environmental sustainability*, 5(5), pp.484–493.
- Laliberte, E., Legendre, P., Shipley, B., 2017. Package “FD.”
- Laliberte, E. & Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, pp.299–305.
- Lambin, E.F. & Geist, H., 2006. *Land-Use and Land-Cover Change: Local processes and global impacts* Springer-V., Berlin, Germany.
- Landis, D.A., 2017. Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services. *Basic and Applied Ecology*, 18, pp.1–12.
- Law, B.S., Chidel, M. & Turner, G., 2000. The use by wildlife of paddock trees in farmland. *Pacific conservation biology*, 6(2), pp.130–143.
- Lee, M. & Carroll, J.P., 2018. Effects of patch size and basal area on avian taxonomic and functional diversity in pine forests: Implication for the influence of habitat quality on the species – area relationship. *Ecology and Evolution*, (April), pp.1–12.

- Lee, M.B. & Martin, J.A., 2017. Avian species and functional diversity in agricultural landscapes: Does landscape heterogeneity matter? *PLoS ONE*, 12(1), pp.1–21.
- Legras, S., Martin, E. & Pignatelli, V., 2018. Conjunctive Implementation of Land Sparing and Land Sharing for Environmental Preservation. *Ecological Economics*, 143, pp.170–187.
- Leitão, P.J., Moreira, F. & Osborne, P.E., 2010. Breeding habitat selection by steppe birds in Castro Verde: A remote sensing and advance statistics approach. *Ardeola*, 57, pp.93–116.
- Lenz, J. et al., 2015. Nomadism and seasonal range expansion in a large frugivorous bird. *Ecography*, 38(1), pp.54–62.
- Lepczyk, C. a et al., 2008. Human impacts on regional avian diversity and abundance. *Conservation Biology*, 22(2), pp.405–16.
- Levers, C. et al., 2014. Forest Ecology and Management Drivers of forest harvesting intensity patterns in Europe. *Forest Ecology and Management*, 315, pp.160–172.
- Lewis, J.P. et al., 2009. Woody vegetation structure and composition of the last relicts of Espinal vegetation in subtropical Argentina. *Biodiversity and Conservation*, 18(13), pp.3615–3628.
- Ley 9583, 2004. *Ley Provincial de Entre Rios*,
- Lindenmayer, D., Cunningham, S. & Young, A., 2012. *Land use intensification. Effects on Agriculture , Biodiversity and Ecological Processes*,
- Lindsay, K.E. et al., 2013. Farmland heterogeneity benefits birds in American Mid-west watersheds. *The American Midland Naturalist*, 170(1), pp.121–143.
- Linz, G.M. et al., 2015. Limitations of population suppression for protecting crops from bird depredation : A review. *Crop Protection*, 76, pp.46–52.
- Lloyd, P. et al., 2005. Linking demographic effects of habitat fragmentation across landscapes to continental source - sink dynamics. *Ecological Applications*, 15(5), pp.1504–1514.
- Long, J.S., 1997. *Regression Models for Categorical and Limited Dependent Variables. Advanced Quantitative Techniques in the Social Sciences*,
- Lopes, L. & Marini, M., 2006. Home range and habitat use by Suiriri affinis and Suiriri islerorum (Aves: Tyrannidae) in the central Brazilian Cerrado. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 41(2), pp.87–92.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O., 1967. *The theory of island biogeography*, Princeton University Press, Princeton.

- Mansion-Vaquíé, A. et al., 2017. Manipulating field margins to increase predation intensity in fields of winter wheat (*Triticum aestivum*). *Journal of Applied Entomology*, 141(8), pp.600–611.
- Marini, M.A. et al., 2009. Biología reproductiva de *Tyrannus savana* (Aves, Tyrannidae) em cerrado do Brasil Central Miguel. *Biota Neotrop*, 9(1), pp.55–63.
- Martin, E.A. et al., 2016. Scale-dependent effects of landscape composition and configuration on natural enemy diversity, crop herbivory, and yields. *Ecological Applications*, 26(2), pp.448–462.
- Martin, T.E., 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs*, 65(1), pp.101–127.
- Martin, T.E. et al., 1997. BBIRD Field Protocol. , 59812(406), pp.1–64.
- Martínez, E. et al., 2015. Habitat heterogeneity affects plant and arthropod species diversity and turnover in traditional cornfields. *PLoS ONE*, 10(7), pp.1–19.
- Mastrangelo, M.E. & Gavin, M.C., 2012. Trade-offs between cattle production and bird conservation in an agricultural frontier of the Gran Chaco of Argentina. *Conservation Biology*, 26(6), pp.1040–51.
- MAyDS y AA, 2017. Categorización de las aves de la Argentina según su estado de conservación. *Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable y Aves Argentinas*, p.148.
- Mayer, A.L. & Cameron, G.N., 2003. Consideration of grain and extent in landscape studies of terrestrial vertebrate ecology. *Landscape and Urban Planning*, 65(4), pp.201–217.
- McGarigal, K., 2014. Fragstats help.
- McGarigal, K., Cushman, S.A. & Ene, E., 2012. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst.
- McGranahan, D., 2014. *Ecologies of Scale: Multifunctionality Connects Conservation and Agriculture across Fields, Farms, and Landscapes*,
- McGrath, D.J., Terhune, T.M. & Martin, J.A., 2017. Northern bobwhite habitat use in a food subsidized pyric landscape. *Journal of Wildlife Management*, 81(5), pp.919–927.
- Mineau, P. & Mclaughlin, A., 1996. Conservation of biodiversity within canadian agricultural landscapes: Integrating habitat for wildlife. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, 9(2), pp.93–113.
- Mitchell, M.S. et al., 2006. Relationships between avian richness and landscape structure

- at multiple scales using multiple landscapes. *Forest Ecology and Management*, 221(1–3), pp.155–169.
- Mols, C.M.M. & Visser, M.E., 2002. Great tits can reduce caterpillar damage in apple orchards. *Journal of Applied Ecology*, 39, pp.888–899.
- Monteiro de Barros, F. et al., 2010. Home range and habitat use by the roadside hawk, *Rupornis magnirostris* (Gmelin, 1788) (Aves: Falconiformes) in southeastern Brazil. *Journal of Natural History*, 45, pp.65–75.
- Moreira, F. et al., 2005. Effects of field management and landscape context on grassland wintering birds in Southern Portugal. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 109(1–2), pp.59–74.
- Morelli, F., 2013. Quantifying Effects of Spatial Heterogeneity of Farmlands on Bird Species Richness by Means of Similarity Index Pairwise. *International Journal of Biodiversity*, 2013, pp.1–9.
- Morelli, F., 2013. Relative importance of marginal vegetation (shrubs, hedgerows, isolated trees) surrogate of HNV farmland for bird species distribution in Central Italy. *Ecological Engineering*, 57, pp.261–266.
- Morello, J. et al., 2012. *Ecorregiones y complejos ecosistemas argentinos*, Buenos Aires, Argentina: Orientación Gráfica Editora S.R.L.
- Morganti, M. et al., 2017. How residents behave: home range flexibility and dominance over migrants in a Mediterranean passerine. *Animal Behaviour*, 123, pp.293–304.
- Mouchet, M.A. et al., 2010. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), pp.867–876.
- Muhamad, D. et al., 2013. Effects of habitat type, vegetation structure, and proximity to forests on bird species richness in a forest-agricultural landscape of West Java, Indonesia. *Agroforestry Systems*, 87(6), pp.1247–1260.
- Müller, D., Leitão, P.J. & Sikor, T., 2013. Comparing the determinants of cropland abandonment in Albania and Romania using boosted regression trees. *Agricultural Systems*, 117, pp.66–77.
- Murray, B.R. et al., 2017. Functional diversity response to hardwood forest management varies across taxa and spatial scales. *Ecological Applications*, 27(4), pp.1064–1081.
- Navarrete, M.D. et al., 2009. Multi-causal and integrated assessment of sustainability: the case of agriculturization in the Argentine Pampas. *Environment, Development and Sustainability*, 11, pp.621–638.

- Ndang'ang'a, P.K. et al., 2013. Avian foraging behaviour in relation to provision of ecosystem services in a highland East African agroecosystem. *Bird Conservation International*, 60(2), pp.37–41.
- O'Connor, R.J. & Shrubbs, M., 1986. *Farming and Birds*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Oesterheld, M., 2008. Impacto de la agricultura sobre ecosistemas. Fundamentos ecológicos y problemas más relevantes. *Ecología Austral*, 18, pp.337–346.
- Oliver, T. et al., 2010. Heterogeneous landscapes promote population stability. *Ecology Letters*, 13(4), pp.473–484.
- Olofsson, P. et al., 2013. Making better use of accuracy data in land change studies : Estimating accuracy and area and quantifying uncertainty using stratified estimation. *Remote Sensing of Environment*, 129, pp.122–131.
- Opdam, P. & Wiens, J.A., 2002. Fragmentation, habitat loss and landscape management. In K. Norris & D. J. Pain, eds. *Conserving bird biodiversity: general principles and their application*.
- Palmer, R., 1998. *Handbook of North American Birds Volume 5*. Yale University: Yale University Press.,
- Pardini, R. et al., 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PloS one*, 5(10), p.e13666.
- Parish, T., Lakhani, K.H. & Sparks, T.H., 1994. Modelling the relationship between bird population variables and hedgerow and other fields margin attributes. I. Species richness of winter, summer and breeding birds. *Journal of Applied Ecology*, 31, pp.764–775.
- Paruelo, J.M., Guerschman, J.P. & Verón, S.R., 2005. Expansión agrícola y cambios en el uso del suelo. *CienciaHoy*, 15(87), p.14:23.
- Patten, M.A. et al., 2006. Habitat edge, land management, and rates of brood parasitism in tallgrass prairie. *Ecological Applications*, 16(2), pp.687–695.
- Pedrana, J., Isacch, J.P. & Bó, M.S., 2008. Habitat relationships of diurnal raptors at local and landscape scales in southern temperate grasslands of Argentina. *Emu*, 108(4), pp.301–310.
- Perović, D. et al., 2015. Configurational landscape heterogeneity shapes functional community composition of grassland butterflies. *Journal of Applied Ecology*, 52(2), pp.505–513.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and

- community composition. *Ecology Letters*, 5, pp.402–411.
- Pretelli, M.G., Isacch, J.P. & Cardoni, D.A. 2015. Effects of fragmentation and landscape matrix on the nesting success of grassland birds in the Pampas grasslands of Argentina. *Ibis*, 157: 688–699.
- Pretelli, M.G., Isacch, J.P. & Cardoni, D.A. 2018. Species-area relationships of specialist versus opportunistic Pampas grassland birds depend on the surrounding landscape matrix. *Ardeola*, 65: 3–23.
- Philpott, S.M. et al., 2009. Functional richness and ecosystem services : bird predation on arthropods in tropical agroecosystems. *Ecological Application*, 19(7), pp.1858–1867.
- Pickett, S.R. a. & Siriwardena, G.M., 2011. The relationship between multi-scale habitat heterogeneity and farmland bird abundance. *Ecography*, 34(6), pp.955–969.
- Pidgeon, A.M. et al., 2007. Associations of forest bird species richness with housing and landscape patterns across the USA. *Ecological Applications*, 17(7), pp.1989–2010.
- Piquer-Rodríguez, M. et al., 2018. Drivers of agricultural land-use change in the Argentine Pampas and Chaco regions. *Applied Geography*, 91, pp.111–122.
- Poulsen, J.G., Sotherton, N.W. & Aebischer, N.J., 1998. Comparative nesting and feeding ecology of skylarks *Alauda arvensis* on arable farmland in southern England with special reference to set-aside. *Journal of Applied Ecology*, 35, p.131147.
- Power, A.G., 2010. Ecosystem services and agriculture : tradeoffs and synergies  
Ecosystem services and agriculture : tradeoffs and synergies. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 365, pp.2959–2971.
- Pretelli, M.G., Isacch, J.P. & Cardoni, D.A., 2015. Effects of fragmentation and landscape matrix on the nesting success of grassland birds in the Pampas grasslands of Argentina. *Ibis*, 157(4), pp.688–699.
- QGIS Development Team, 2014. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Versión 2.0.1.
- Radford, J.Q. & Bennett, A.F., 2004. Thresholds in landscape parameters : occurrence of the white-browed treecreeper *Climacteris affinis* in Victoria , Australia. *Biological Conservation*, 117, pp.375–391.
- Radford, J.Q., Bennett, A.F. & Cheers, G.J., 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation*, 124, pp.317–337.
- Ralph, C. et al., 1996. *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*, United States Department of Agriculture. Forest Service. General Technical Report PSW-GTR-159-Web.

- Rechetelo, J. et al., 2016. Movement patterns, home range size and habitat selection of an endangered resource tracking species, the black-throated finch (*Poephila cincta cincta*). *PLoS ONE*, 11(11), pp.1–22.
- Redlich, S., Martin, E.A. & Steffan-Dewenter, I., 2018. Landscape-level crop diversity benefits biological pest control. *Journal of Applied Ecology*, pp.0–1.
- Renfrew, R., Ribic, C. & Nack, J., 2005. Edge Avoidance by Nesting Grassland Birds: A Futile Strategy in a Fragmented Landscape. *The Auk*, 122(2), pp.618–636.
- Rey Benayas, J.M. & Bullock, J.M., 2012. Restoration of Biodiversity and Ecosystem Services on Agricultural Land. *Ecosystems*, 15(6), pp.883–899.
- Ribeiro, P.J. & Diggle, P.J., 2001. geoR: A package for geostatistical analysis. *R-News*, 1(2), pp.15–18.
- Rivera, J.H. V., McShea, W.J. & Rappole, J.H., 2003. Comparison of breeding and postbreeding movements and habitat requirements for the Scarlet Tanager (*Piranga olivacea*) in Virginia. *Auk*, 120(3), pp.632–644.
- Robertson, R., B. Stutchbury, R.C., 1992. Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). In P. P. S. F. G. Eds, ed. *The Birds of North America*. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences; Washington, DC: The American Ornithologists' Union., pp. 1–28.
- Robertson, O.J. & Radford, J.Q., 2009. Gap-crossing decisions of forest birds in a fragmented landscape. *Austral Ecology*, 34(4), pp.435–446.
- Robinson, S.G. et al., 2018. Nonbreeding home-range size and survival of lesser prairie-chickens. *Journal of Wildlife Management*, 82(2), pp.413–423.
- Robinson, S.K. & Wilcove, D.S., 1994. Forest fragmentation in the temperate zone and its effects on migratory songbirds. *Bird Conservation International*, 4, pp.223–249.
- Rocha, G., 2008. *El país de los pajaros pintados* E. de la B. O. S.R.L., ed.,
- Rolando, A., 2002. On the ecology of home range in birds. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 57(1), pp.53–73.
- Rosenberg, D.K., Noon, B.R. & Meslow, E.C., 1997. Biological Corridors : Form , Function , and Efficacy. *BioScience*, 47(10), pp.677–687.
- Rosenzweig, C. et al., 2001. Climate change and extreme weather events - Implications for food production , plant diseases , and pests. *Global Change and Human Health*, 2(2), pp.90–104.
- Rusch, A. et al., 2016. Agricultural landscape simplification reduces natural pest control : A quantitative synthesis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 221, pp.198–204.
- Šálek, M. et al., 2018. Bringing diversity back to agriculture: Smaller fields and non-crop

- elements enhance biodiversity in intensively managed arable farmlands. *Ecological Indicators*, 90, pp.65–73.
- Salvador, S.A., 2013. Biología de la tijereta (*Tyrannus savana*) en el Departamento General San Martín, Córdoba, Argetina. *Historia Natural (Tercera Serie)*, 3 (1), pp. 47-59.
- Santana, J. et al., 2017. Combined effects of landscape composition and heterogeneity on farmland avian diversity. *Ecology and Evolution*, 7(4), pp.1212–1223.
- Schrag, A.M. et al., 2009. Climate and land-use influences on avifauna in central Argentina: Broad-scale patterns and implications of agricultural conversion for biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 132(1–2), pp.135–142.
- Sekercioglu, C.H., 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in ecology & evolution*, 21(8), pp.464–71.
- Sekercioglu, C.H., 2017. *Why birds matter: Avian ecological function and ecosystem services*,
- Sekercioğlu, C.H. et al., 2002. Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(1), pp.263–267.
- Sekercioğlu, C.H. et al., 2016. Why birds matter: Bird ecosystem services promote biodiversity and support human well-being. En *Why Birds Matter: Avian Ecological Function and Ecosystem Services*. pp. 339–364.
- Sekercioglu, C.H., 2012. Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests, agroforests and agricultural areas. *Journal of Ornithology*, 153(SUPPL. 1), pp.153–161.
- Sica, Y.V., 2016. *Cambios en el uso del suelo y sus efectos a diferentes escalas espaciales y temporales sobre la diversidad de aves en el Bajo Delta del río Paraná - Tesis PHD*.
- SIEBER, 2014. Sistema Integrado para el seguimiento y estimación de la producción de cereales y oleaginosas en el territorio entrerriano. Bolsa de Cereales de la provincia de Entre Ríos. Informe Campañas 2011-2012-2013. Disponible en: [www.bolsacer.org.ar](http://www.bolsacer.org.ar).
- SIIA, 2013. Estimaciones agrícolas. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Presidencia de la Nación. Disponible en: <http://old.siia.gov.ar/index.php/series-por-tema/a>.
- Siriwardena, G.M. et al., 2001. Changes in agricultural land-use and breeding performance

- of some granivorous farmland passerines in Britain. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 84(3), pp.191–206.
- Siriwardena, G.M. et al., 1998. Trends in the abundance of farmland birds: a quantitative comparison of smoothed Common Birds Census indices. *Journal of Applied Ecology*, 35(1), pp.24–43.
- Smith, C. et al., 2018. Bird community response to landscape and foliage arthropod variables in sun coffee of central Kenyan highlands. *Global Ecology and Conservation*, 13, p.e00378.
- Söderström, B., Kiema, S. & Reid, R.S., 2003. Intensified agricultural land-use and bird conservation in Burkina Faso. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 99(1–3), pp.113–124.
- Solari, L., Massoni, V. & Zaccagnini, M.E., 2008. ¿Cual es la importancia de los márgenes de cultivos como hábitat reproductivo para aves en agroecosistemas de Entre Ríos? In *XII Reunión Argentina de Ornitología, Neuquen, Argentina*.
- Solari, L.M. & Zaccagnini, M.E., 2009. Efecto de bordes arbóreos y terrazas sobre la riqueza y densidad de aves en lotes de soja de entre rios, argentina. *BioScriba*, 2(2), pp.90–100.
- Soriano, A. et al., 1992. Rio de la Plata Grasslands. In *Ecosystems of the world 8A. Natural Grasslands* (Coupland, R.T. ed) Elseiver, New York. pp. 367–407.
- Spreyer, M.F. & Bucher, E.H., 1998. Monk parakeet (*Myiopsitta monachus*). En: Poole, A. & Gill, F. (eds) *The Birds of North America* 322, Philadelphia, PA, p 1-23
- Stotz, D.F. et al., 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation.*, University of Chicago Press, Chicago.
- Swift, T.L. & Hannon, S.J., 2010. Critical thresholds associated with habitat loss: A review of the concepts, evidence, and applications. *Biological Reviews*, 85(1), pp.35–53.
- Tews, J. et al., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31(1), pp.79–92.
- Thomas, E. & Roper, J., 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the hermit thrush. *The Condor*, (1988).
- Thompson, F.R., 2007. Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America. *Ibis*, 149, pp.98–109.
- Thompson, S.J. et al., 2014. A multiscale assessment of tree avoidance by prairie birds. *The Condor*, 116(3), pp.303–315.
- Thompson, S.J. et al., 2016. Grassland birds demonstrate delayed response to large-scale

- tree removal in central North America. *Journal of Applied Ecology*, 53, pp.284–294.
- Tilman, D. et al., 2001. Forecasting Agriculturally Driven Global Environmental Change. *Science*, 292(April), pp.281–284.
- Tremblay, A., Mineau, P. & Stewart, R.K., 2001. Effects of bird predation on some pest insect populations in corn. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 83(1–2), pp.143–152.
- Trzcinski, M.K. et al., 1999. Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. , 9(2), pp.586–593.
- Tscharntke, T. et al., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8(8), pp.857–874.
- Turner, M.G., 1989. Landscape ecology: The Effect Pattern on Process. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 20, pp.171–97.
- Turner, M.G., Gardner, R.H. & O'Neill, R., 2001. *Landscape ecology in theory and practice. Pattern and process* Springer-V., New York, Inc.
- Tworek, S., 2002. Different bird strategies and their responses to habitat changes in an agricultural landscape. *Ecological Research*, 17, pp.339–359.
- Vandermeer, J., 1995. The Ecological Basis of alternative agriculture. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26, pp.201–224.
- Vickery, J. a., Feber, R.E. & Fuller, R.J., 2009. Arable field margins managed for biodiversity conservation: A review of food resource provision for farmland birds. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 133(1–2), pp.1–13.
- Vickery, J., Carter, N. & Fuller, R.J., 2002. The potential value of managed cereal field margins as foraging habitats for farmland birds in the UK. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89(1–2), pp.41–52.
- Vickery, J.A. et al., 2001. The management of lowland neutral grassland in Britain: effects of agricultural practice on birds and their food resources. *Journal of Applied Ecology*, 38(3), pp.647–664.
- Viglizzo, E.F. et al., 2001. Ecological lessons and applications from one century of low external-input farming in the pampas of Argentina. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 83(1–2), pp.65–81.
- Viglizzo, E.F. et al., 2004. Scale-dependent controls on ecological functions in agroecosystems of Argentina. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 101, 101, pp.39–51.
- Villard, M.-A. & Metzger, J.P., 2014. Beyond the fragmentation debate : a conceptual

- model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology*, (51), pp.309–318.
- Villegger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), pp.2290–2301.
- Visser, H. & Nijs, T. De, 2006. The Map Comparison Kit. *Environmental Modelling and Software*, 21, pp.346–358.
- Vogt, P., 2012. User Guide of GUIDOS. , pp.1–17.
- Volante, J. et al., 2015. Expansión agrícola en Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Chile entre 2000-2010. Caracterización espacial mediante series temporales de índices de vegetación. *RIA*, 41(2), pp.179–191.
- Waldhardt, R. et al., 2010. Evaluating today's landscape multifunctionality and providing an alternative future: A normative scenario approach. *Ecology and Society*, 15(3).
- Walk, J.W., Kershner, E.L. & Warner, R.E., 2006. ow nesting success of loggerhead shrikes in an agricultural landscape. *The Wilson Journal of Ornithology*, 118(1), pp.70–74.
- Walker, M. et al., 2005. Birds and green lanes: Breeding season bird abundance, territories and species richness. *Biological Conservation*, 126(4), pp.540–547.
- Waske, B. et al., 2012. imageRF – A user-oriented implementation for remote sensing image analysis with Random Forests. *Environmental Modelling and Software*, 35, pp.192–193.
- Weldon, A.J., 2006. How Corridors Reduce Indigo Bunting Nest Success. *Conservation Biology*, 20(4), pp.1300–1305.
- Weyland, F., Baudry, J. & Ghera, C.M., 2012. A fuzzy logic method to assess the relationship between landscape patterns and bird richness of the Rolling Pampas. *Landscape Ecology*, 27(6), pp.869–885.
- Whelan, C.J. et al., 2008. Ecosystem Services Provided by Birds. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134, pp.25–60.
- White, C.G. et al., 2005. Evaluation of the landscape surrounding northern bobwhite nest sites: a multiscale analysis. *Journal of Wildlife Management*, 69(4), pp.1528–1537.
- Wiens, J.A., 1989. *The ecology of bird communities* C. U. Press, ed.,
- With, K.A. & King, A.W., 1999. Dispersal success on fractal landscapes: A consequence of lacunarity thresholds. *Landscape Ecology*, 14(1), pp.73–82.
- Woodhouse, S.P. et al., 2005. Effects of land-use and agricultural management on birds of

- marginal farmland: a case study in the Llŷn peninsula, Wales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 107(4), pp.331–340.
- Wretenberg, J., Pärt, T. & Berg, Å., 2010. Changes in local species richness of farmland birds in relation to land-use changes and landscape structure. *Biological Conservation*, 143(2), pp.375–381.
- Young, S., 2006. *Agriculturalization as a syndrome: a comparative study of agriculture in Argentina and Australia*, CEPAL - SERIE Medio ambiente y desarrollo.
- Zaccagnini, M.E. et al., 2007. Efecto de la heterogeneidad ambiental de terrazas y bordes veegtados sobre a biodiversidad animal en campos de soja en Entre Rios. In *Agricultura sustentable en Entre Ríos*. p. 232.
- Zaccagnini, M.E. et al., 2011. Riqueza, ocupación y roles funcionales potenciales de las aves en relación a los usos de la tierra y la productividad de los agroecosistemas: un ejemplo en la ecoregion pampeana. En P. Laterra, J. M. Paruelo, & E. G. Jobbágy, eds. *Valoración de servicios ecosistémicos. Conceptos, herramientas y aplicaciones para el ordenamiento territorial*. INTA, p. 718.
- Zalba, S.M., Sánchez, R. & Cozzani, N.C., 2008. Priorities for the conservation of an endangered grassland bird: clues from its nesting biology. *Ornitología Neotropical*, 20, pp.35–46.
- Zellweger-Fischer, J. et al., 2018. Identifying factors that influence bird richness and abundance on farms. *Bird Study*, 0(0), pp.1–13.
- Zuria, I. & Gates, J.E., 2013. Community composition , species richness , and abundance of birds in field margins of central Mexico : local and landscape-scale effects. *Agroforest Syst*, 87, pp.377–393.
- Zurita, G. a. et al., 2006. Conversion of the Atlantic Forest into native and exotic tree plantations: Effects on bird communities from the local and regional perspectives. *Forest Ecology and Management*, 235(1–3), pp.164–173.
- Zurita, G. a. & Bellocq, M.I., 2009. Spatial patterns of bird community similarity: bird responses to landscape composition and configuration in the Atlantic forest. *Landscape Ecology*, 25(1), pp.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. , 44(3), pp.412–419.

## Anexos

Anexo 1: Rasgos de historia de vida de las especies de aves registradas en las regiones pampeana y espinal. G: Grupo reproductivo (1: suelo, 2: arbustos/árboles). Dieta (DI: Insectívoro, DP: plantas y semillas, DO: Omnívoro, DV: Vertebrados, DF: frutas y nectar). Area de forrajeo (FS: suelo/arbustos < a 2 m, FA: arbustos/arboles > 2 m). Peso (P1: 0-50 grs, P2: 50-100 grs, P3: 100-150 grs, P4: > 150 grs). Sitio de nidificación (NS: suelo, NA: árboles y arbustos leñosos, NH: huecos, NC: construcciones). Ocultamiento del nido (OE: expuesto, OO: oculto), Hábitat principal (HP: pastizal, HM: matorral, HB: Bosque), Abundancia (AA: abundante, AF: Frecuente, AR: rara). FT: frecuencia de observación de cada especie de ave en los 2691 puntos de muestreo.

Especie	ID	G	DI	DP	DO	DV	DF	FS	FA	P1	P2	P3	P4	NS	NA	NH	NC	OE	OO	HP	HM	HB	AA	AF	AR	FT
<i>Ammodramus humeralis</i>	AMHU	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1786
<i>Sicalis luteola</i>	SILU	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1677
<i>Sturnella supercilialis</i>	STSU	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1315
<i>Nothura maculosa</i>	NOMA	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1257
<i>Embernagra platensis</i>	EMPL	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	417
<i>Rhynchotus rufescens</i>	RHRU	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	263
<i>Sporophila ruficollis</i>	SPRU	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	101
<i>Pseudocolopteryx dinellianus</i>	PSDI	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	60
<i>Anthus lutescens</i>	ANCH	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	53
<i>Cistothorus platensis</i>	CIPL	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	46
<i>Anthus sp</i>	ANSP	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	26
<i>Pseudocolopteryx sclateri</i>	PSSC	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	12
<i>Sturnella loyca</i>	STLO	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	10
<i>Anthus correndera</i>	ANCO	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	7

<i>Pseudoleistes virescens</i>	PSVI	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	6	
<i>Anthus furcatus</i>	ANFU	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	4	
<i>Sporophila hypoxantha</i>	SPMI	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	3	
<i>Donacospiza albifrons</i>	DOAL	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	2	
<i>Sporophila collaris</i>	SPCO	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	2
<i>Anthus chacoensis</i>	ANCA	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1
<i>Asthenes hudsoni</i>	ASHU	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Emberizoides herbicola</i>	EMHE	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1
<i>Sporophila cinnamomea</i>	SPCI	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Xolmis dominicana</i>	XODO	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1
<i>Zonotrichia capensis</i>	ZOCA	2	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	2469
<i>Sporophila caerulecens</i>	SPCA	2	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1812
<i>Tyrannus savanna</i>	TYSA	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1795
<i>Furnarius rufus</i>	FURU	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1703
<i>Guira guira</i>	GUGU	2	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1488
<i>Mimus saturninus</i>	MISA	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1123
<i>Columbina picui</i>	COPI	2	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1080
<i>Troglodytes aedon</i>	TRAE	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1035
<i>Pitangus sulphuratus</i>	PISU	2	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	981
<i>Sicalis flaveola</i>	SIFL	2	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	747
<i>Colaptes campestris</i>	COCA	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	704
<i>Passer domesticus</i>	PADO	2	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	681
<i>Agelaioides badius</i>	MOBA	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	629
<i>Anumbius annumbi</i>	ANAN	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	527
<i>Synallaxis albescens</i>	SYAL	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	498
<i>Tyrannus melancholicus</i>	TYME	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	411
<i>Paroaria coronata</i>	PACO	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	379
<i>Saltator aurantiirostris</i>	SAAU	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	355

<i>Colaptes melanochloros</i>	COME	2	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	284
<i>Volatinia jacarina</i>	VOJA	2	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	190
<i>Phacellodomus striaticollis</i>	PHST	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	168
<i>Xolmis irupero</i>	XOIR	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	166
<i>Machetornis rixosa</i>	MARI	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	162
<i>Schoeniophylax phryganophilus</i>	SCPH	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	151
<i>Pseudoseisura lophotes</i>	PSLO	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	134
<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	GEAE	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	129
<i>Polioptila dumicola</i>	PODU	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	123
<i>Coccyzus melacoryphus</i>	COLA	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	116
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	PYRU	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	105
<i>Drymornis bridgesii</i>	DRBR	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	96
<i>Serpophaga subcristata</i>	SESU	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	86
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	LEAN	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	79
<i>Synallaxis frontalis</i>	SYFR	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	76
<i>Taraba major</i>	TAMA	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	73
<i>Leptotila verreauxi</i>	LEVE	2	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	72
<i>Chlorostilbon aureoventris</i>	CHAU	2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	69
<i>Turdus amaurochalinus</i>	TUAM	2	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	69
<i>Turdus rufiventris</i>	TURU	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	69
<i>Poospiza melanoleuca</i>	POME	2	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	67
<i>Poospiza nigrorufa</i>	PONI	2	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	66
<i>Saltator coerulescens</i>	SACO	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	63
<i>Euscarthmus meloryphus</i>	EUME	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	61
<i>Carduelis magellanica</i>	CAMA	2	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	54
<i>Saltatricula multicolor</i>	SAMU	2	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	53
<i>Griseotyrannus aurantioatrocristatus</i>	EMAU	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	52
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	CYGU	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	50

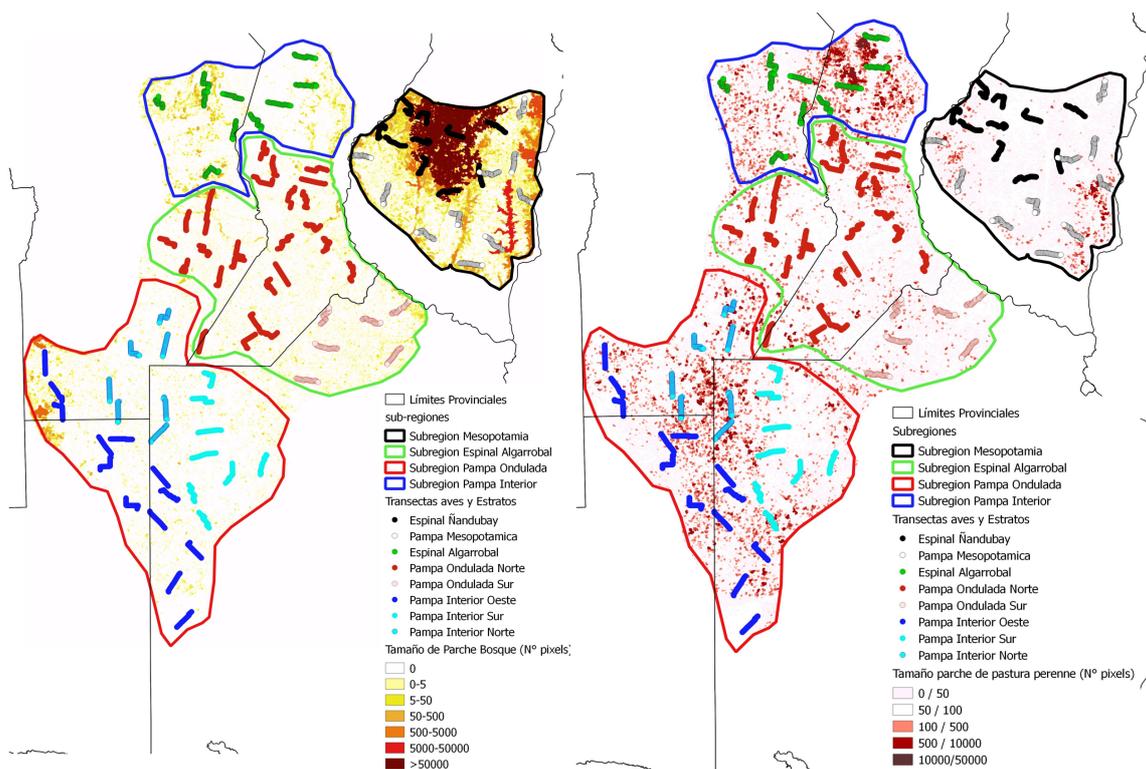


<i>Sublegatus modestus</i>	SUMO	2	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	5
<i>Cacicus solitarius</i>	CASO	2	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	4
<i>Elaenia spectabilis</i>	ELSP	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	4
<i>Heliomaster furcifer</i>	HEFU	2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	4
<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	HEMA	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	4
<i>Hylocharis chrysura</i>	HYCH	2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	4
<i>Mimus triurus</i>	MITR	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	4
<i>Vireo olivaceus</i>	VIOL	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	4
<i>Satrapa icterophrys</i>	SAIC	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	2
<i>Stigmatura budytoidea</i>	STBU	2	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2
<i>Coccyzus cinereus</i>	COCI	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1
<i>Crotophaga ani</i>	CRAN	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Cyanoloxia glaucocaerulea</i>	CYGL	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Paroaria capitata</i>	PACA	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1
<i>Pachyrhamphus polychopterus</i>	PAPO	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Pachyrhamphus viridis</i>	PAVI	2	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Poospiza lateralis</i>	POLA	2	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Saltator similis</i>	SASI	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Thamnophilus caerulescens</i>	THCA	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
<i>Xenopsaris albinucha</i>	XEAL	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Xolmis coronata</i>	XOCO	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1

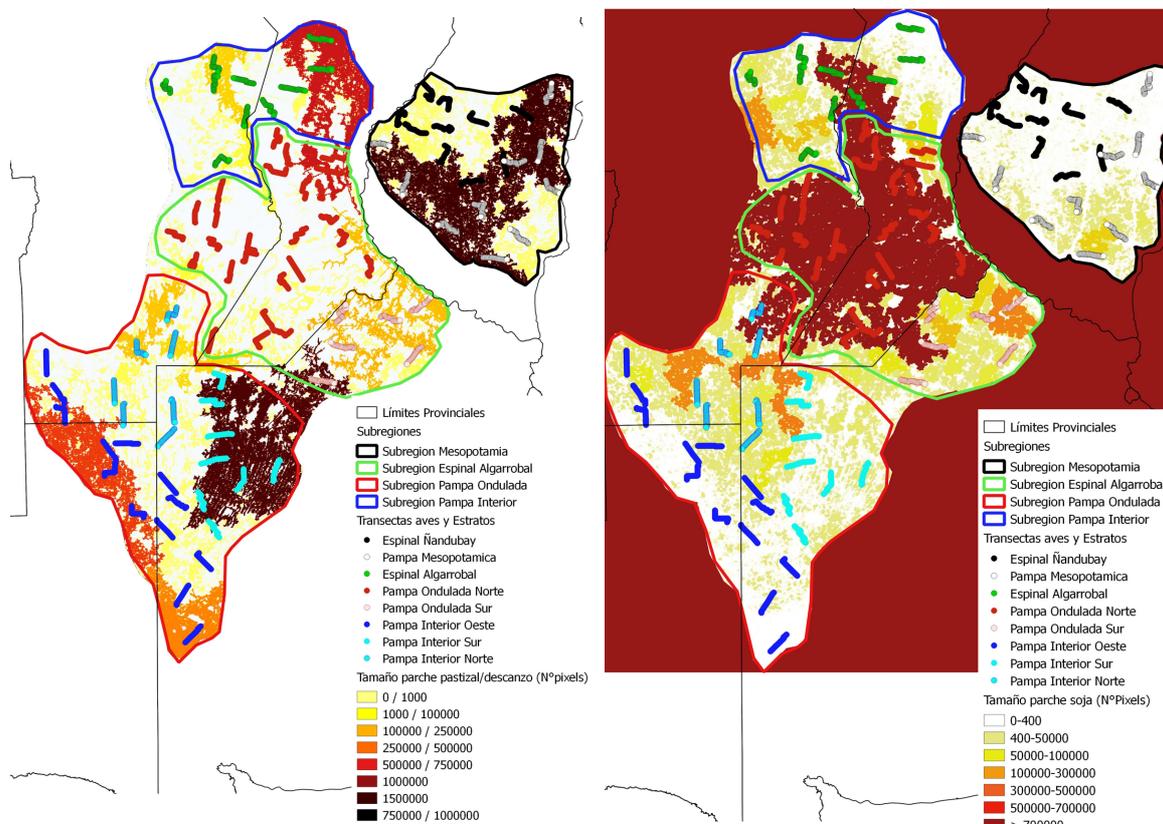


Anexo 2: Matriz de error con exactitudes de productor (EPaj) y de usuario (EUaj) ajustadas según la superficie de cada cobertura (Olofsson et al. 2013) para el mapa de cobertura de las regiones pampeana y espinal.

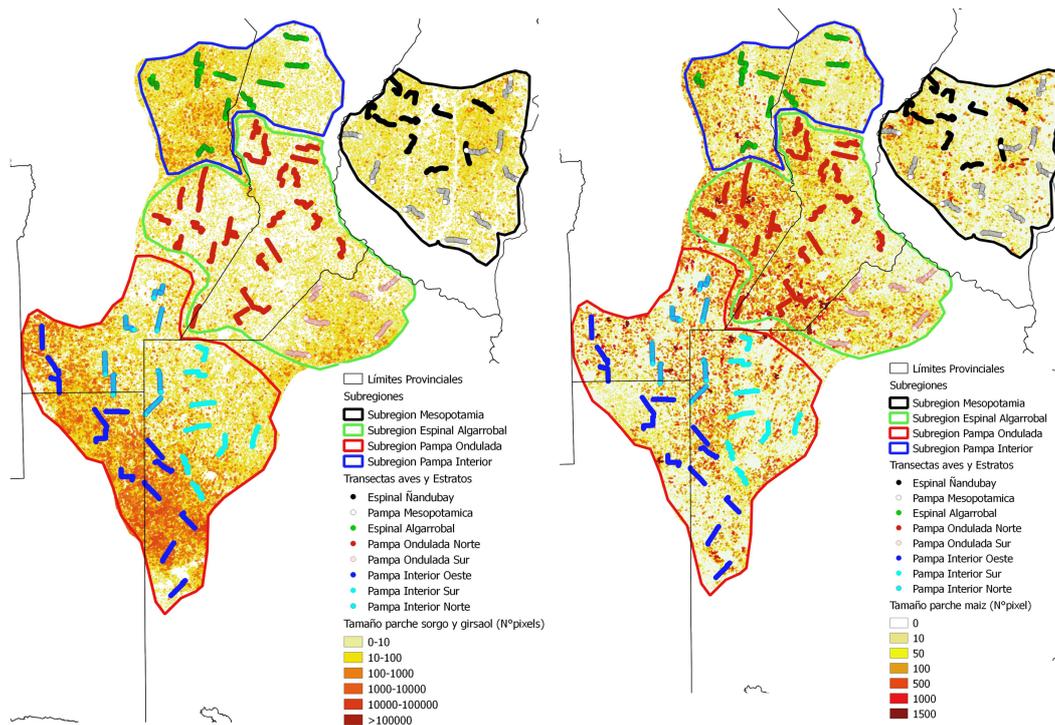
Clasificación	Referencia									EPaj(%)	EUaj(%)
	Pastizal- Descanso	Maíz	Pasturas perennes	Bosque	Sorgo Girasol	Soja	Urbano	Agua	Total		
Pastizal- Descanso	1226	15	35	1	20	57	0	0	1354	86	91
Maíz	20	617	2	0	19	24	0	0	682	86	90
Pasturas perennes	78	9	141	0	7	22	0	0	257	78	55
Bosque	1	0	0	144	0	0	0	0	145	100	99
Sorgo/Girasol	123	24	2	0	108	61	0	0	318	59	34
Soja	2	8	3	0	26	1102	0	0	1141	90	97
Urbano	0	0	0	0	0	0	191	0	191	100	100
Agua	0	0	0	0	0	0	0	132	132	100	100
Total	1450	673	183	145	180	1266	191	132	4220		



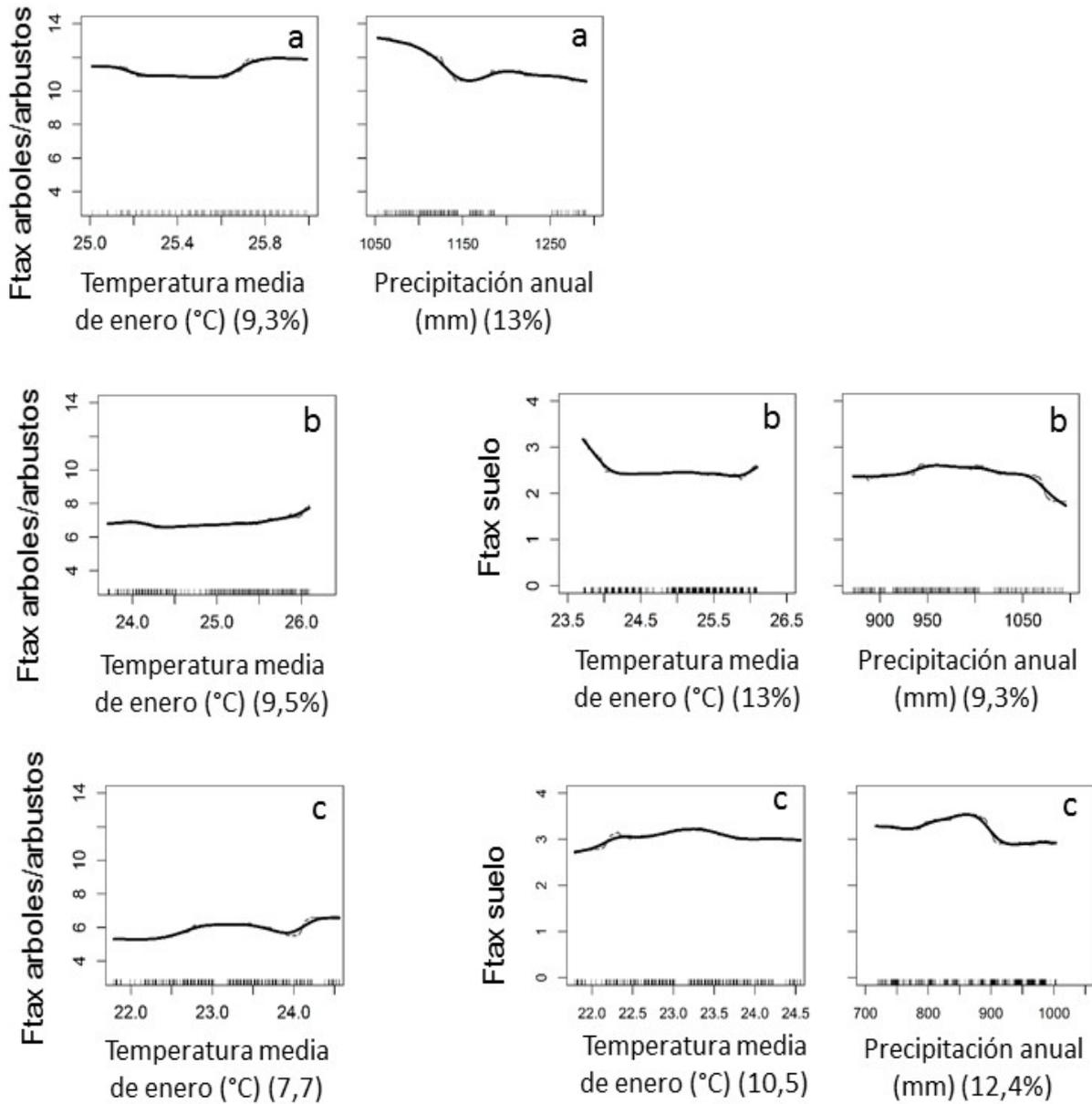
Anexo 3: Mapa de tamaño de parche de bosque (izq.) y pastura perenne (der.) realizado a partir del mapa de cobertura del suelo del año 2009 con el programa Map Comparison Kit.



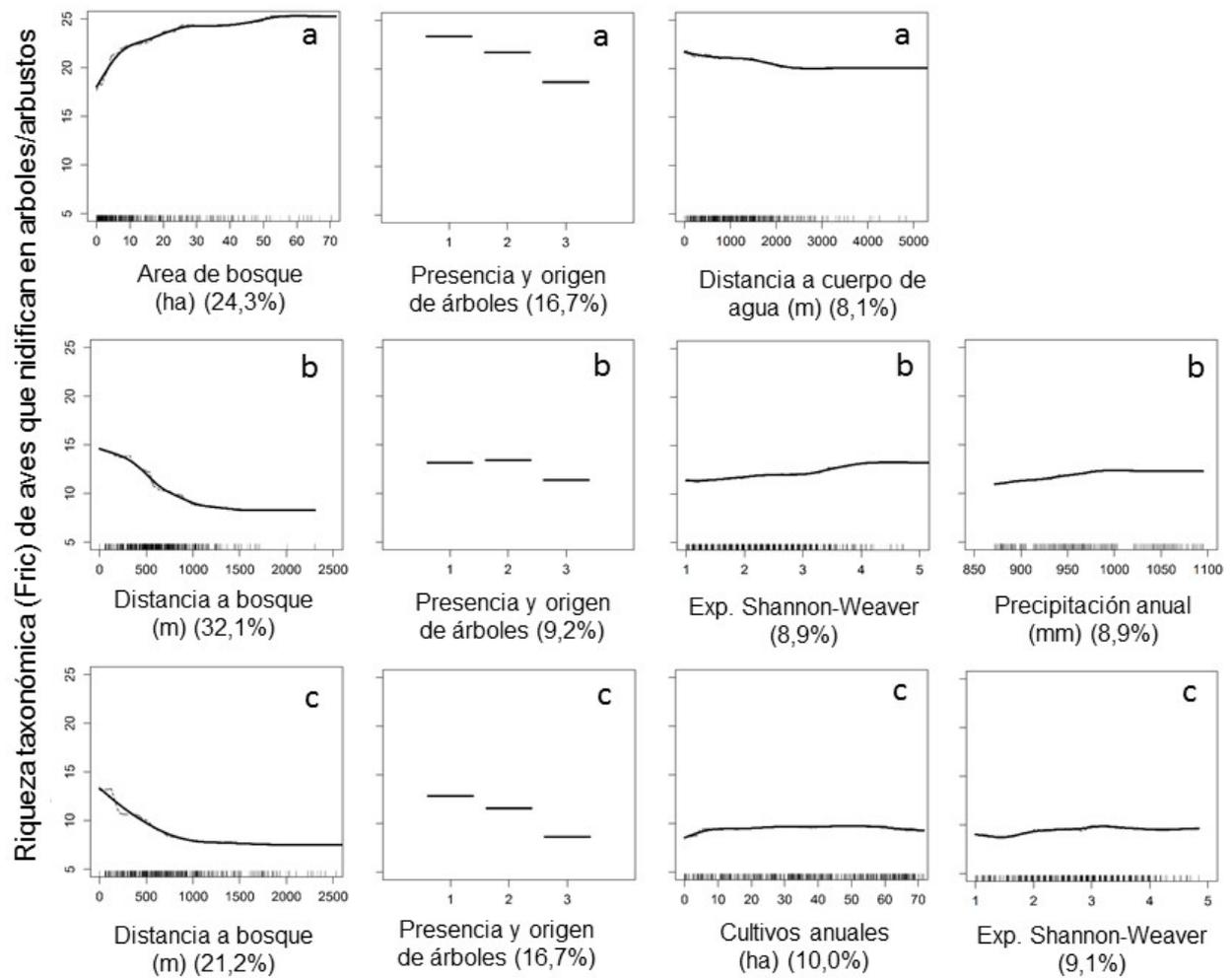
Anexo 4: Mapa de tamaño de parche de pastizal/descanso (izq.) y soja (der.) realizado a partir del mapa de cobertura del suelo del año 2009 con el programa Map Comparison Kit.



Anexo 5: Mapa de tamaño de parche de sorgo/girasol (izq.) y maíz (der.) realizado a partir del mapa de cobertura del suelo del año 2009 con el programa Map Comparison Kit.



Anexo 6: Gráfico de la dependencia parcial de las variables climáticas influyentes en los modelos de árboles de regresión potenciados (*Boosted Regresión Trees*, BRT) en la riqueza de especies de aves que nidifican en el suelo y aquellas que lo hacen en árboles y arbustos. Subregiones (a: Mesopotamia, b: Pampa Ondulada, c: Pampa Interior). Las respuestas fueron suavizadas usando una interpolación *spline* para mejorar la interpretación de los datos. Las marcas en el eje de la x representan la distribución de los datos en el espacio en percentiles (Elith et al. 2008; Levers et al. 2014).



Anexo 7: Gráfico de la dependencia parcial de las variables influyentes en los modelos de árboles de regresión potenciados (*Boosted Regresión Trees*, BRT) en la riqueza funcional (Fric) de especies de aves que nidifican en árboles y arbustos. Subregiones (a: Mesopotamia, b: Pampa Ondulada, c: Pampa Interior). Las respuestas fueron suavizadas usando una interpolación *spline* para mejorar la interpretación de los datos. Las marcas en el eje de la x representan la distribución de los datos en el espacio en percentiles (Elith et al. 2008; Levers et al. 2014).

Anexo 8: Porcentaje del efecto de las variables explicativas en cada modelo BRT y parámetros de su desempeño evaluando la riqueza funcional (Fric) de aves que nidifican en árboles y arbustos. En negrita: Se interpretaron solo aquellas variables que tuvieron una contribución relativa mayor a la esperada por azar (100 % / número de variables).  
pde:  $100 * (\text{devianza media total} - \text{devianza media residual} / \text{devianza media total})$ .

Grupo	Variables predictoras	Mesopotamia	Pampa Ondulada	Pampa Interior
Hábitat inmediato	arb200	<b>19,5</b>	<b>14,5</b>	<b>17,1</b>
	past200	4,6	3,9	5,7
Estructura del contexto de paisaje	aculti500			4,9
	aperen500	2,3	3,9	3,8
	apast500	6,4	6,4	
	abosq500	<b>17,0</b>	<b>24,5</b>	
	shdi500	5,9	6,4	<b>6,0</b>
	alineal500			6,3
	dbosq500			<b>22,4</b>
Intensidad de uso	rendsoja	2,0	1,3	2,5
	dganad	2,2	2,8	2,1
Influencia antrópica	durbano	<b>7,0</b>	<b>9,9</b>	6,9
Variabilidad ambiental	asi	5,3	5,2	2,9
	dagua	5,6	<b>8,3</b>	4,9
	tt	<b>9,3</b>	7,1	<b>9,5</b>
	pp	<b>13,0</b>	5,6	5,1
Tamaño muestral		596	596	949
lr		0,005	0,001	0,005
tc		5	7	6
nt		1100	4350	1500
CV				
entrenamiento		0,635	0,612	0,624
pde		39,40	<b>33,62</b>	38,18
Devianza media total		1,41	1,33	1,24
Devianza media residual		0,85	0,88	0,76

Anexo 9: Principales rasgos de historia de vida de las especies de aves registradas en la Provincia de Entre Ríos. G: Grupo reproductivo (1: suelo, 2: arbustos/árboles). Dieta (DI: Insectívoro, DP: plantas y semillas, DO: Omnívoro, DV: Vertebrados, DF: frutas y néctar). Sitio de nidificación (NS: suelo, NA: árboles y arbustos leñosos, NH: huecos, NC: construcciones). Hábitat principal (HP: pastizal, HM: matorral, HB: Bosque), FT: frecuencia de observación de cada especie en los 179 puntos de muestreo.

Especie	ID	G	DI	DP	DO	DV	DF	NS	NA	NH	NC	HP	HM	HB	FT
<i>Ammodramus humeralis</i>	AMHU	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	96
<i>Sicalis luteola</i>	SILU	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	63
<i>Nothura maculosa</i>	NOMA	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	49
<i>Sturnella superciliaris</i>	STSU	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	34
<i>Embernagra platensis</i>	EMPL	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	20
<i>Sporophila ruficollis</i>	SPRU	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	14
<i>Rhynchotus rufescens</i>	RHRU	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	13
<i>Pseudoleistes virescens</i>	PSVI	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	3
<i>Sporophila hypoxantha</i>	SPMI	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	3
<i>Anthus lutescens</i>	ANCH	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>Anthus correndera</i>	ANCO	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>Zonotrichia capensis</i>	ZOCA	2	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	160
<i>Furnarius rufus</i>	FURU	2	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	152
<i>Columbina picui</i>	COPI	2	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	131
<i>Sicalis flaveola</i>	SIFL	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	113
<i>Pitangus sulphuratus</i>	PISU	2	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	102
<i>Sporophila caerulescens</i>	SPCA	2	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	96
<i>Saltator aurantirostris</i>	SAAU	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	89
<i>Paroaria coronata</i>	PACO	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	87
<i>Tyrannus savanna</i>	TYSA	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	87
<i>Mimus saturninus</i>	MISA	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	83
<i>Troglodytes aedon</i>	TRAE	2	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	65
<i>Passer domesticus</i>	PADO	2	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	63
<i>Agelaioides badius</i>	MOBA	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	58
<i>Polioptila dumicola</i>	PODU	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	39
<i>Guira guira</i>	GUGU	2	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	37
<i>Colaptes campestris</i>	COCA	2	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	34
<i>Synallaxis albescens</i>	SYAL	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	33
<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	GEAE	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	32
<i>Colaptes melanochloros</i>	COME	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	30
<i>Anumbius annumbi</i>	ANAN	2	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	29
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	LEAN	2	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	29

<i>Pseudoseisura lophotes</i>	PSLO	2	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	27
<i>Euscarthmus meloryphus</i>	EUME	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	27
<i>Phacellodomus striaticollis</i>	PHST	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	26
<i>Synallaxis frontalis</i>	SYFR	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	24
<i>Tyrannus melancholicus</i>	TYME	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	23
<i>Volatinia jacarina</i>	VOJA	2	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	23
<i>Serpophaga subcristata</i>	SESU	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	23
<i>Elaenia parvirostris</i>	ELPA	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	22
<i>Poospiza nigrorufa</i>	PONI	2	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	22
<i>Turdus amaurochalinus</i>	TUAM	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	22
<i>Drymornis bridgesii</i>	DRBR	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	21
<i>Machetornis rixosa</i>	MARI	2	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	19
<i>Poospiza melanoleuca</i>	POME	2	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	19
<i>Myiophobus fasciatus</i>	MYFA	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	19
<i>Saltator coerulescens</i>	SACO	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	19
<i>Xolmis irupero</i>	XOIR	2	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	18
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	CYGU	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	18
<i>Chlorostilbon aureoventris</i>	CHAU	2	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	17
<i>Leptotila verreauxi</i>	LEVE	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	16
<i>Schoeniophylax phryganophilus</i>	SCPH	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	15
<i>Melanerpes cactorum</i>	MECT	2	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	14
<i>Saltatricula multicolor</i>	SAMU	2	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	13
<i>Taraba major</i>	TAMA	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	12
<i>Turdus rufiventris</i>	TURU	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	12
<i>Cyanocompsa brissoni</i>	CYBR	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	12
<i>Carduelis magellanica</i>	CAMA	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	11
<i>Thraupis sayaca</i>	THSA	2	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	11
<i>Picumnus cirratus</i>	PICI	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	10
<i>Camptostoma obsolotum</i>	CAOB	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	8
<i>Griseotyrannus aurantioatrocristatus</i>	EMAU	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	8
<i>Phacellodomus ruber</i>	PHRB	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	8
<i>Picoides mixtus</i>	PIMI	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	7
<i>Vireo olivaceus</i>	VIOL	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	7
<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	CRPY	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	6
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	COCU	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	5
<i>Sublegatus modestus</i>	SUMO	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	5
<i>Pachyrhamphus polychopterus</i>	PAPO	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	5
<i>Coccyzus melacoryphus</i>	COLA	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	4
<i>Thraupis bonariensis</i>	THBO	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	4
<i>Elaenia spectabilis</i>	ELSP	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	4
<i>Myiarchus swainsoni</i>	MYSW	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	3
<i>Icterus cayanensis</i>	ICCA	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	3
<i>Leptasthenura platensis</i>	LEPL	2	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	3
<i>Melanerpes candidus</i>	MECA	2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	3

<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	HEMA	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	3
<i>Suiriri suiriri</i>	SUSU	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	3
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	PYRU	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2
<i>Coryphistera alaudina</i>	COAL	2	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	2
<i>Satrapa icterophrys</i>	SAIC	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2
<i>Myiodynastes maculatus</i>	MYMA	2	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Phytotoma rutila</i>	PHRU	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Cacicus solitarius</i>	CASO	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
<i>Phylloscartes ventralis</i>	PHVE	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
<i>Saltator similis</i>	SASI	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1

Anexo 10: Fecha de la imagen de Google Earth utilizada para hacer el análisis a escala 250 metros de cada sitio de muestreo con o sin nido de *Tyranus savanna*.

Año de muestreo	N ° de sitios	Fecha imagen Google Earth
2011	1	may-07
	5	mar-11
	6	abr-11
	6	ago-11
	9	sep-11
	7	dic-11
	2	ene-12
	1	oct-12
	1	feb-13
	1	oct-13
	8	nov-13
	3	sin fecha
	2012	2
3		abr-11
10		ago-11
4		sep-11
2		oct-11
1		ene-12
1		sep-12
10		nov-12
2		abr-13
1		may-13
2		oct-13
6		nov-13
3		dic-13
3	jul-13	

Lic. Laura María Solari

Dr. Gregorio Gavier-Pizarro