

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**DINÁMICA DE LA AVIFAUNA DE ISLETAS NATURALES DE SELVA (CAPONES)
EN EL NORDESTE ARGENTINO.**

Por

Magíster Bióloga Paula Daniela Cano

Director: Dr. Manuel Nores

Centro de Zoología Aplicada



**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

Córdoba, Argentina

Marzo 2014

COMISIÓN ASESORA

Dr. Joaquín Navarro, Centro de Zoología Aplicada, Universidad Nacional de Córdoba.

Dr. Adolfo Héctor Beltzer, Instituto Nacional de Limnología (INALI-CONICET-UNL).

Dr. Manuel Nores, Centro de Zoología Aplicada, Universidad Nacional de Córdoba.

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

TRIBUNAL

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

Dedico este trabajo a mis padres y toda mi familia y amigos de Tucumán;
a los amigos que me apoyaron estando en Mburucuyá; y especialmente a Héctor y Valentín.

Agradecimientos

Agradezco principalmente a mi director el Dr. Manuel Nores, quien me dio la oportunidad de emprender este trabajo y por todo lo que me enseñó en el transcurso de la tesis. A los miembros de la Comisión Asesora de tesis: Joaquín Navarro y Adolfo Beltzer, por las correcciones, sugerencias y consejos a lo largo de estos años. A Sebastián Dardanelli y María Laura Nores por su valiosa y desinteresada ayuda en el análisis de los datos, y a Ezequiel Araoz por aclarar algunas dudas. A Julio Di Rienzo por su ayuda con la actualización de los software estadísticos. A quienes me ayudaron en las campañas de muestreo: María del Carmen Del Huerto, Analía Fernández, Yanina Lezcano, Enric Planas, Edgar Alderete, Miguel Andreau y mis amigas Gabriela Núñez. A los Guardaparques del Parque Nacional Mburucuyá: Alcides Vallejos, Mara Bronfman, y Ariel Carmarán, por su ayuda en el campo. A la delegación Técnica NEA de la Administración de Parques Nacionales por los permisos de investigación y sus renovaciones. A las familias Vallejos, Chávez, Fernández, Burgos y Acevedo, que en Mburucuyá me hicieron sentir como en mi casa. A mis amigas del alma Lau Benítez, Caro Gargiulo, Euge Periago, Ceci Guerra, Pato Zelaya, Mariti Sandoval, Lore Cangemi, Vale Vega, por el apoyo y ayuda a lo largo de estos años y especialmente a mi familia que desde la distancia me apoyó siempre. Agradezco especialmente a mis padres y hermanos, los mejores del universo; a mis primos, primas, tías y tíos, y a mi querida abuela Catalina, a todos gracias por ser la familia que yo necesito, que me apoya como persona y como profesional, y que me hace inmensamente feliz. A mis dos grandes amores y bella familia: Héctor y Valentín, que sin ellos el camino que recorro no sería el mismo.

ÍNDICE

Comisión Asesora, Defensa Oral y Pública	<i>i</i>
Dedicatoria	<i>ii</i>
Agradecimientos	<i>iii</i>
Índice	<i>iv</i>
Resumen	1
Summary	2
Capítulo I. Aspectos generales	3
Introducción	3
Capítulo II. Biogeografía Insular	8
Introducción	8
Área de estudio	15
Métodos	22
Resultados	27
Discusión y conclusiones	36
Capítulo III. Requerimiento mínimo de área	40
Introducción	40
Métodos	42
Resultados	44
Discusión y conclusiones	50
Capítulo IV. Modelo de Subconjuntos Anidados ("Nested subset")	52
Introducción	52
Métodos	57

Resultados	60
Discusión y conclusiones	64
Capítulo V. Efecto borde	66
Introducción	66
Métodos	68
Resultados	72
Discusión y conclusiones	77
Capítulo VI. Conclusiones generales	80
Apéndices	83
Bibliografía	87

Resumen

Se estudió la dinámica de las comunidades de aves típicas de selva en capones del Parque Nacional Mburucuyá, provincia de Corrientes, en relación a la teoría de Biogeografía de Islas, teoría de Subconjuntos Anidados, requerimiento mínimo de área y del efecto borde. Las aves de los capones presentan relación especie-área, pero no existe relación significativa entre especies y distancias. Existe reemplazo de especies ("turnover") en la avifauna de los capones. El 54,55% de las especies presentan un requerimiento mínimo de área superior a 5 ha. No existen asociaciones evidentes entre el requerimiento de área y sus características ecológicas, salvo para tipo de nido (la mayoría de las especies que construyen nidos cerrados requieren un área mayor a 5 ha). Más específicamente *Trogon surrucura* requiere 480 ha y *Columba cayennensis* y *Cnemotriccus fuscatus* requieren 280 ha, se considera que éstas son las "especies sensibles al área" en el área de estudio. Las comunidades de aves de los capones se ajustan al modelo de Subconjuntos Anidados. Se presume que los capones, actualmente distribuidos en forma de islas en una matriz de pastizal, antiguamente han formado parte de la selva extendida de manera continua. Y que la comunidad de aves que ahí habitan son producto de un proceso de extinción selectiva o relajación. En relación a la predación de las nidadas, la tasa de predación aumentó hacia el centro del hábitat de bosque. Existe un efecto borde negativo, de igual magnitud tanto en nidos en el suelo como en arbustos. Es decir que existe una fuerza de predación desde el interior hacia el borde de los capones.

Summary

The aim of this thesis was to study the community dynamics of typical forest bird species in forest patches or "capones" located in Mburucuya National Park, Corrientes province, and to relate it to biogeography island theory, subset nested theory, minimum area requirements and edge effect. The bird species presented a species-area relationship, there was no significant relationship between species and distance. We observed species turnover and 54.55% of the species presented a minimum area requirement of 5 hectares. There were no evident associations between area requirement and ecological characteristics, except for the type of nest (the majority of the species that construct closed nests required minimum areas greater than 5 ha). More specifically, *Trogon surrucura* required 480 ha and *Columba cayennensis* and *Cnemotriccus fuscatus* required 280 ha; we can therefore consider these species as "area sensitive" in the study area. The bird community of these forest patches fit the nested subset model. We consider that the patches, which are distributed in the form of islands in a grassland matrix, may have previously been part of a forest that extended in a continuous manner, and that the bird community currently present are a product of selective extinction or relaxation. We also studied nest predation and found that the rate of predation increased towards the center of the forest patch. This means that there is a negative edge effect, for both nests on the ground and in shrubs. Therefore there is a force of predation from inside toward the edge of the capones.

CAPÍTULO I. ASPECTOS GENERALES

INTRODUCCIÓN

Las islas oceánicas y las biotas insulares han sido desde siempre de gran interés para taxónomos, ecólogos y biogeógrafos. Su importancia radica en la información que puede ser obtenida sobre los procesos de la evolución, en espacio y tiempo, así como los procesos ecológicos (MacArthur y Wilson 1963, 1967). Desde un punto de vista histórico, es clara la relevancia que tuvo la fauna de las islas Galápagos para la formulación de la teoría de la evolución de Darwin, así como fue significativa la Isla Ternate (en Indonesia) para Wallace para la formulación de la teoría de la evolución por selección natural (Williamson 1981). En biogeografía, una isla es la primera unidad que la mente puede abstraer para comenzar a comprender la dinámica de las biotas insulares (MacArthur y Wilson 1967).

Una isla se define como un área de terreno rodeada por agua, pero también puede aplicarse el término a los hábitats continentales que están rodeados por un hábitat distinto que limita la dispersión de los individuos de las especies, funcionando como una barrera (Simberloff 1974). Nuevas especies o individuos llegan a una isla por cualquiera de las dos maneras siguientes: por inmigración a través del hábitat desfavorable o por dispersión en algún momento cuando dichas barreras estuvieron ausentes (MacArthur y Wilson 1963, 1967, Simberloff 1974, Lomolino 2000c). La composición de una biota insular está determinada por la interacción de procesos de colonización y extinción (MacArthur y Wilson 1963, 1967).

Dos modelos han sido propuestos para explicar la estructura y dinámica de las comunidades biológicas que habitan islas oceánicas o ambientes continentales aislados: el modelo de Biogeografía Insular, o modelo de equilibrio, propuesto por MacArthur y Wilson (1963, 1967), y el modelo de Subconjuntos Anidados o “Nested Subset” propuesto por

Patterson y Atmar (1986). El modelo de Biogeografía Insular postula que el número de especies de una isla o ambiente aislado está determinado por un equilibrio dinámico entre tasas opuestas de inmigración y extinción, el cual está influenciado a su vez por el tamaño de la isla y el grado de aislamiento. El modelo de Subconjuntos Anidados postula que la biota de islas o archipiélagos que han sido parte de un hábitat continuo que luego fue fragmentado no está estructurada por colonización, sino por extinción selectiva.

Otro aspecto interesante de estudiar en este escenario es el “efecto borde”. En la zona de contacto entre un ecosistema abierto y otro cerrado, se da comúnmente que las especies de lugares abiertos entran cierta distancia en los ambientes cerrados, dando por resultado la coexistencia de un mayor número de especies en el borde, que en el interior. Esta interacción de dos ecosistemas adyacentes, ha sido definida como “efecto borde” (Murcia 1995). Las tasas de predación de nidos y de parasitismo son mayores en los bordes que en el interior de los bosques (Gates y Gysel 1978, Chasko y Gates 1982, Brittingham y Temple 1983, Andrén y Angelstam 1988, Møller 1988, Temple y Cary 1988, Yahner y Scott 1988, Gibbs 1991, Yahner y De Long 1992, Söderström 1999, Brand y George 2000, Estrada *et al.* 2002). Predación y parasitismo son importantes factores de mortalidad natural de individuos en las comunidades, si las tasas de predación y parasitismo aumentan pueden modificar la composición de aves, algunas especies serán menos abundantes en la comunidad, incluso pueden producirse extinciones locales. En el presente estudio, en el cual colindan la selva (que se presenta en forma de isletas de diferentes tamaños, también llamadas “*capones*”) y el pastizal, las especies de ambientes abiertos pueden entrar cierta distancia en los capones dando por resultado un aumento de la predación y del parasitismo.

El requerimiento de área refleja la cantidad de hábitat necesario para soportar poblaciones viables, Diamond (1975, 1978). La determinación del requerimiento de área de

las especies resulta muy importante (Abbott 1983). Este tema también es abordado en el presente estudio.

En el norte de la Provincia de Corrientes y sur de Misiones (Argentina) confluyen dos provincias fitogeográficas: el Distrito de los Campos de la Provincia Paranaense y el Distrito Oriental de la Provincia Chaqueña (Cabrera 1976). Nores (1987) desde el punto de vista ornitológico, agrega una nueva Provincia: Mesopotámica, que se superpone en gran parte con las anteriores. La primera de ellas está representada por extensos pajonales, donde la selva se presenta en forma de galería a lo largo de los ríos y como isletas de diferentes tamaños, también llamadas “*capones*” o “*mogotes*”, las cuales aparecen como islas rodeadas de pastizales. Los capones, por lo tanto, se comportarían como islas inmersas en un mar de pastizal, el cual constituye a su vez, una efectiva barrera para la mayoría de las especies de aves típicas de selva. Se presentan así, como un escenario ideal para analizar la dinámica de la avifauna y determinar si se ajusta a las predicciones del Modelo de Biogeografía Insular de MacArthur y Wilson (1963, 1967) o al de “Nested Subset” de Patterson y Atmar (1986).

Hay buena evidencia de que las selvas se expandieron durante períodos más húmedos del Cuaternario y fines del Terciario, conectando el Amazonas con la selva Atlántica, la selva Paranense con las Yungas y avanzaron hacia el sur por las sierras de Ancasti y Velasco, en Catamarca y La Rioja y por el sur de Misiones y norte de Corrientes (Smith 1962, Vanzolini 1968, 1981, Popolizio 1970, 1983, 1994, 1995, 1999; Van der Hammen 1974; Markgraf 1984; Haffer 1985; Nores 1992, Nores y Cerana 1990; Silva 1996, Aceñolaza 2004, Anzótegui y Garralla 2004).

Los patrones de distribución de organismos que viven en fragmentos de bosques y selvas han sido objeto de una atención científica considerable, dando lugar a una extensa literatura sobre las consecuencias biológicas de la fragmentación (Lynch y Whigham 1984,

Newmark 1991, Saunders *et al.* 1991, Soulé *et al.* 1992, Andrén 1994a, Robinson y Wilcove 1994, Robinson *et al.* 1995, Tschardtke *et al.* 2002, Watson 2003, Watson *et al.* 2004, 2005). Una característica de los fragmentos de bosques y selvas es que la mayoría tienen menos de 100 años de existencia (Watson 2002). Por el contrario, ha habido pocos estudios al respecto en paisajes fragmentados o aislados por procesos naturales hace miles de años (como es el caso de los capones), y los efectos a largo plazo de la fragmentación son relativamente desconocidos (McGarigal y Cushman 2002).

Los capones se distribuyen en Argentina por el norte de la Provincia de Corrientes y sur de la Provincia de Misiones. Existen también capones en el sur de Brasil, cuya avifauna fue estudiada por Anjos *et al.* (1997), Anjos y Boçon (1999) y Anjos (2001).

En el presente trabajo se estudió la dinámica de las comunidades de aves típicas de selva en los capones del norte de la Provincia de Corrientes, en relación con las teorías de Biogeografía de Islas y de Subconjuntos Anidados, requerimiento mínimo de área y efecto borde. La mayor parte de la tesis se refiere a las especies de aves de selva, pero también se tuvieron en cuenta las especies de bosque, las cuales fueron objeto de análisis complementarios: relación especie-área; relación especie-distancia; comparación de los valores de z entre las especies propias de selva y las especies de bosque, y se mencionan en el listado de especies presentes en los capones.

El objetivo general de este trabajo fue determinar si la avifauna de los capones se ajusta al modelo de Biogeografía Insular o al modelo de Subconjuntos Anidados, y si los capones han sido parte de la selva continua o si han sido siempre formaciones aisladas. Dado que existen evidencias de que las selvas se expandieron durante períodos más húmedos del Cuaternario y fines del Terciario, la hipótesis del presente trabajo es que la avifauna de los capones se ajusta al modelo de Subconjuntos Anidados.

En base a lo mencionado anteriormente se plantearon los siguientes objetivos específicos:

- Determinar la relación especies/área de aves de selva y de bosque en los capones.
- Determinar si existe un efecto distancia a las fuentes de origen (capón de mayor tamaño en el sistema y capón más cercano de mayor tamaño).
- Determinar si existe reemplazo de especies (“turnover”).
- Determinar si la avifauna de los capones se ajusta al modelo de Biogeografía Insular de MacArthur y Wilson.
- Determinar el requerimiento mínimo de área de las especies y la relación con sus características ecológicas.
- Determinar si la avifauna de los capones se ajusta al modelo de Subconjuntos Anidados y si los capones han sido parte de la selva continua o si han sido siempre formaciones aisladas.
- Determinar la relación entre la distancia al borde de los capones y la tasa de predación de nidadas en arbustos y en el suelo.

CAPÍTULO II. BIOGEOGRAFÍA INSULAR

INTRODUCCIÓN

Las islas son de especial interés para biogeógrafos, ecólogos y evolucionistas, los cuales han desarrollado numerosos estudios para determinar, entre otras cosas, cuál es la dinámica de la biota de las islas.

Dos teorías han resultado fundamentales en relación a este aspecto: la teoría de Biogeografía Insular propuesta por MacArthur y Wilson (1963, 1967) y la de Nested Subset de Patterson y Atmar (1986) (ver Capítulo IV).

La teoría de Biogeografía Insular asume que las biotas de las islas oceánicas no son simplemente relictos de eventos históricos pasados sino entidades en constantes cambios. El modelo de Biogeografía Insular postula que el número de especies en una isla o ambiente aislado está determinado por un equilibrio dinámico entre tasas opuestas de inmigración y extinción, el cual está influenciado a su vez por el tamaño de la isla y el grado de aislamiento. A pesar de que este modelo ha recibido diversas críticas desde su aparición (Lynch y Johnson 1974, Hunt y Hunt 1974, Simberloff y Abele 1976, Gilbert 1980, Williamson 1989, Bush y Whittaker 1991), continúa siendo una base conceptual para estudiar la distribución de especies en islas y la composición de biotas insulares (Brown 1986, Cook *et al.* 2002).

La aparición del modelo ha estimulado a numerosos investigadores a estudiar la estructura de la biota de diferentes tipos de archipiélagos. Si bien muchos de ellos han considerado que sus resultados responden al modelo insular de MacArthur y Wilson, en la mayoría de los casos esto no es así, porque fallaron en cumplir algunos de los supuestos del modelo (Sauer 1969, Simberloff 1974, Gilbert 1980, Brown y Dinsmore 1988). Gilbert

(1980), señaló que ninguno de los estudios en ambientes continentales aislados que él revisó, se ajustan al modelo del equilibrio.

Brown y Dinsmore (1988) señalan que para afirmar que un grupo de especies que habita un archipiélago se ajusta al modelo del equilibrio debe cumplir con los siguientes requisitos:

1- Que exista una relación especies/área positiva, es decir que la riqueza de especies aumente con el área.

2- Que exista un efecto distancia, o sea, que las islas más aisladas tengan menos especies que las menos aisladas.

3- Que haya evidencias de que en las islas ha habido recambio de especies (“Turnover”).

1- Que exista una relación especies/área positiva. La relación entre el número de especies y el tamaño del área, es conocida como la relación especies/área y es una de las variables que se debe tener en cuenta cuando se desea determinar si la teoría de islas se aplica a la biota de un archipiélago. La descripción de la curva de esta relación fue propuesta por Arrhenius (1921), luego modificada por Gleason (1922) y luego discutida por otros autores (Darlington 1957, Preston 1962 a, b, MacArthur y Wilson 1963, 1967, Connor y McCoy 1979, Lomolino 2001). Darlington (1957) analizó la fauna de anfibios y reptiles de las Antillas y observó que para que el número de especies se duplique debe aumentar diez veces el área.

La relación especies-área se observa tanto en ambientes insulares como continentales (MacArthur y Wilson 1967, Rosenzweig 1995), y es una de las líneas de investigación que más interés ha despertado en los estudios sobre biodiversidad (Miller y Wiegert 1989, Durrett y Levin 1996). Es considerada una regla en ecología y biogeografía (Schoener 1976) y representa

uno de los patrones ecológicos más constantes en la naturaleza (Schoener 1976, Connor y McCoy 1979, 2001, Williamson 1988, Rosenzweig 1995, Worthen 1996, Lomolino 2000 a,b, Turner y Tjørve 2005). Además, la relación especie/área es evidenciada no sólo por estudios contemporáneos sino también paleontológicos, tanto en ambientes insulares como en continentales (Rosenzweig 1995, Brown y Lomolino 2000).

La fórmula de la relación especies/área es: $S = c A^z$. Donde S es el número de especies, A es el área, z la pendiente de la relación especie-área y c la ordenada al origen, z y c son constantes, las cuales están determinadas por los propios datos del estudio y una de las dificultades de esta relación es proporcionar una apropiada interpretación biológica a estas constantes.

En la ecuación de la relación especie/área el valor de z va generalmente desde 0,20 a 0,40 en islas y 0,12 a 0,17 en ambiente continuos continentales (MacArthur y Wilson 1967, Rosenzweig 1995). Según Brown (1971) el valor de z es un indicador del grado de aislamiento de las poblaciones. Un alto valor de z indica que no hay, o hay muy pocas, inmigraciones en el archipiélago. Por el contrario, un bajo valor de z indica que hay inmigraciones en el archipiélago. No obstante, Connor y McCoy (1979) indican que un bajo valor de z puede ser producido de tres maneras: por una alta tasa de inmigración, por una baja tasa de extinción, y por la combinación de ambas. Ibañez y García (2002) agregan que cuanto menor es el valor de z más disminuye el número de especies al reducirse el área.

El tamaño del área por lo general permite la existencia de mayor o menor cantidad de hábitats disponibles, los cuales a su vez determinan el número de especies encontradas (Pozo y Llorente Bousquets 2001). Las islas más grandes tienen más especies porque existen mayores probabilidades de supervivencia de las poblaciones, dado que las posibilidades de encontrar

recursos (alimento, sitio para nidificación y refugio) son mayores, como así también la presencia de mayor cantidad de individuos (Hinsley *et al.* 1995, Lomolino 2000c).

2- Que haya un efecto distancia. El efecto distancia, también denominado “efecto de aislamiento”, es una de las variables que se debe tener en cuenta cuando se desea determinar si la teoría de islas se aplica a la biota de un archipiélago. La riqueza de especies de una isla varía en relación a la distancia al continente o a otras islas. Por esta razón, el número de especies en islas o en ambientes continentales aislados, se verá empobrecido con el incremento de la distancia entre los mismos y con el continente (MacArthur y Wilson 1963, 1967). La posibilidad de que una especie llegue a una isla muy alejada del continente (u origen), es bastante menor que a una isla más cercana. Esto a su vez, influye marcadamente sobre la persistencia de dicha especie en la isla, debido que al tener poca o ninguna inmigración la posibilidad de extinción es mayor y la de recolonización es menor (Simberloff 1974, Lomolino 2000c). En consecuencia el número de especies en islas de igual tamaño, es siempre más bajo en las más lejanas que en las más cercanas (MacArthur y Wilson 1963,1967). Sin embargo, este “efecto distancia” ha sido en general difícil de demostrar en la naturaleza debido a que su influencia está generalmente encubierta por otras variables, especialmente el área (Williamson 1988, Andrén 1994a, Norens 1995, Rosenzweig 1995, Lomolino 1996).

3- Que haya evidencia de “turnover”, es decir que se hayan producido extinciones y colonizaciones, manteniéndose el número de especies constante (Brown y Dinsmore 1988, ver también Lynch y Johnson 1974, Gilbert 1980, Abbot 1983). El turnover es el cambio en la composición de especies de una comunidad biológica, ya sea como resultado de extinción o colonización de especies, y su estudio asumió una importancia especial en el trabajo de

MacArthur y Wilson (1963, 1967). Según estos autores, el número de especies en una isla en equilibrio es fijo, pero las especies coexistentes no son siempre las mismas, sino que el sistema está sujeto a cambios que resultan de extinciones y colonizaciones. Mientras esta estructura dinámica puede aplicarse a cualquier comunidad local, es particularmente evidente en islas, debido a sus límites bien definidos (Jones y Diamond 1976). La extinción y colonización son procesos continuos que mantienen las comunidades en equilibrio dinámico (MacArthur y Wilson 1963, 1967). Esto fue una radical alternativa a ideas previas que sugieren que las comunidades desarrollan procesos hacia una composición “climax” fija (Clements 1936, Gleason 1926). Las tasas de inmigración y extinción varían en función del número de especies presentes durante el proceso de establecimiento de las especies de determinado taxón, hasta alcanzar su número de equilibrio (saturación). La colonización sigue ocurriendo así se haya alcanzado el equilibrio, y el número de especies permanece relativamente constante. No obstante, la composición de especies cambia ya que muchas especies recién llegadas tienen mayor éxito en la colonización de la isla y sustituyen a las especies ya establecidas (MacArthur y Wilson 1963, 1967, Heatwoley y Levins 1973). MacArthur y Wilson (1967) utilizaron probabilidades para obtener la ecuación que describe la curva de la tasa de colonización: $S_t = S(1 - e^{-Gt})$, donde S es el número de especies en el equilibrio, e el número de extinciones, G es una constante y t el tiempo. Esto ha sido en general difícil de demostrar en la naturaleza. En islas oceánicas Diamond y May (1977) estudiando aves han demostrado evidencia de “turnover”. También el turnover ha sido demostrado por Heatwoley y Levins (1973) estudiando la vegetación, invertebrados y reptiles en bancos de arena en Cayo Ahogado (Puerto Rico). Para hábitats aislados terrestres ha sido demostrado por Whitcomb *et al.* (1977), Hinsley *et al.* (1995) y Shelley *et al.* (1995), quienes analizaron 146 fragmentos de bosques en Inglaterra y

han encontrado también evidencias de turnover, pero la validez y magnitud de la tasa de turnover registrada en algunos de estos estudios ha sido cuestionada (Gilbert 1980).

El estudio del recambio de especies en sistemas naturales comenzó luego de la publicación de la teoría del equilibrio (Haila *et al.* 1993) y para verificar que se produce recambio es necesario estudiar la fauna del sistema por lo menos durante dos períodos reproductivos. La verificación de la existencia de recambio de especies es esencial en estudios que intenten demostrar que el modelo de equilibrio de Biogeografía Insular se aplica a una situación determinada (Lynch y Johnson 1974, Gilbert 1980, Abbot 1983, Brown y Dinsmore 1988). Sin embargo, es común que se atribuya al recambio, censos con errores, por ejemplo: no detección de especies escasas, que se atribuye a extinción, o detección de especies raras, que antes no habían sido registradas, y que se atribuye a colonización, intervalos de censos inapropiados, inclusión de individuos no reproductivos o cambios en la avifauna atribuibles a la actividad humana (Lynch y Johnson 1974). Censos deficientes pueden causar sobre o sub estimación de recambio, donde el primero es probablemente el más común (Hinsley *et al.* 1995). Además, Haila *et al.* (1993) sugieren que efectos sutiles de hábitat deberían siempre ser considerados.

En general, las islas pequeñas soportan menos individuos de una determinada especie que las grandes, y estas pequeñas poblaciones tienen mayor posibilidad de extinción por razones estocásticas (Hinsley *et al.* 1995). Por otro lado, MacArthur y Wilson (1963, 1967), Brown (1971) y Diamond (1972) plantean que las tasas de extinción dependen también del tamaño poblacional de la especie y de la tasa anual de mortalidad de la especie. Ha sido señalado que la persistencia de las especies en fragmentos pequeños de hábitats depende también de la eficiencia de dispersión entre fragmentos (Hinsley *et al.* 1995).

Si bien el modelo insular fue originalmente aplicado a islas oceánicas, posteriormente también ha sido utilizado para analizar biotas en hábitats continentales aislados, tanto naturales como artificiales. Por ejemplo: fragmentos de bosques templados del Hemisferio Norte (Opdam *et al.* 1984, 1985, Freemark y Merriam 1986, Tellería *et al.* 2003); fragmentos de selva subtropical del SE de Brasil (Anjos y Boçon 1999, Anjos 2001,); en bosque chaqueño de Argentina (Dardanelli 1998, Dardanelli y Nores 2001a, b, 2003, Dardanelli *et al.* 2004, 2005); en cumbres de montañas (Vuilleumier 1970, Brown 1971, Brown 1978, Riebesell 1982, Wilcox *et al.* 1986, Nores 1995); en remanentes de praderas (Samson 1980); en lagos (Barbour y Brown 1974); en cuevas (Culver 1970); en bofedales (Tellería *et al.* 2006); en islas dentro de un lago (Coleman *et al.* 1982) y en bañados (Brown y Dinsmore 1988).

El objetivo de este capítulo fue determinar si la avifauna de los capones se ajusta al modelo de Biogeografía Insular propuesto por MacArthur y Wilson (1963, 1967).

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se ubica en el Parque Nacional Mburucuyá ($57^{\circ} 59' - 58^{\circ} 08' W / 27^{\circ} 58' - 28^{\circ} 05' S$) ubicado en el Departamento Mburucuyá al noroeste de la Provincia de Corrientes, el cual tiene una superficie de 17.108 ha (Figuras 2.1 y 2.2).

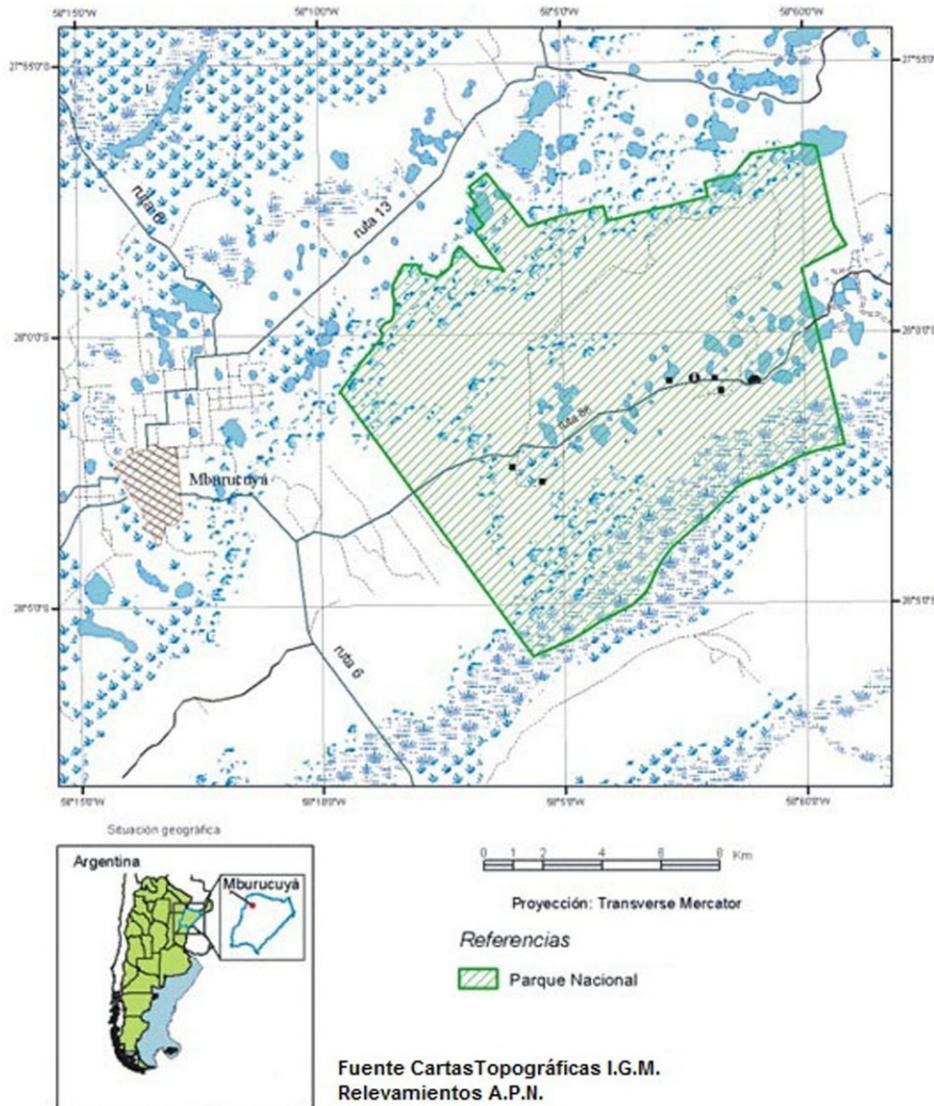


Figura 2.1. Localización del Parque Nacional Mburucuyá, Corrientes, Argentina. Modificado de Sistema de Información de Biodiversidad A.P.N.

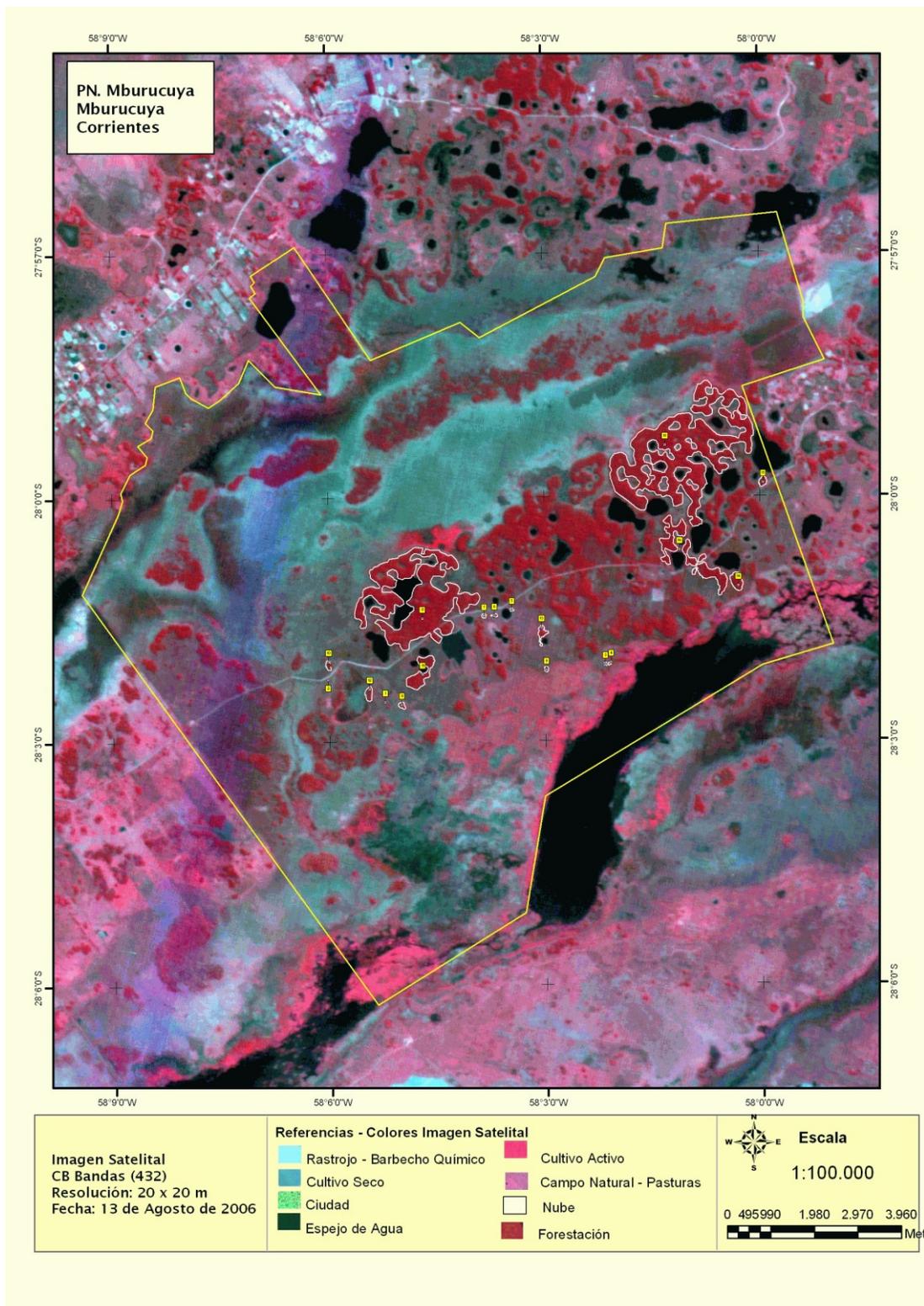


Figura 2.2. Imagen satelital del Parque Nacional Mburucuyá donde se delimitan los capones estudiados.

Corresponde a la región climática subtropical, caracterizada por poca amplitud térmica anual y estacionalidad hídrica. La temperatura media anual oscila entre 21° C y 23° C. En verano se registran temperaturas máximas absolutas de hasta 46,5° C, y en invierno mínimas absolutas de hasta 5,5° C bajo cero. La época más lluviosa es el otoño y la más seca el invierno, con una media anual de 1200 mm (Montanelli y González 1998).

El área de estudio presenta un complejo florístico donde confluyen dos regiones fitogeográficas: Paranaense y Chaco oriental (Cabrera 1976). La fisonomía del área de estudio es de sabana con presencia de pajonales de *Andropogon lateralis* (paja colorada), *Elionorus muticus* (espartillo) y *Paspalum notatum* (pasto horqueta) entre otros, con inclusiones de isletas de selva llamados “capones” o “mogotes” (Figuras 2.3 a 2.6).



Figura 2.3. Imagen satelital de algunos de los capones del área de estudio.



Figura 2.4. Vista de un capón rodeado por pastizal.



Figura 2.5. Vista del exterior de un capón, se observan en el borde ejemplares de laurel.



Figura 2.6. Vista del interior de un capón.

La selva de la provincia fitogeográfica Paranaense se extiende desde Misiones hacia el oeste y hacia el sur formando angostas galerías a lo largo de los ríos Paraná, Uruguay y otros ríos y arroyos y aparece en forma de isletas (capones) rodeadas de pastizales en el sur de Misiones y norte de Corrientes en el "Distrito de los Campos" (Tortorelli 1956, Cabrera 1976).

La presencia de bosques higrófilos en los capones está posiblemente condicionada al drenaje y al aporte de humedad en determinados horizontes del suelo (Carnevali 1994). Normalmente se encuentran en las lomas de arenas rojizas y amarillentas (Tressens *et al.* 2002).

En el Parque Nacional Mburucuyá los capones decrecen en continuidad y magnitud en sentido este-oeste y la composición florística está relacionada con la profundidad a la que se encuentra la napa de agua (Saibene y Montanelli 1997, Arbo 2004). Los capones son bastante

homogéneos en cuanto a su composición florística y están constituidos por tres estratos: arbóreo, arbustivo y herbáceo, acompañados de trepadoras, epífitas y parásitas (Tressens *et al.* 2002). En el estrato arbóreo, los árboles de mediano y bajo porte, entre 15 y 8 m de altura, son los más abundantes, mientras que en el estrato superior pueden alcanzar 25 m de altura y son más escasos. Esta estructura les confiere su característico perfil, con grandes ejemplares solitarios emergentes por sobre el dosel.

Las especies más características del estrato arbóreo en los capones son *Enterolobium contortisiliquum* (timbó) y *Ocotea acutifolia* (laurel negro). En aquellos capones maduros con disponibilidad de agua cerca de la superficie, dominan *Pouteria salicifolia* (aguay guazú), *Sebastiania brasiliensis* (lecherón) y *Tabebuia heptaphylla* (lapacho negro). Otras especies arbóreas son típicas de los sectores donde la napa de agua se halla a mayor profundidad, como ser *Patagonula americana* (guayaibí), *Nectandra megapotamica* (laurel amarillo), *Rapanea laetevirens* (canelón), *Holocalyx balansae* (alecrín), *Peschiera australis* (sapiranguy), *Chrysophyllum marginatum* (aguai), *Chrysophyllum gonocarpum* (aguai dulce) y *Hexachlamis edulis* (ubajai). Además, existe en los capones especies arbóreas con látex como ser *Ficus luschnathiana* (higuerón); algunos representantes de la familia de las cactáceas *Cereus sp.* y de la palmera *Syagrus romanzoffianum* (pindó) (Saibene y Montanelli 1997, Arbo 2004).

El estrato arbustivo es de densidad variable, siendo más denso en los bordes y en los lugares donde se produce mayor ingreso de luz por la pérdida de elementos del estrato arbóreo. Se encuentran también individuos jóvenes de árboles, muchos de los cuales se originan de raíces gemíferas (Tressens *et al.* 2002). Este estrato arbustivo está representado por *Eugenia uniflora* (ñangapiri), *Brunfelsia australis* (azucena del monte), entre otras (Saibene y Montanelli 1997, Arbo 2004).

En el estrato herbáceo predominan monocotiledóneas y helechos. Una de las gramíneas más comunes es *Oplismenus hirtellus* y son frecuentes bromeliáceas terrestres como ser *Bromelia balansae* (caraguatá), *Aechmea distichantha* (cardo chuzo) y *Pseudananas saganarius* (Chatellenaz *et al.* 2010). También algunas compuestas como *Chaptalia nutans*. Entre los helechos los más comunes son los “culantrillos” *Adiantum sp.*, *Cheilanthes tweediana* y *Doryopteris sp.* El estrato de las epífitas está muy desarrollado y lo representan cactáceas, bromeliáceas y numerosas lianas y enredaderas (Stamatti 2002).

El suelo está cubierto por un grueso manto de materia orgánica formado por hojas, restos de ramas, trozos de corteza, frutos y semillas (Tressens *et al.* 2002).

Las condiciones de humedad e iluminación determinan que el borde del bosque presente una gran diversidad de especies, algunas de las cuales, mencionadas a continuación, son exclusivas de este ambiente: *Solanum granuloso-leprosum* (fumo bravo), *Cecropia pachystachya* (amba-î) y *Aloysia virgata* (niño rupá) (Tressens *et al.* 2002).

Los ejemplares de timbó ocupan el centro de los capones y los laureles por fuera de ellos. Los capones parecen hallarse en expansión colonizando sectores del palmar (Saibene y Montanelli 1997).

Algunos capones se encuentran parcialmente bordeados por especies no selváticas como por ejemplo *Baccharis sp.* (chilca), *Celtis sp.* (tala), renovales y adultos de *Butia yatay* (yatay) (Tressens *et al.* 2002).

MÉTODOS

Se seleccionaron 18 capones de distinto tamaño (0,2 a 480 ha), los cuales se enumeraron correlativamente en relación al tamaño de los mismos. Para la selección de los capones se tuvo en cuenta que presentaran los tres estratos de vegetación y que fueran accesibles y con una distancia de por lo menos 150 m entre ellos.

En los capones de mayor tamaño y en los ubicados a distancias mayores se midieron área, distancias entre capones y distancia al capón de mayor tamaño en una imagen satelital por medio del programa GIS. En los capones de pequeño tamaño (<1 ha) y distancias menores, fueron medidos directamente en el terreno con cinta métrica. El área ocupada por la vegetación no selvática que rodea a los capones y las lagunas presentes dentro del capón no fueron incluidas en el cálculo de superficie. Con los datos obtenidos, se marcó en una imagen satelital la ubicación y perímetros de los capones (Figura 2.2).

Muestreos de aves

Se registró la riqueza de especies de aves de cada uno de los 18 capones durante las épocas reproductivas y no reproductivas desde julio de 2007 hasta febrero de 2009. Los registros se realizaron por medio de observaciones con binoculares, detección de especies por sus vocalizaciones y capturas con redes de niebla. Con los datos obtenidos, se efectuaron curvas de acumulación de especies (Abbott 1983) y se muestreó hasta que la curva alcanzó la asíntota. Posteriormente, se realizaron muestreos adicionales de 1-3 días (dependiendo del tamaño del capón), para tener la seguridad de que las especies raras o escasas habían sido también detectadas.

Los muestreos en todos los capones fueron realizados por la tesista que es lo que se aconseja (Abbott 1983). Sólo se consideraron en los análisis las especies diurnas. Se excluyeron, por lo tanto, las especies nocturnas observadas (Strigidae, Nyctibiidae y Caprimulgidae), ya que no se efectuaron muestreos durante la noche.

El orden y nomenclatura siguen a Remsen *et al.* (2012), y los nombres comunes a Navas *et al.* (1991).

Relación especies/área

Con los resultados de los censos llevados a cabo en los 18 capones seleccionados se confeccionó un listado de las especies presentes. De esta lista se seleccionaron las “especies propias de selva” según bibliografía e información personal del Dr. Manuel Nore. Posteriormente se vio la distribución (es decir presencias y ausencias) de estas especies en los 18 capones y se efectuó una regresión simple de la relación especies/área a doble escala logarítmica. A su vez, del total de especies registradas se estableció otro subgrupo: “especies de bosque” y se determinó la relación especie-área de la misma manera.

Comparaciones de valores de z entre subgrupos

Para comparar los valores de z de los dos subgrupos de especies se utilizó un test t para diferencias entre pendientes de regresión (Magurran 1988). Para esto, se utilizó la ecuación: $b_1 - b_2 / \sqrt{(EEb_1)^2 + (EEb_2)^2}$, en donde $b_1 - b_2$ es la diferencia entre pendientes; b_1 es la pendiente de la recta de regresión del subgrupo especies de selva; b_2 es la pendiente de la recta de regresión del subgrupo especies de bosque; dividido por la raíz cuadrada del error estándar común (el cual corresponde a la suma de los errores estándares individuales elevados al cuadrado), EEb_1 es el error estándar de b_1 ; EEb_2 es el error estándar de b_2 . Los grados de

libertad son 32, dado que son 36 observaciones (18 capones+18 capones) y se calcularán cuatro parámetros (los cuatro parámetros estimados corresponden a las pendientes y los errores estándar de cada conjunto de datos).

Efecto distancia

Para cada capón se calculó la distancia al capón de mayor tamaño del sistema y la distancia al capón más cercano de mayor tamaño. Además, para observar gráficamente las distancias analizadas, se realizó un gráfico de frecuencia de distancias agrupadas cada 100 m (Figura 2.7). Los datos fueron analizados por medio de regresiones simples en escala logarítmica y semi-logarítmica (Williams 1947). También se realizaron regresiones simples con el número de especies de selva y el logaritmo de las distancias D1 superiores a 2 km, es decir únicamente de los capones 4, 5, 7, 8, 9, 10, 17 y 18. Para los análisis se tuvieron en cuenta, por un lado, las especies típicas de selva y, por otro, las de bosque.

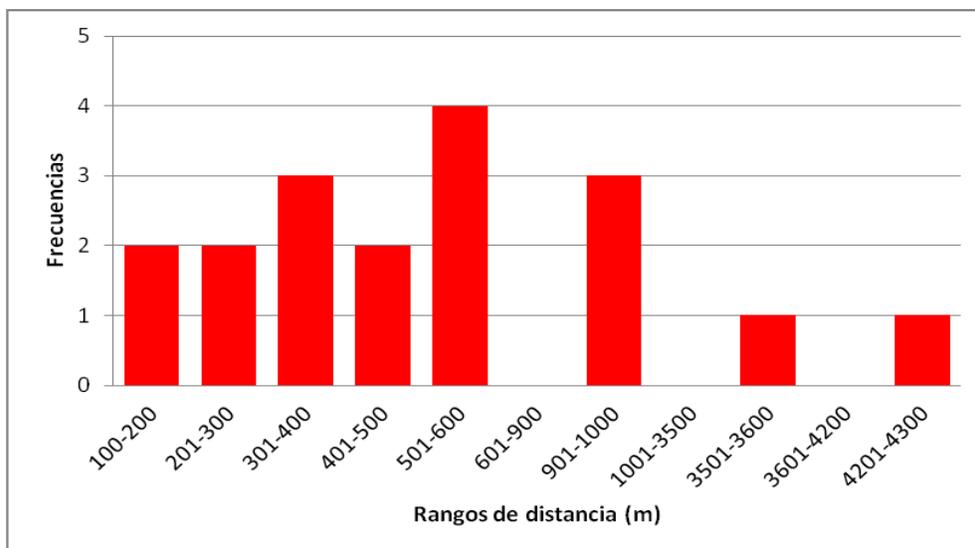


Figura 2.7. Frecuencia de distancias al capón de mayor tamaño del sistema agrupadas cada 100 m.

Regresión múltiple paso a paso (“stepwise”)

Además de los análisis antes mencionados también se realizaron regresiones múltiples stepwise de las especies de selva en función del logaritmo del área del capón y de las distancias D1 (distancia al capón de mayor tamaño del sistema) y D2 (distancia al capón más cercano de mayor tamaño), con el fin de conocer cuánto aportan las diferentes variables al número de especies. Para efectuar estas regresiones se agregaron las variables explicativas de a una y se evaluaron cuánto aumentó la fracción explicada. La técnica consiste en incorporar (o sacar) las variables predictoras de a una e ir evaluando la mejoría (o no) del modelo. Para comparar los diferentes modelos y evaluar si son significativamente diferentes se utilizó un ANOVA, dado que son modelos anidados. El ANOVA compara los residuos, cuando el resultado es que no fueron significativamente diferentes, se conservó el modelo más simple por el principio de parsimonia (McCullagh 1980).

Recambio de especies (“turnover”)

Para determinar si se producía recambio de especies en el sistema se estudió la avifauna de cuatro capones en dos períodos reproductivos diferentes: noviembre de 2007 a febrero de 2008 y noviembre de 2008 a febrero de 2009.

La tasa absoluta de recambio de especies fue calculada con la fórmula de Williamson (1978): $T_{abs} = (I+E)/2$. Donde T_{abs} es la tasa absoluta de recambio; I es el N° de inmigraciones y E el N° de extinciones. Esta tasa absoluta de recambio de especies, no está influenciada por la riqueza de especies de cada isla (Williamson 1978, Schoener 1988).

Adicionalmente se calculó la tasa relativa de recambio de especies, la cual permite obtener un porcentaje del recambio de especies y da una idea de la proporción de especies de un fragmento que está siendo reemplazada. Para calcular esta tasa se utilizó la fórmula de

Jones y Diamond (1976), la cual se expresa a través de la siguiente ecuación: $T = 100 \times (I+E)/\Delta t (S1+S2)$, donde $S1$ es el número de especies del primer muestreo, $S2$ el número de especies del segundo muestreo, Δt es el número de años transcurridos entre el primer y segundo muestreo, I es el número de inmigraciones y E el de extinciones.

RESULTADOS

Riqueza de especies

Fueron registradas un total de 120 especies en los capones, pertenecientes a 31 familias. La familia más numerosa fue Tyrannidae (26 especies), seguida de Picidae (8 especies), y Columbidae e Icteridae (7 especies) (Apéndice 1). De éstas 120 especies, 22 fueron especies de selva (pertenecientes a 14 familias) (Tabla 2.1) y 44 de bosque (pertenecientes a 18 familias) (Tabla 2.2).

Tabla 2.1. Lista de las especies de selva presentes en los capones estudiados.

Nombre científico	Nombre común	Familia
<i>Leptotila rufaxilla</i>	Yerutí Colorada	Columbidae
<i>Patagioenas cayennensis</i>	Paloma Colorada	Columbidae
<i>Aratinga leucophthalma</i>	Calancate Ala Roja	Psittacidae
<i>Pionus maximiliani</i>	Loro Maitaca	Psittacidae
<i>Piaya cayana</i>	Tingazú	Cuculidae
<i>Trogon surrucura</i>	Surucúa Común	Trogonidae
<i>Ramphastos toco</i>	Tucán Grande	Ramphastidae
<i>Celeus lugubris</i>	Carpintero Cabeza Pajiza	Picidae
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	Ticotico Común	Furnaridae
<i>Cnemotriccus fuscatus</i>	Mosqueta Ceja Blanca	Tyrannidae
<i>Knipolegus cyanirostris</i>	Viudita Pico Celeste	Tyrannidae
<i>Lathrotriccus euleri</i>	Mosqueta Parda	Tyrannidae
<i>Pachyramphus viridis</i>	Anambé Verdoso	Tityridae
<i>Pachyramphus validus</i>	Anambé Grande	Tityridae
<i>Cyanocorax cyanomelas</i>	Urraca Morada	Corvidae
<i>Conirostrum speciosum</i>	Saí Común	Thaupidae
<i>Thlypopsis sordida</i>	Tangará Gris	Thaupidae
<i>Arremon flavirostris</i>	Cerquero de Collar	Emberizidae
<i>Cyanoloxia glaucochaerulea</i>	Reinamora Chica	Cardinalidae
<i>Saltator similis</i>	Pepitero Verdoso	Cardinalidae
<i>Basileuterus culicivorus</i>	Arañero Coronado Chico	Parulidae
<i>Basileuterus leucoblepharus</i>	Arañero Silbón	Parulidae

Tabla 2.2. Lista de las especies de bosque presentes en los capones estudiados.

Nombre científico	Nombre común	Familia
<i>Leptotila verreauxi</i>	Yerutí Común	Columbidae
<i>Tapera naevia</i>	Crespín	Cuculidae
<i>Leucochloris albicollis</i>	Picaflor Garganta Blanca	Trochilidae
<i>Campephilus leucopogon</i>	Carpintero Lomo Blanco	Picidae
<i>Piculus chrysochloros</i>	Carpintero Dorado Común	Picidae
<i>Picumnus cirratus</i>	Carpinterito Común	Picidae
<i>Veniliornis passerinus</i>	Carpintero Oliva Chico	Picidae
<i>Campylorhamphus trochilirostris</i>	Picapalo Colorado	Furnariidae
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	Chincheró Chico	Furnariidae
<i>Synallaxis frontalis</i>	Pijuí Frente Gris	Furnariidae
<i>Taraba major</i>	Chororó	Thamnophilidae
<i>Thamnophilus caerulescens</i>	Choca Común	Thamnophilidae
<i>Camptostoma obsoletum</i>	Piojito Silbón	Tyrannidae
<i>Casiornis rufa</i>	Burlisto Castaño	Tyrannidae
<i>Elaenia parvirostris</i>	Fiofío Pico Corto	Tyrannidae
<i>Empidonomus aurantioatrocristatus</i>	Tuquito Gris	Tyrannidae
<i>Empidonomus varius</i>	Tuquito Rayado	Tyrannidae
<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	Mosqueta Ojo Dorado	Tyrannidae
<i>Megarynchus pitangua</i>	Pitanguá	Tyrannidae
<i>Myiarchus ferrox</i>	Burlisto Pico Negro	Tyrannidae
<i>Myiarchus swainsoni</i>	Burlisto Pico Canela	Tyrannidae
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	Burlisto Cola Castaña	Tyrannidae
<i>Myiodynastes maculatus</i>	Benteveo Rayado	Tyrannidae
<i>Myiophobus fasciatus</i>	Mosqueta Estriada	Tyrannidae
<i>Serpophaga subcristata</i>	Piojito Común	Tyrannidae
<i>Sublegatus modestus</i>	Suirirí Pico Corto	Tyrannidae
<i>Suiriri suiriri</i>	Suirirí Común	Tyrannidae
<i>Pachyrhamphus polychopterus</i>	Anambé Común	Tityridae
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Juan Chiviro	Vireonidae
<i>Vireo olivaceus</i>	Chiví Común	Vireonidae
<i>Cyanocorax chrysops</i>	Urraca Común	Corvidae
<i>Polioptila dumicola</i>	Tacuarita Azul	Poliptilidae
<i>Turdus rufiventris</i>	Zorzal Colorado	Turdidae
<i>Tachyphonus rufus</i>	Frutero Negro	Thaupidae
<i>Thraupis sayaca</i>	Celestino Común	Thaupidae
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	Brasita de Fuego	Emberizidae
<i>Poospiza melanoleuca</i>	Monterita Cabeza Negra	Emberizidae
<i>Cyanocompsa brissonii</i>	Reinamora Grande	Cardinalidae
<i>Saltator aurantirostris</i>	Pepitero de Collar	Cardinalidae
<i>Parula pitiayumi</i>	Pitiayumí	Parulidae
<i>Cacicus chrysopterus</i>	Boyero Ala Amarilla	Icteridae
<i>Cacicus solitarius</i>	Boyero Negro	Icteridae
<i>Icterus cayanensis</i>	Boyerito	Icteridae
<i>Euphonia chlorotica</i>	Tangará Común	Fringillidae

Tabla 2.3. Medidas de área, distancias y riqueza de especies y de los 18 capones estudiados.

Capones	Variables Dependientes		Variables Independientes		
	N° de especies de selva	N° de especies de bosque	Área (ha)	D1 (km)	D2 (km)
1	22	32	480	0,17	0,17
2	20	31	280	0,18	0,15
3	19	33	57	0,53	0,15
4	14	28	22	2,02	0,35
5	13	26	8,5	2,26	0,15
6	8	23	4,4	0,45	0,47
7	10	25	4,2	3,56	0,77
8	13	26	3,1	3,08	0,15
9	9	23	2	4,03	0,68
10	8	21	1,8	3,29	0,40
11	6	18	0,9	0,99	0,74
12	10	23	0,8	0,57	0,15
13	5	17	0,6	0,57	0,25
14	3	15	0,5	0,59	0,17
15	5	22	0,4	0,99	0,36
16	5	20	0,4	0,96	0,29
17	6	15	0,3	4,24	0,21
18	2	10	0,2	3,57	0,28

D1: Distancia al capón de mayor tamaño del sistema; D2: Distancia al capón más cercano de mayor tamaño.

Relación especies/área de las aves propias de selva

El capón con mayor número de especies exclusivas de selva (22) fue el N° 1, que a su vez fue el de mayor tamaño (480 ha), mientras que el capón N°18 (0,2 ha), que es el de menor tamaño, fue el que tuvo menor número de especies de selva (2) y de bosque (10) (Tabla 2.3).

El número de especies de cada capón se relacionó significativamente con su área (r^2 : 0,76; $p < 0,05$). El valor de z encontrado fue de 0,24. En la recta de regresión se observan dos “outliers” que corresponden a los capones N° 18 (2 especies) y 14 (3 especies) (Figura 2.8).

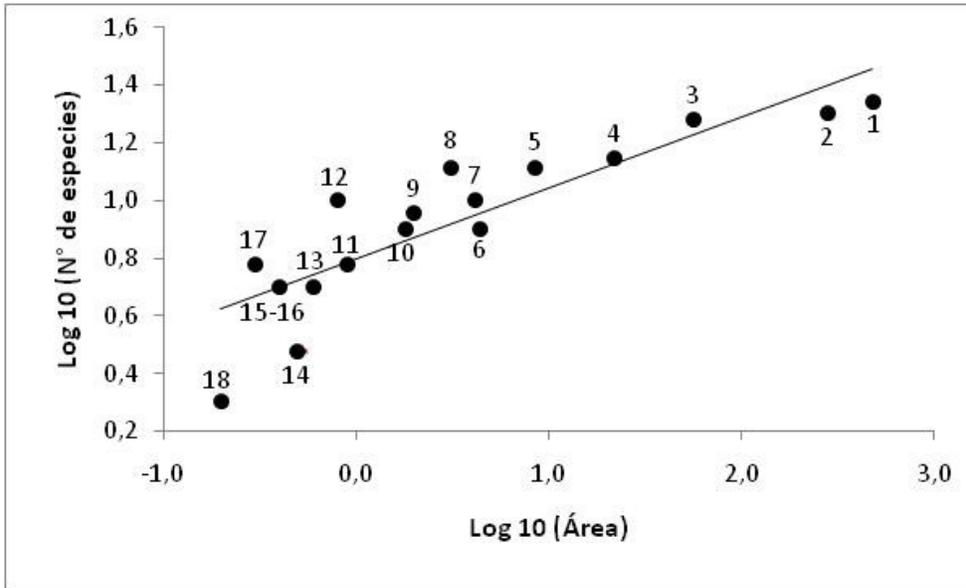


Figura 2.8. Relación especie-área a doble escala logarítmica de las especies de selva.

Relación especie-área de las especies de bosque

El número de especies de bosque de los capones se relacionó significativamente con el área (r^2 : 0,68; $p < 0,05$) y el valor de z encontrado fue 0,11. En la recta de regresión se observa un “outlier” que corresponde al capón N°18, con 10 especies de bosque (Figura 2.9).

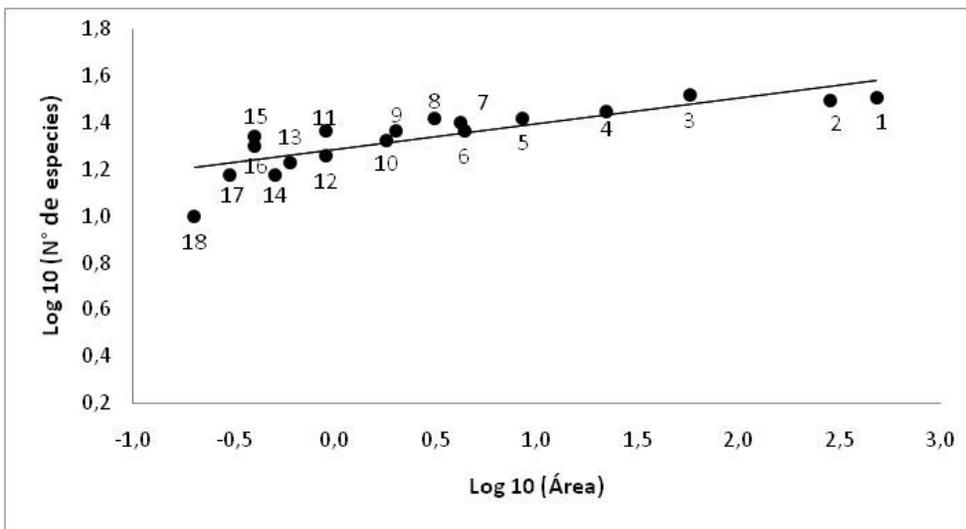


Figura 2.9. Relación especies/área de las especies de bosque.

Comparaciones de valores de z entre subgrupos

Las pendientes de regresión z_1 y z_2 son significativamente diferentes, con un nivel de confianza del 99% ($\alpha=0,01$), siendo la de las especies de selva mayor que las de bosque (Tabla 2.4).

Tabla 2.4. Pendientes de la relación especies/área (z) en en dos subgrupos de aves en capones de Corrientes, Argentina.

Parámetros	Especies de selva	Especies de bosque
$z(b)$	0,24	0,11
b_1-b_2		0,131
E.E.	0,03	0,02
$(E.E.)^2$	0,0009	0,0004
$(EEb_1)^2+(EEb_2)^2$		0,0013
Sd		0,036
T		3,63
$p(t)$	0,000969**** (altamente significativo: $p<0,001$)	

$z(b)$ =pendientes de b_1 y b_2 ; E.E.=error estándar; $(E.E.)^2$ =error estándar elevado al cuadrado; $(EEb_1)^2+(EEb_2)^2$ =suma del EE elevado al cuadrado; $sd=(\sqrt{(EEb_1)^2+(EEb_2)^2})$; t =valores del test t para diferencia de pendientes; $p(t)$ =probabilidad asociada al test t .

Efecto distancia de las especies de selva

Los resultados no muestran una relación significativa entre el número de especies y las variables de distancia: distancia al capón de mayor tamaño del sistema (r^2 : 0,08; $p>0,05$) y distancia al capón más cercano de mayor tamaño (r^2 : 0,09; $p>0,05$). Si bien en ambos casos la pendiente de la recta fue negativa (Figuras 2.10 y 2.11) como era de esperar, es decir el número de especies disminuyó con el incremento del aislamiento, la relación no fue significativa. Además, las regresiones a escala logarítmica y semi-logarítmicas con ambas distancias, tampoco dieron resultados significativos. El número de especies de selva de los

capones 4, 5, 7, 8, 9, 10, 17 y 18 se relacionó significativamente con el logaritmo de la distancia al capón de mayor tamaño del sistema ($r^2: 0,5; p<0,05$) y la pendiente de la recta fue negativa.

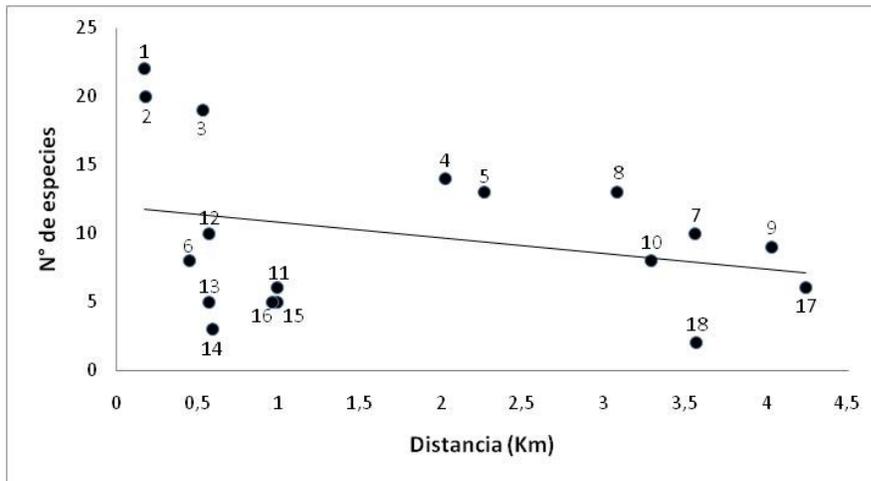


Figura 2.10. Relación especies/distancia al capón de mayor tamaño del sistema, de las especies de selva.

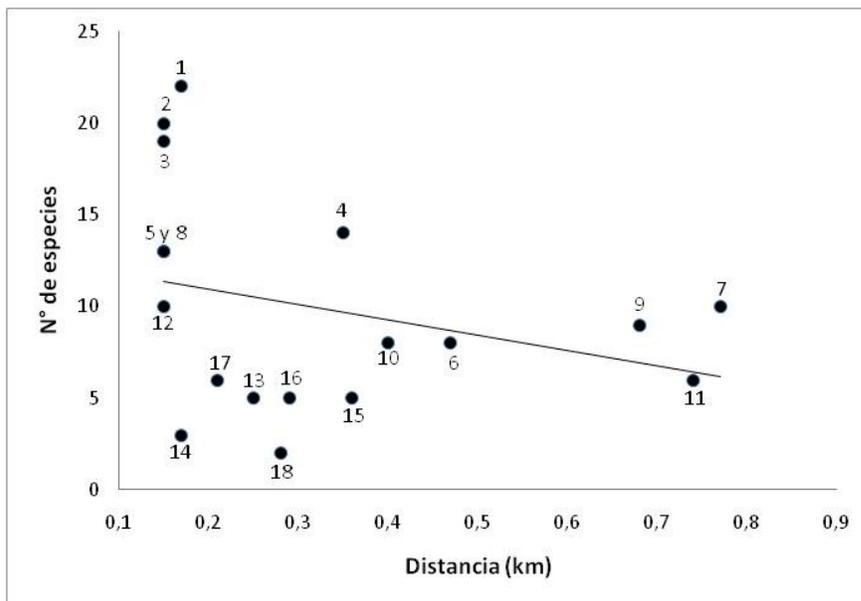


Figura 2.11. Relación especies/distancia al capón más cercano de mayor tamaño, de las especies de selva.

Efecto distancia de las especies de bosque

Los resultados tampoco muestran una relación significativa entre el número de especies y las variables de distancia: distancia al capón de mayor tamaño del sistema (r^2 : 0,11; $p > 0,05$) y distancia al capón más cercano de mayor tamaño (r^2 : 0,02; $p > 0,05$). En ambos casos la pendiente de la recta también fue negativa, es decir el número de especies disminuyó con el incremento del aislamiento, pero la relación no fue significativa. Además, las regresiones a escala logarítmica y semi-logarítmicas con ambas distancias, tampoco dieron resultados significativos.

Regresión múltiple paso a paso (stepwise) de las especies de selva

Los resultados del análisis de la regresión múltiple paso a paso (Tabla 2.5) muestran que, con tres variables independientes usadas en la ecuación, la predicción de especies fue buena. El mejor ajuste ($R^2=0,9363$; $n=18$; $p < 0,06$) fue obtenido con el modelo que considera el logaritmo del área más el logaritmo de D2 (distancia al capón más cercano de mayor tamaño), aunque el logaritmo de D2 aporta sólo marginalmente a la predicción de especies. Lo interesante del modelo es que la relación con la distancia tiene el signo esperable (negativo): a mayor distancia, menor riqueza. El logaritmo del área es el mejor predictor de la riqueza de especies de selva, contribuyendo 0,9191 a R^2 , y esta fue la única variable seleccionada por el modelo. La variable logaritmo de D1 (distancia al capón de mayor tamaño del sistema) no fue útil en la predicción del número de especies.

Tabla 2.5. Resultados de la regresión múltiple paso a paso (stepwise).

Modelos	Riqueza de especies de selva~logaritmo (área)	Riqueza de especies de selva~logaritmo (área) + log (D1)	Riqueza de especies de selva~logaritmo (área) + log (D2)
R ²	0,9191	0,9237	0,9363
p-valor	p<0,001 ***	0,3 *	0,06**

D1: Distancia al capón de mayor tamaño del sistema; D2: Distancia al capón más cercano de mayor tamaño. ***altamente significativo; **marginamente significativo; *no significativo.

Recambio de especies (turnover)

Se produjeron extinciones y colonizaciones en los cuatro capones estudiados y en tres de ellos (capones N° 2, 3 y 8), el número de especies se mantuvo constante. Las especies que colonizaron y/o se extinguieron fueron las siguientes: 1- *Pionus maximiliani*, 2- *Pachyramphus validus*, 3- *Cyanoloxia glaucocaerulea*, 4- *Trogon surrucura*, 5- *Piaya cayana*, 6- *Empidonax euleri*, 7- *Thlypopsis sordida*, 8- *Cnemotriccus fuscatus*, 9- *Conirostrum speciosum*, 10- *Pachyramphus viridis*, 11- *Saltator similis*, 12- *Knipolegus cyanirostris*, 13- *Ramphastos toco*, 14- *Aratinga leucophthalma* (Tabla 2.6).

Tabla 2.6. Especies que colonizaron y se extinguieron en los capones

Especies	Extinciones	Colonizaciones
1- <i>Pionus maximiliani</i>	X	X
2- <i>Pachyramphus validus</i>	X	X
3- <i>Cyanoloxia glaucocerulea</i>	X	X
4- <i>Trogon surrucura</i>		X
5- <i>Piaya cayana</i>	X	X
6- <i>Empidonax euleri</i>	X	X
7- <i>Thlypopsis sordida</i>		X
8- <i>Cnemotriccus fuscatus</i>		X
9- <i>Conirostrum speciosum</i>	X	
10- <i>Pachyramphus viridis</i>	X	
11- <i>Saltator similis</i>	X	
12- <i>Knipolegus cyanirostris</i>	X	
13- <i>Ramphastos toco</i>		X
14- <i>Aratinga leucophthalma</i>		X

Las Tasas Absolutas de Recambio de especies tuvieron valores de 2 (1 extinción y 3 colonizaciones) en el capón N° 1; 3 (3 extinciones y 3 colonizaciones) en los capones N° 2 y 3; y 4 (4 extinciones y 4 colonizaciones) en el capón N° 4. Las Tasas Relativas de Recambio tuvieron valores desde 10% a 44,4% (Tabla 2.7).

En cuanto a la proporción de recambio, en los capones N° 2 y 3, tres de 22 especies experimentaron recambio (13,6%), y en el capón N° 8, cuatro de 22 especies (18,2%).

Tabla 2.7. Extinciones, colonizaciones y tasas de recambio de especies en los capones.

Capones	Tamaño (ha)	Extinciones	Colonizaciones	TAR	TRR
1	480	1	2, 3, 4	2	10
2	280	2, 5, 6	3, 7, 8	3	17,6
3	57	3, 9, 10	1, 2, 6	3	18,8
8	3,1	9, 10, 11, 12	5, 8, 13, 14	4	44,4

TAR: Tasa Absoluta de Recambio; TRR: Tasa Relativa de Recambio

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Relación especies/área

Como era de esperar, los capones más pequeños tuvieron menos especies que los más grandes y hubo un progresivo aumento de especies a medida que aumentaba el tamaño de los capones.

El valor de z obtenido (0,24) para las especies de selva se encuentra en la base del rango de 0,24-0,40 generalmente encontrado en archipiélagos marinos y fragmentos de bosques en otras regiones del mundo (MacArthur y Wilson 1967, Rosenzweig 1995) y no difiere significativamente del valor canónico de Preston (0,26). La relación especies/área obtenida cumple entonces con el primer requisito de la teoría del equilibrio, es decir tener una relación especies/área significativa (Brown y Dinsmore 1988). Una relación especies/área significativa, aunque menor valor de z ($r = 0,92$; $z = 0,17$), fue obtenida también por Anjos y Boçon (1999) en capones similares a los del presente estudio en el sur de Brasil.

Por otro lado, el valor de z obtenido (0,11) para las especies de bosque se encuentra por debajo del rango encontrado en archipiélagos marinos y hábitat fragmentados y está dentro de los valores encontrados en ambientes continuos. Según Connor y McCoy (1979), un bajo valor de z indica una alta tasa de inmigración, una baja tasa de extinción, o la combinación de ambas. En este caso, sería una consecuencia de la poca distancia que existe entre los capones y de la gran capacidad de dispersión que tienen las aves de bosque.

Ibañez y García (2002) mencionan que cuanto mayor es el valor de z más disminuye el número de especies al reducirse el área. Esto coincide con lo observado en este estudio, la recta de la relación especie/área de las aves de selva, que tiene un z más alto, pierde mucho más especies cuando disminuye el área que la de aves de bosque.

Los “outliers” más alejados que se observan en la recta de regresión especies/área (Figura 2.8) puntos 14 y 18 corresponden a los capones con menor número de especies (tres y dos especies, respectivamente). Brown (1971, 1978) menciona la misma situación para mamíferos de cumbres de montañas de Norte América, donde las dos “islas” más pequeñas con una y dos especies respectivamente, generan los dos “outliers” en el gráfico de la relación especies/área.

Efecto distancia

La riqueza de especies de los capones no se relacionó significativamente con las variables de distancia: distancia al capón de mayor tamaño del sistema y distancia al capón más cercano de mayor tamaño. La pendiente de la recta en ambos casos fue negativa (Figuras 2.10 y 2.11) es decir el número de especies disminuyó con el incremento del aislamiento, aunque la relación no fue significativa, lo que indica que no puede probarse la existencia de relación alguna. Esta falta de relación con las medidas de aislamiento puede deberse a que los capones estudiados del Parque Nacional Mburucuyá no se encuentran demasiado distantes entre sí y al capón de mayor tamaño del sistema (rango de distancias existentes entre los capones: 0,15-4,24 km). Este bajo grado de aislamiento entre los capones y los campos intervinientes no constituyó una barrera para algunas de las aves de selva estudiadas. Al menos cuatro especies: *Ramphastos toco*, *Aratinga leucophthalma*, *Celeus lugubris* y *Cyanocorax cyanomelas* fueron observadas cruzando los campos y llegando a los capones. Sin embargo al analizar la relación entre el número de especies de selva y las distancias mayores a 2 km hasta el capón de mayor tamaño del sistema sí se encontró una relación negativa y significativa.

Anjos y Boçon (1999), en capones similares en el sur de Brasil, encontraron que aquellos que estaban más cercanos al de mayor tamaño, fueron más similares a dicho capón que aquellos de igual tamaño más aislados, pero no analizaron la relación especies/distancia.

Watling y Donnely (2006) encontraron que de 81 estudios en que se analizó la relación especies/distancia, sólo en 27 (33%) hubo una relación significativa y negativa. En los 54 casos que no se encontraron relaciones significativas entre especies/distancia, los rangos de área fueron siempre mayores que los rangos de distancia, al igual que lo que sucede en el presente estudio. Para evaluar esto Watling y Donnely (2006) utilizaron pruebas *t* o análisis de la varianza (ANOVA) para cuantificar variación en el poder explicativo del área y el aislamiento en la riqueza de especies.

Varios autores (Williamson 1988, Andrén 1994 a, Rosenzweig 1995, Lomolino 1996) mencionan que esta relación es difícil de demostrar en la naturaleza debido a que su influencia está generalmente encubierta por otras variables, especialmente el área. El único caso en que se encontró esta relación significativa en Argentina fue con la avifauna de las cumbres de las Sierras Pampeanas, en las que Nores (1995) encontró una relación significativa y negativa entre el número de especies y la distancia a los Andes, independiente del área.

Al realizar el análisis de regresión múltiple stepwise (la cual considera lo que aportó cada variable), se observó que la única variable que resultó significativa fue el área y que la variable distancia al capón de mayor tamaño del sistema agrega tan poca información; que sus coeficientes no son significativos.

Finalmente, puede decirse que la distancia al capón más cercano de mayor tamaño aporta sólo marginalmente a la predicción de especies, por lo que el coeficiente de determinación aumenta sólo un poco. El ANOVA muestra lo mismo: el aporte es sólo marginalmente significativo.

Turnover

En todos los capones analizados se produjo turnover, es decir que se cumple otro de los requisitos de la teoría de MacArthur y Wilson (1963, 1967). En este estudio el capón de menor tamaño donde se estudió este aspecto (3,1 ha) fue en el que más extinciones y colonizaciones se detectaron y el que presentó una mayor tasa absoluta y relativa de recambio (TAR: 4; TRR: 44,4). Los capones fueron muestreados por un período relativamente corto de tiempo entre los dos períodos reproductivos, porque fueron dos años consecutivos.

La avifauna de los capones del Parque Nacional Mburucuyá no se ajusta completamente al modelo de Biogeografía Insular, dado que no se cumplen los tres requisitos. La relación especies/área es significativa; se produce “turnover”, pero la relación entre el número de especies y las distancias D1 (distancia al capón de mayor tamaño del sistema) y D2 (distancia al capón más cercano de mayor tamaño) no es significativa.

CAPÍTULO III. REQUERIMIENTO MÍNIMO DE ÁREA

INTRODUCCIÓN

Tanto en islas oceánicas como en ambientes continentales aislados, el área es la variable que más contribuye a la riqueza de especies (MacArthur y Wilson 1963, 1967, Whitcomb *et al.* 1981, Robbins *et al.* 1989, Askins *et al.* 1987, Faaborg *et al.* 1995, Nores 1995, Settele *et al.* 1996, Watson *et al.* 2004, Martínez-Morales 2005). El número de especies también está influenciado por las distancias al origen y a otras islas (MacArthur y Wilson 1963, 1967, Fahrig 2002, Lee *et al.* 2002, Watson *et al.* 2005).

El área y la distancia son variables importantes, pero no son las únicas que explican por qué una especie está presente o ausente en una isla determinada. Son también fundamentales las preferencias ecológicas de las especies y sus capacidades de dispersión, de allí que la determinación del requerimiento de área de las especies resulta muy importante (Abbott 1983).

Sobre la base, de que el requerimiento de área refleje la cantidad de hábitat necesario para soportar poblaciones viables, Diamond (1975, 1978) propuso la llamada función de incidencia. Bajo esta definición, la clase de tamaño en la que se alcanza el 100% de ocurrencia, correspondería al requerimiento mínimo de área. Este criterio ha sido utilizado por Robbins (1979) y Hayden *et al.* (1985) para estimar los requerimientos mínimos de área de las aves en Maryland y Missouri, respectivamente. No obstante, un problema con esta función de incidencia es que algunas especies sensibles al área no alcanzan el 100% de ocurrencia en ciertas clases de tamaño (Hayden *et al.* 1985, Robbins *et al.* 1989). En tales casos, una isla de área dada podría no contener especies. Por esta razón, Robbins *et al.* (1989) propusieron que se emplee el 50% de la incidencia mínima como estimación del requerimiento de área, lo cual

significa que la especie tiene que estar presente al menos en la mitad de las islas de una clase de tamaño.

Otro de los problemas de determinar el requerimiento mínimo de área en función de la incidencia, es cuando se detecta un sólo individuo en una isla, ya que en muchos casos la presencia de un individuo puede no implicar la existencia de una población viable y salvo en las especies muy raras, tiene que haber dos o más individuos adultos en la época de reproducción (Wenny *et al.* 1993). Es decir, la función de incidencia predice un hábitat adecuado siempre que se registre al menos dos individuos de las especies comunes o frecuentes, para que no se considere que jóvenes o individuos aislados se están reproduciendo.

Aquellas especies propensas a extinguirse o volverse raras en islas pequeñas, son comúnmente llamadas especies sensibles al área (Robbins 1979, Whitcomb *et al.* 1981, Fraser y Stutchbury 2004). Varios autores (Whitcomb *et al.* 1981, Blake y Karr 1984, Askins *et al.* 1987, Robbins *et al.* 1989, Wenny *et al.* 1993, Castelletta *et al.* 2000, Crooks *et al.* 2001, Beier *et al.* 2002, Brown y Sullivan 2005, Lampila *et al.* 2005) han encontrado que la mayoría de las especies que fueron afectadas significativamente por fragmentación del bosque, reúnen las siguientes características: son migratorias de larga distancias, presentan tamaño corporal grande, son habitantes del sotobosque, y nidifican en nidos abiertos ubicados en el suelo o cerca del suelo, más que en cavidades. Contrariamente, Dardanelli *et al.* (2006) encontraron que en fragmentos de bosque en Córdoba (Argentina) el grupo más sensible a la fragmentación fue el de las especies residentes, seguido por el de especies que nidifican en nidos cerrados y las menos sensibles el de las especies migratorias, seguido por el de especies que nidifican en el suelo.

En este capítulo se determinó el requerimiento de área de las especies de selva de los capones y se evaluó la relación entre dichos requerimientos y algunas características ecológicas de las especies.

MÉTODOS

Requerimiento mínimo de área

Para establecer el requerimiento mínimo de cada especie se tuvieron en cuenta los registros realizados en los 18 capones y se siguió el criterio de Robbins *et al.* (1989), o sea si la especie estuvo presente al menos en el 50% de los capones de un rango de tamaño determinado. Luego, se hicieron categorías en base a los requerimientos de áreas de las especies.

Características ecológicas de las especies

Para analizar la relación entre el requerimiento de área y las características ecológicas de las especies, cada especie fue clasificada en clases de acuerdo a la dieta, tamaño, uso de hábitat y tipo de nido. Las características ecológicas fueron clasificadas en base a la experiencia y observaciones personales de Manuel Nores y datos bibliográficos (Olrog 1984, Fraga y Narosky 1985, Narosky y Salvador 1998, Rougés y Blake 2001, Chatellenaz 2004, Nores *et al.* 2005, Auer *et al.* 2007, Chatellenaz 2008). Las clases de tipos de nido fueron las siguientes: *abiertos* (en árboles, arbustos, o en el suelo) y *cerrados* (en cavidades de árboles, de espinas o de paja). Las clases de dietas fueron las siguientes: *granívoras* (especies cuya dieta se basa principalmente en granos, frutas y semillas y generalmente incluyen algunos insectos y otros artrópodos); *insectívoras* (especies cuya dieta incluye mayormente insectos y otros artrópodos; también pueden incluir pequeños vertebrados) y *omnívoras* (especies que se

alimentan de proporciones similares de semillas e insectos). Las clases de tamaño corporal (medidas tomadas desde la punta del pico a la punta de la cola, en posición natural, posada) fueron: *chicas* (hasta 20 cm); *medianas* (21 a 30 cm) y *grandes* (más de 30 cm). Uso de hábitat: *estrato alto y borde del bosque; sotobosque y suelo y ambos estratos*.

Ninguna especie fue migratoria de larga distancia, sólo se registraron dos especies (*Pachyramphus validus* y *Cyanoloxia glaucocerulea*) que nidifican en Argentina en primavera verano y en otoño migran hacia el norte.

Análisis del requerimiento mínimo de área en función de las características ecológicas de las especies

Para determinar si existía relación entre el requerimiento mínimo de área y las características ecológicas de las especies, se analizaron los datos categorizados. Se clasificaron las especies dentro de dos categorías de requerimiento mínimo de área: 1 (menor o igual a 5 ha) y 2 (mayor de 5 ha). Se crearon sólo dos categorías porque agregando otras categorías en esos rangos no hubo cambios importantes en el número de especies. Para analizar la asociación entre el requerimiento mínimo de área y cada una de las características ecológicas de las especies se realizaron pruebas de Chi-cuadrado de Pearson, utilizando un nivel de significancia de $\alpha=0,05$.

Para realizar el análisis del requerimiento mínimo de área en función de las características ecológicas de las especies, las 22 especies debieron repartirse en matrices de 4 celdas para tipo de nido, o 6 celdas para dieta, tamaño, uso de hábitat. Esto dificultó detectar diferencias significativas porque quedaron valores cero o muy bajos. Por esta razón también se hicieron análisis del requerimiento mínimo de área en función de las características ecológicas de las especies, agrupando algunas categorías, para evitar que en la matriz hubiese ausencias, o números demasiado bajos, que dificulten los análisis estadísticos, y de esta manera

garantizar la validez del test. Es decir, se mantuvo la categoría que estaba mejor representada (o sea que tenía mayor número de especies) y se unieron las otras dos. Por ejemplo en el caso de la variable dieta, se unieron las categorías *granívoros* con *omnívoros* y se comparó versus *insectívoros*. En este caso, podrían haberse realizado análisis combinando otras categorías, pero no se detectó asociación significativa para otras agrupaciones y por eso sólo se presentó *insectívoros* versus *otros*. También se unificaron categorías para la variable tamaño, se unieron las categorías *medianas* y *grandes* y se comparó con las *chicas*, porque las categorías *mediano* y *grande* no estaban suficientemente representadas.

RESULTADOS

Requerimiento mínimo de área

El número diferencial (es decir especies diferentes que se suman al número de especies al aumentar el área) y acumulado de especies de aves de selva en relación a requerimiento de área en los capones se muestran en la Tabla 3.1. La mayor parte de las especies fueron sensibles al área de los capones. Doce (54,55%) de las especies analizadas requieren un área mayor a 5 ha y diez especies (45,45%) pueden sobrevivir en menos de 5 ha (Tabla 3.2).

Tabla 3.1. Número diferencial y acumulado de especies de aves de selva en relación a requerimiento de área en capones del Parque Nacional Mburucuyá, Corrientes, Argentina.

Área	Número diferencial de especies	Número acumulado de especies
Hasta 480	1	22
Hasta 280	2	21
Hasta 57	4	19
Hasta 22	3	15
Hasta 8,5	2	12
Hasta 4,4	1	10
Hasta 4,2	0	9
Hasta 3,1	3	9
Hasta 2	0	6
Hasta 1,8	2	6
Hasta 0,9	4	4

Características ecológicas de las especies

Las características ecológicas y el requerimiento mínimo de área de cada una de las 22 especies de selva consideradas en el análisis se muestran en la Tabla 3.2. En lo que se refiere a tipo de nido, el 64% de las especies construyen nidos abiertos y el 36% nidos cerrados. En cuanto a dieta, el 36% de las especies son insectívoras; el 32% son granívoras; y el 32% restante, omnívoras. Respecto al tamaño corporal, el 59% son de tamaño chico, el 23% de tamaño mediano y el 18% de tamaño grande. Respecto al uso de hábitat, el 50% de las especies utilizaron copas y bordes de árboles, el 18% el sotobosque y/o suelo y el 32% ambos hábitats.

Tabla 3.2. Características ecológicas y requerimiento mínimo de área de las 22 especies de selva registradas en los capones del Parque Nacional Mburucuyá, Corrientes, Argentina.

Especies	Dieta	Tamaño	Uso de hábitat	Tipo de nido	Requerimiento mínimo de área (ha)
<i>Trogon surrucura</i>	O	M	A	C	480
<i>Columba cayennensis</i>	G	M	C	A	280
<i>Cnemotriccus fuscatus</i>	I	CH	A	A	280
<i>Leptotila rufaxilla</i>	G	M	S	A	57
<i>Pachyramphus viridis</i>	O	CH	C	C	57
<i>Empidonax euleri</i>	I	CH	C	A	57
<i>Cyanoloxia glaucoacaerulea</i>	G	CH	A	A	57
<i>Aratinga leucophthalma</i>	G	G	C	C	22
<i>Ramphastos toco</i>	O	G	C	C	22
<i>Pachyramphus validus</i>	O	CH	C	C	22
<i>Cyanocorax cyanomelas</i>	O	G	C	A	8,5
<i>Pionus maximiliani</i>	G	M	C	C	8,5
<i>Piaya cayana</i>	I	G	A	A	4,4
<i>Celeus lugubris</i>	I	M	C	C	3,1
<i>Knipolegus cyanirostris</i>	I	CH	A	A	3,1
<i>Conirostrum speciosum</i>	O	CH	C	A	3,1
<i>Basileuterus culicivorus</i>	I	CH	S	A	1,8
<i>Arremon flavirostris</i>	G	CH	S	A	1,8
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	I	CH	A	C	0,9
<i>Basileuterus leucoblepharus</i>	I	CH	S	A	0,9
<i>Thlypopsis sordida</i>	O	CH	C	A	0,9
<i>Saltator similis</i>	G	CH	A	A	0,9

Referencias: Dieta: G: Granívora; I: Insectívora; O: Omnívora. Tamaño: CH: Chicas; M: Medianas; G: Grandes. Uso de hábitat: C: Copas y bordes de árboles; S: Sotobosque; A: Ambos. Tipo de nido: A: abierto; C: cerrado

Requerimiento mínimo de área en función de las características ecológicas de las especies

En las tablas 3.3 a 3.8 se muestran el número de especies para cada característica ecológica considerada. A continuación se presentan los resultados obtenidos a partir de la aplicación de la prueba de Chi-cuadrado de Pearson ($\alpha=0,05$).

Tabla 3.3. Tipo de nido en relación al requerimiento mínimo de área.

Tipo de nido	Requerimiento mínimo de área		Total
	> 5 ha	≤ 5 ha	
Abierto	5	9	14
Cerrado	6	2	8
Total	11	11	22

La Tabla 3.3 muestra el requerimiento mínimo de área en relación con el tipo de nido. Existe asociación entre esta variable y el requerimiento mínimo de área ($\chi^2=4,023$; $gl=1$; $p=0,045$). De las especies cuyo nido es abierto, cinco especies (36%) requieren un área superior a 5 ha, mientras que de aquellas especies que construyen nido cerrado, seis (75%) requieren esa área.

Tabla 3.4. Dieta en relación al requerimiento mínimo de área.

Dieta	Requerimiento mínimo de área		Total
	> 5 ha	≤ 5 ha	
Granívoro	5	2	7
Insectívoro	2	6	8
Omnívoro	5	2	7
Total	12	10	22

La Tabla 3.4 muestra el requerimiento mínimo de área en relación con la variable dieta. No se detectó asociación significativa entre dieta y requerimiento mínimo de área ($\chi^2=4,426$; $gl=2$; $p=0,109$).

Tabla 3.5. Dieta en relación al requerimiento mínimo de área. Otra opción: Unificando granívoros con omnívoros versus insectívoros.

Dieta	Requerimiento mínimo de área		Total
	> 5 ha	≤ 5 ha	
Insectívoros	2	6	8
Granívoros y Omnívoros	10	4	14
Total	12	10	22

La Tabla 3.5 muestra el requerimiento mínimo de área en relación con la variable dieta, unificando granívoros con omnívoros versus insectívoros. Esta asociación entre granívoros/omnívoros versus insectívoros y requerimiento mínimo de área sí fue significativa ($\chi^2=4,426$; $gl=1$; $p=0,035$). El 25% (dos especies) de las especies insectívoras requirieron un área superior a 5 ha, mientras que las que tienen otro tipo de dieta este porcentaje fue del 71,4% (diez especies).

Tabla 3.6. Tamaño corporal en relación al requerimiento mínimo de área.

Tamaño	Requerimiento mínimo de área		Total
	> 5 ha	≤ 5 ha	
Chico	5	8	13
Mediano	4	1	5
Grande	3	1	4
Total	12	10	22

La Tabla 3.6 muestra el requerimiento mínimo de área en relación con la variable tamaño corporal. No se detectó asociación significativa entre el tamaño corporal y requerimiento mínimo de área ($\chi^2=3,338$; $gl=2$; $p=0,188$).

Tabla 3.7. Tamaño en relación al requerimiento mínimo de área. Otra opción: Unificando medianas y grandes versus chicas.

Tamaño	Requerimiento mínimo de área		Total
	> 5 ha	≤ 5 ha	
Chicas	5	8	13
Medianas y Grandes	7	2	9
Total	12	10	22

La Tabla 3.7 muestra el requerimiento mínimo de área en relación con la variable tamaño corporal unificando medianas y grandes versus chicas tampoco se detectó asociación significativa entre tamaño y requerimiento mínimo de área ($\chi^2=3,316$; $gl=1$; $p=0,069$).

Tabla 3.8. Uso de hábitat en relación al requerimiento mínimo de área.

Uso de hábitat	Requerimiento mínimo de área		Total
	> 5 ha	≤ 5 ha	
Copas y bordes de árboles	8	3	11
Sotobosque	1	3	4
Ambos	3	4	7
Total	12	10	22

La Tabla 3.8 muestra el requerimiento mínimo de área en relación con la variable uso de hábitat. No se detectó asociación significativa entre uso de hábitat y requerimiento mínimo de área ($\chi^2=3,261$; $gl=2$; $p=0,196$).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Con respecto a la relación entre el requerimiento mínimo de área y las características ecológicas de las especies sólo se encontró asociaciones significativas para la categoría tipo de nido. El 75% de las especies que construyen nidos cerrados requirieron un área mayor de 5 ha.

Relaciones significativas se encontraron también al unir las categorías de dieta. Por ejemplo, cuando se unió granívoros con omnívoros y se comparó con insectívoros, se observó que pocas de las especies insectívoras, sólo dos (25%) requieren un área mayor de 5 ha, mientras que la mayoría de los granívoros y omnívoros, diez especies (71,4%) requirieron más de 5 ha.

Anjos y Boçon (1999) en capones de Campos Gerais, en el este del estado de Paraná (sur de Brasil), y Anjos (2001) en fragmentos de bosques en Londrina al norte del mismo estado, encontraron que, el número de especies insectívoras decreció con la disminución del área del capón. Nuestros resultados muestran lo contrario a lo encontrado por Anjos y Boçon (1999) y Anjos (2001), en este trabajo se observó que la mayoría de las especies insectívoras (75%) no presentan alto requerimiento de área y que el número de especies insectívoras no disminuye con la disminución del área del capón. En cuanto al número de especies omnívoras y granívoras disminuyó con la disminución del área del capón, es decir la mayoría de las especies omnívoras y granívoras (71%) presentan un mayor requerimiento de área.

Varios autores encontraron que especies de aves de mayor tamaño requieren islas o fragmentos más grandes (Kattan *et al.* 1994, Estades y Temple 1999, Castelletta *et al.* 2000, Crooks *et al.* 2001, Beier *et al.* 2002, Dardanelli 2006). En este estudio, el tamaño corporal no mostró asociación directa con el requerimiento de área cuando se analizaron las tres categorías de tamaño determinadas inicialmente. Sin embargo, cuando se juntaron aves grandes y

medias, versus las chicas, el valor encontrado fue marginalmente significativo. En la Tabla 3.2 se evidencia que las últimas ocho especies, es decir las que presentan menor requerimiento de área, son especies de tamaño corporal chico.

Podría interpretarse que las aves de mayor tamaño necesitan áreas de mayor superficie, el 77,7% de las especies medianas y grandes (*Trogon surrucura*, *Columba cayennensis*, *Leptotila rufaxilla*, *Aratinga leucophthalma*, *Ramphastos toco*, *Cyanocorax cyanomelas* y *Pionus maximiliani*), requieren un área mayor a 5 ha. Biedermann (2003) en una revisión de conjuntos de datos de reptiles, aves, mamíferos e insectos concluyó que el tamaño corporal es únicamente un indicador general del requerimiento de área en animales.

De las 22 especies de selva diez (45,45%) no necesitaron más de 5 ha para sobrevivir. Las restantes especies analizadas (54,55%) tienen un requerimiento mínimo de área superior a 5 ha. De las 22 especies de selva sólo siete especies requirieron 57 ha o más para sobrevivir. Una de ellas (*Trogon surrucura*) requirió 480 ha, dos de ellas (*Columba cayennensis* y *Cnemotriccus fuscatus*) 280 ha y cuatro (*Leptotila rufaxilla*, *Pachyramphus viridis*, *Empidonax euleri*, *Cyanoloxia glaucoerulea*) requirieron 57 ha. Éstas se considera que son las “especies sensibles al área” en los capones. Hubo una sola característica ecológica (tipo de nido), que se asoció con el requerimiento de área. La mayoría de las especies que construyen nidos cerrados requirieron un área mayor a 5 ha. No obstante, cuando se unió granívoros con omnívoros y se comparó con insectívoros, se observó que la mayoría de los granívoros y omnívoros, diez especies (71,4%) requirieron más de 5 ha.

CAPÍTULO IV. MODELO DE SUBCONJUNTOS ANIDADOS ("NESTED SUBSET")

INTRODUCCIÓN

El anidamiento caracteriza a ciertos tipos de archipiélagos en el cual el conjunto de especies de las diferentes islas no está estructurado al “azar”, sino que representa un subconjunto de especies incluidas dentro de las islas de mayor riqueza de especies (Patterson y Atmar 1986, Patterson 1990, Wright *et al.* 1998, Fischer y Lindenmayer 2005). El anidamiento se presenta tanto en islas con puente de tierra (“land bridge islands”) como en ambientes continentales fragmentados, sometidos a “relajación” (Patterson y Atmar 1986, Wright y Reeves 1992, Wright *et al.* 1998). Durante la “relajación” un número de especies, que ocupaban el área antes de la fragmentación, desaparecen por extinción local hasta que las especies que habitan cada isla están nuevamente en equilibrio (Diamond 1972, 1974). Las mismas especies tienden a desaparecer de cada isla y en aproximadamente el mismo orden (Patterson y Atmar 1986, Blake 1991, Bolger *et al.* 1991, Atmar y Patterson 1993).

Cook y Quinn (1995) y Wright *et al.* (1998) concluyeron que el anidamiento parece ser la regla en la naturaleza en archipiélagos que han sido parte de un hábitat continuo que luego se fragmentó. Wright *et al.* (1998) analizaron 279 archipiélagos y concluyeron que en los pocos casos en los que no se observan patrones anidados son en general en sistemas dominados por procesos de colonización.

La responsable de la mayor parte de los anidamientos observados es la extinción selectiva, es decir que las especies que tienen un requerimiento grande de área sólo estarán presentes en islas o ambientes aislados de tamaño grande (Patterson y Atmar 1986, Wright *et al.* 1998). Por el proceso de extinción selectiva las especies desaparecerán de los sitios demasiados pequeños, que no pueden sostenerlas (Patterson 1987, Atmar y Patterson 1993).

Contrariamente las especies con requerimiento de área progresivamente menor, estarán presentes en una cantidad cada vez mayor de sitios (Wright *et al.* 1998).

El modelo de Subconjuntos Anidados (“Nested Subset”) de Patterson y Atmar (1986) postula que la biota de islas o archipiélagos que han sido parte de un hábitat continuo que luego fue fragmentado, no está estructurada por colonización, sino por extinción selectiva, proceso conocido también como relajación (Brown 1971, 1978, Wilcox *et al.* 1986). El modelo establece que la distribución de especies en dichos archipiélagos no es aleatoria, sino que las biotas de islas más pobres en especies constituyen subconjuntos de aquellas con mayor riqueza. De esta manera, las especies más raras o escasas en el archipiélago deberían estar presentes sólo en las islas más ricas en especies, generalmente las de mayor tamaño. Este modelo ha estimulado también a muchos autores a investigar sobre este aspecto tanto en islas oceánicas como en ambientes aislados continentales, y se ha constituido en unos de los modelos más importantes de los estudios ecológicos de las dos últimas décadas.

En la matriz de presencia-ausencia de un sistema perfectamente anidado, todas las presencias se ubican en el sector superior izquierdo de la misma, y existe una línea hipotética (“boundary line”) que separa el área ocupada del área no ocupada (Patterson y Atmar 2000). En la misma, el patrón de presencias de especies a lo largo del conjunto de islas debería estar ordenadas de forma triangular y no debería haber ausencias o presencias inesperadas. Sin embargo, en sistemas naturales los patrones de anidamiento son raramente perfectos y varios métodos han sido desarrollados para medir la significancia estadística de los patrones de anidamiento (Patterson y Atmar 1986, Cutler 1991, Simberloff y Martin 1991, Wright y Reeves 1992, Brualdi y Sanderson 1999, Kadmon 1995, Nores 1995, Lomolino 1996, Bird y Boecklen 1998, Cook y Quinn 1998, Wright *et al.* 1998).

El análisis de anidamiento provee una visión general en programas de conservación, es una herramienta a nivel comunidad que debe ser complementado por estudios más detallados de auto-ecología cuando es aplicado a conservación (Fischer y Lindenmayer 2005).

Posteriormente se encontró también que inmigraciones y extinciones selectivas, distribución de hábitats anidados, muestreo pasivo de especies con diferentes densidades, disturbios y relaciones jerárquicas de nicho también pueden producir subconjuntos anidados (Patterson 1990, Patterson y Brown 1991, Simberloff y Martin 1991, Cutler 1994, Andrén 1994a, b). Sin embargo la mayoría de los trabajos que analizan anidamiento adjudican la existencia de este tipo de estructura mayormente a procesos de extinción (relajación). Sólo en algunos casos se atribuyen a procesos de colonización diferencial (Sfenthourakis *et al.* 1999), a distribución de hábitats anidados o a muestreo pasivo (Connor y McCoy 1979, Nores 1995, Honnay *et al.* 1999, Sfenthourakis *et al.* 1999) y raramente a disturbios o relaciones jerárquicas de nicho (Wright *et al.* 1998, Patterson y Atmar 2000).

Otros potenciales causantes de patrones de anidamiento en las comunidades insulares:

Si bien no son comunes y pueden ser casos particulares, existen otras formas de producir anidamiento: la colonización selectiva, muestreos pasivos, distribución de hábitats anidados, relaciones nichos jerárquicos y disturbios (Patterson 1990, Patterson y Brown 1991, Simberloff y Martin 1991, Cutler 1994, Andrén 1994a, b).

Anidamiento por colonización selectiva: en islas oceánicas que son colonizadas al “azar” desde el continente, es casi imposible que se produzca una estructura de anidamiento, porque cada isla tiene algunas especies que no están en las otras (Patterson 1987).

Diferencias en las habilidades de dispersión entre las especies podrían producir estructura anidada si las islas se disponen de acuerdo al tamaño (las más grandes más alejadas del continente y las más chicas más cercanas), como para manifestar estas diferencias. Bajo tales condiciones, algunas especies podrían colonizar la mayoría de las islas, otras alcanzar pocas, y algunas alcanzar únicamente las más cercanas. Especies con baja habilidad de dispersión (como ser mamíferos terrestres, insectos en sistema pluviales y especies con alta habilidad de dispersión que habitan también las islas más remotas), han manifestado ser pobres candidatos para anidamiento (Patterson 1987). No obstante, cuando existe una isla grande y varias cercanas de menor tamaño, se puede dar anidamiento porque las especies llegan primero a la isla grande y luego se redistribuyen en las otras islas, de acuerdo a sus requerimientos de área. Consecuentemente, las islas con menos especies serán subconjuntos de las más ricas en especies (Patterson 1990, Wright y Reeves 1992, Nores 1995).

Anidamiento por muestreo pasivo: la gran mayoría de las comunidades animales están numéricamente dominados por unas pocas especies comunes, acompañadas por muchas otras especies escasas o raras (Preston 1948, Burgman y Lindenmayer 1998). Por esta razón, las especies comunes tienen una probabilidad más alta de ser registradas que las especies más raras y algunos métodos para detectar anidamiento pueden producir resultados erróneos debido a este hecho. Este proceso es conocido como muestreo pasivo. De ésta forma, las especies más abundantes figurarán en casi todas las islas, mientras que las más escasas serán mayormente registradas en las de mayor tamaño, donde hay más individuos. No obstante, si se continúa muestreando en las islas más pequeñas, el número de especies escasas será mayor a medida que aumente el tiempo de muestreo y puede desaparecer el anidamiento (Cutler 1994).

Anidamiento por existencia de hábitats anidados: este tipo de anidamiento ocurre cuando las especies ocupan hábitats que están distribuidos de por sí de forma anidada (Blake 1991, Kodric-Brown y Brown 1993, Worthen *et al.* 1996). Si las especies tienen diferencias en sus requerimientos de hábitat y los hábitats tienen una distribución anidada entre islas o fragmentos, se producirá un anidamiento de especies que es producto de esa estructura subyacente en los hábitats (Cody 1983). Las especies generalistas se encontrarán en la mayoría de los sitios, mientras que las especialistas sólo aparecerán en unos pocos (Worthen 1996).

Relaciones nichos jerárquicos: Durante mucho tiempo la competencia se ha considerado uno de los factores más importantes en la estructura de las comunidades (Begon *et al.* 1988), aunque su influencia sobre los patrones de anidamiento es ambigua. Algunos autores opinan que la exclusión competitiva, es decir la extinción de especies causada por la competencia que ejerce otra especie más dominante, disminuye el anidamiento (Simberloff y Martin 1991). No obstante, Worthen (1996) sostiene que la detección de un patrón anidado no excluye la existencia de interacciones competitivas entre especies. Por el contrario, otros autores sostienen que la competencia entre especies puede contribuir a la presencia de anidamiento (Patterson y Brown 1991). McLain y Pratt (1999) sostienen que la competencia puede reforzar el anidamiento si se combina con la heterogeneidad de hábitat: en los sitios más simples desde el punto de vista del hábitat se producirá exclusión competitiva y por tanto estarán depauperados (empobrecidos) en especies, mientras que en los sitios más complejos puede darse la coexistencia entre especies competidoras y por tanto serán más diversos.

Existen buenas evidencias de que las selvas del noreste de Argentina se han expandido durante fases más húmedas del Cuaternario (Popolizio 1970, Nores 1992), razón por la cual los capones estudiados podrían ser relictos de dicha expansión. De ser así deberían presentar

una estructura de las aves de selva producida mayormente por relajación, o sea por extinción de especies y no por colonización. De todos modos, las distancias entre los capones no son muy grandes y se conoce que hay colonizaciones actuales (M. Nores com. pers. y obs. pers.). Para determinar si la estructura de la avifauna de los 18 capones estudiados se ajusta al modelo de Subconjuntos Anidados, se analizó la avifauna como un todo y cada especie en particular.

MÉTODOS

Toma de datos:

Se registró la riqueza de especies de aves de cada uno de los 18 capones seleccionados desde julio de 2007 hasta febrero de 2009 (ver Capítulo II).

Análisis de los datos:

Para determinar si la estructura de la avifauna de los capones se ajusta al modelo de anidamiento, se analizaron las 22 especies de selva registradas en los 18 capones. Con los datos obtenidos, se elaboró una matriz de presencia-ausencia en la cual las filas representan las especies y las columnas los capones (Tabla 4.1). La sumatoria de cada fila indica el número de capones donde la especie ha sido registrada y la sumatoria de cada columna indica el número de especies que ha sido registrado en cada capón. Posteriormente, con dicha matriz se realizaron análisis para determinar si las aves del sitio estudiado se ajustan al modelo de Subconjuntos Anidados como un todo (mediante el Calculador de Temperatura de Anidamiento, con una simulación de 1000 corridas) y/o individualmente (mediante el test de Wilcoxon). Debido a que la menor probabilidad que puede ser obtenida para una especie que

habita sólo el capón con mayor número de especies o falta sólo en el capón con menor número de especies en una muestra de 18 es de 0,055, este valor fue considerado significativo en esos casos particulares (ya que cae dentro de lo esperado según lo propuesto por el modelo).

Por medio del programa Calculador de Temperatura de Anidamiento (Atmar y Patterson 1993, 1995) el cual utiliza la simulación de “Monte Carlo”, se determina la probabilidad de que un patrón como el observado en la matriz original de presencia-ausencia pueda ser obtenido sobre la base de matrices generadas al azar. Este programa utiliza un modelo termodinámico para medir el grado de orden/desorden en una matriz de presencia-ausencia, y permite abordar su empaquetamiento de forma automática. El estimador T° (temperatura), mide el nivel de anidamiento simultáneamente a través de sitios y especies, y toma valores que van de 0 grados, para una matriz con anidamiento perfecto, a 100 grados, para una matriz que está completamente desordenada (Atmar y Patterson 1993). A 0 grados una diagonal hipotética separa nítidamente la parte rellena de la parte vacía de la matriz. A medida que aumenta la temperatura, aparecen ausencias y presencias inesperadas en las celdas más cercanas a la diagonal de la frontera. Si el número de celdas rellenas con ausencias y presencias inesperadas es bajo, se asume que el ruido es aleatorio. Pueden presentarse dos formas de “ruido” que elevan la temperatura de la matriz: (1) el aleatorio y (2) el coherente. Los eventos aleatorios crean una banda uniforme, más o menos ancha, a lo largo de la diagonal de frontera, a la que se denomina “ruido gris”. Por el contrario, los eventos coherentes producen “picos idiosincráticos” en especies y/o sitios, que son mucho más calientes (más alejados de la diagonal) que los de la temperatura global de la matriz.

Este método es ampliamente citado y ha sido usado en numerosos estudios biogeográficos de islas (Rosenfield *et al.* 1992, Patterson *et al.* 1996, Honnay *et al.* 1999, Patterson 1999, Sfenthourakis *et al.* 1999, Nupp y Swihart 2000, Williams y Hero 2001,

Watson 2003), de fragmentación de hábitat (Piessens *et al.* 2004, Dardanelli 2006) y edafológicos (Ibáñez *et al.* 2005). En comparación con los otros modelos de análisis de anidamiento existentes, este tiene varias ventajas: es independiente de la manera en que son ordenados los sitios; es el modelo menos sensible al tamaño de la matriz; es igualmente sensible a las presencias y ausencias inesperadas, y permite distinguir simultáneamente de forma clara (observando los gráficos generados por el programa) a las especies y los sitios (Atmar y Patterson 1993, 1995, Wright *et al.* 1998, Fernández-Juricic 2000, Patterson y Atmar 2000, Davidar *et al.* 2002, McAbendroth *et al.* 2005). Esto también es una ventaja a la hora de identificar especies y sitios idiosincrásicos, porque este procedimiento detecta especies o sitios que contribuyen a aumentar el desorden de la matriz por interrupción en el patrón de anidamiento. No obstante, Fischer y Lindenmayer (2002) consideran que este modelo puede llegar a sobreestimar el anidamiento de las biotas, dado que le asigna igual probabilidad de ocurrencia a todas las especies en cada celda de la matriz, y sostienen que las especies que son escasas deberían tener una probabilidad de ocurrencia que tenga en cuenta o considere la abundancia de dichas especies en los sitios. Estos autores probaron este aspecto en cuatro sistemas de fragmentos y encontraron que con un algoritmo que tiene en cuenta la frecuencia real de ocurrencia de cada especie se obtenían valores de anidamiento más bajos. Por lo tanto existe cierta probabilidad de cometer errores de Tipo I al usar este modelo, es decir de detectar anidamiento significativo cuando los datos están estructurados al “azar”. Sin embargo, no encontraron diferencias en el grado de anidamiento cuando éste era altamente significativo. Por lo tanto, concluyeron que el programa *Nestedness Calculator Temperature* es una herramienta muy valiosa para examinar patrones biogeográficos, pero que debe emplearse de manera crítica para evitar falsas conclusiones y destacan que anidamiento verdadero ocurre cuando la matriz de presencia/ausencia muestra un patrón aproximadamente triangular.

Patterson y Atmar (2000) advierten además que todos los índices de anidamiento son sensibles a casos de matrices demasiado rectangulares (e.g. muchas más especies que sitios o viceversa).

El programa “Wilcoxon” (Di Rienzo *et al.* 2010) permite establecer las desviaciones de la secuencia verdadera en cada especie de otras secuencias en las cuales las presencias y ausencias están ordenadas al “azar” (Simberloff y Martin 1991). El estadístico T de Wilcoxon (suma de rangos de la muestra más pequeña) se utiliza para la comparación de dos muestras independientes. Al observar directamente en la matriz las ausencias de determinadas especies que no se ajustan al modelo, se pueden atribuir estas ausencias a alguna característica particular del sitio donde falta la especie (Simberloff y Martin 1991).

El programa Calculador de Temperatura de Anidamiento también permite hacer análisis por especies y detectar las especies y sitios “idiosincrásicos”, es decir que no responden al modelo (Atmar y Patterson 1993, 1995, Patterson y Atmar 2000). Este método de detectar las “idiosincrasias”, a diferencia del Wilcoxon (Simberloff y Martin 1991), tiene la particularidad de que a igual número de presencias en dos sitios de la matriz, la decisión de la posición de cada sitio la toma el programa.

RESULTADOS

Análisis del conjunto de especies de selva

En la Tabla 4.1 se puede observar que, a pesar de que hay una cierta cantidad de ausencias inesperadas en la matriz, existe una tendencia de las presencias a agruparse en el ángulo superior izquierdo de la misma.

Tabla 4.1. Matriz de distribución de las especies de aves de selva de los capones. Las especies están ordenadas según el número de capones ocupados y los capones en orden decreciente de superficie. Los “0” representan las ausencias inesperadas que no conforman al modelo de Subconjuntos Anidados. Los P son los valores del test de Wilcoxon.

Especies	Capones																		N	P
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	17	0,055*
<i>Basileuterus leucoblepharus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	-	16	0,039*
<i>Saltator similis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	-	16	0,039*	
<i>Basileuterus culicivorus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	-	-	13	0,001*	
<i>Thlypopsis sordida</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	12	0,217
<i>Arremon flavirostris</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-	12	0,009*
<i>Piaya cayana</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	-	-	-	10	0,004*
<i>Celeus lugubris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	-	-	-	-	10	0,001*
<i>Leptotila rufaxilla</i>	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	-	-	-	9	0,080
<i>Cyanocorax cyanomelas</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	8	0,027*
<i>Knipolegus cyanirostris</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	-	7	0,089
<i>Ramphastos toco</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	7	0,003*
<i>Pionus maximiliani</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	0,0001*
<i>Cnemotriccus fuscatus</i>	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	-	-	-	-	-	-	-	6	0,026*
<i>Conirostrum speciosum</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	0,001*
<i>Aratinga leucophthalma</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	0,001*
<i>Pachyramphus viridis</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	0,003*
<i>Pachyramphus validus</i>	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	0,001*
<i>Cyanoloxia glaucocaerulea</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	0,001*
<i>Empidonax euleri</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	0,001*
<i>Columba cayennensis</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0,006*
<i>Trogon surrucura</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0,055*
Total de especies	22	20	19	14	13	8	10	13	9	8	6	10	5	3	5	5	6	2		

*Valores significativos de anidamiento.

El resultado del Calculador de Temperatura de Anidamiento (Figura 4.1) mostró que la temperatura media de las 1000 matrices generadas al azar (temperatura media del sistema:

59,36°) y la temperatura observada de la matriz (8,86°), fueron significativamente diferentes ($p: 7,8 \times 10^{-25}$, desvío estándar: 4,9°).

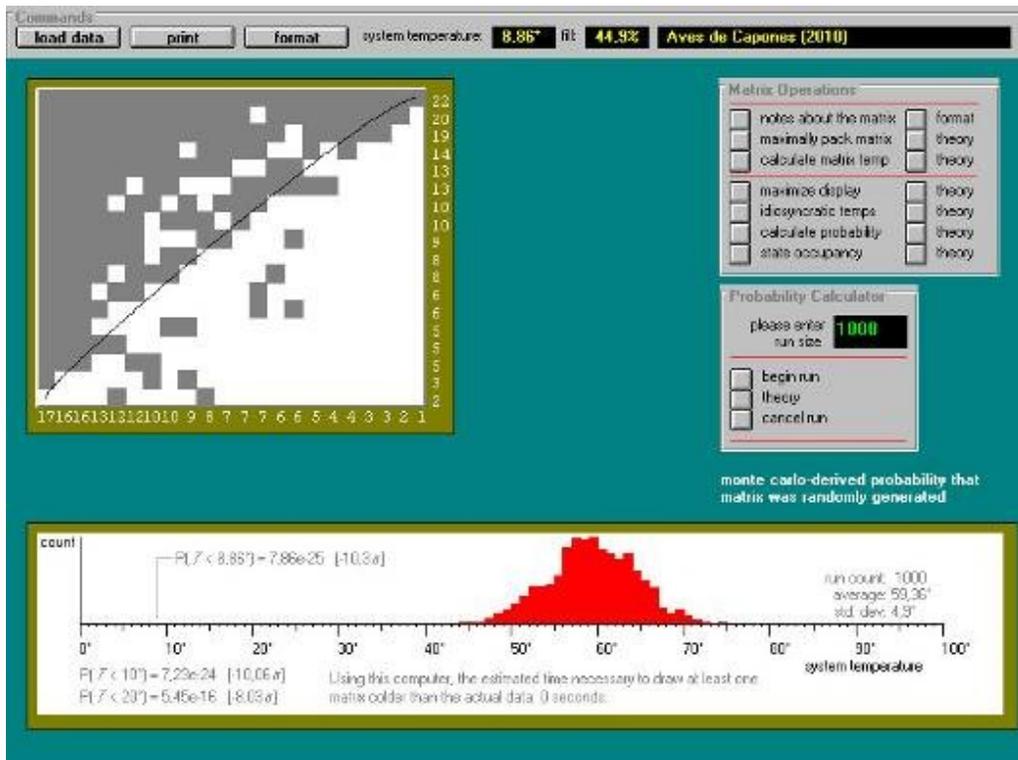


Figura 4.1. Análisis de anidamiento de las aves de selva de 18 capones en Corrientes, Argentina, mediante el Calculador de Temperatura de Anidamiento. Arriba: Matriz de máximo anidamiento, con porcentaje de llenado y temperatura de la matriz. Abajo: distribución de las probabilidades de las 1000 matrices generadas.

En la Figura 4.2 se muestran las especies idiosincrásicas y los sitios idiosincrásicos, es decir que no se ajustan al modelo de Subconjuntos Anidados. Las especies idiosincrásicas y los sitios idiosincrásicos están representados por aquellas barras grises que en el recuadro inferior y lateral de la matriz sobrepasan notablemente la línea de puntos.



Figura 4.2. Especies idiosincrásicas y sitios idiosincrásicos en capones de Corrientes, Argentina, obtenidos mediante el Calculador de Temperatura de Anidamiento. A: *Thlypopsis sordida*, B: *Arremon flavirostris*, C: *Celeus lugubris*, D: *Leptotila rufaxilla*, E: *Cyanocorax cyanomelas*, F: *Knipolegus cyanirostris*, G: *Cnemotriccus fuscatus*. Sitios idiosincrásicos: capones 2, 8, 14, 16 y 18.

Análisis por especie

Los resultados del análisis de Wilcoxon proporcionaron valores significativos para 19/22 (86,36%) de las especies consideradas, es decir mostraron un ordenamiento anidado (Tabla 4.1). Las especies que no respondieron al modelo según el análisis de Wilcoxon fueron: *Leptotila rufaxilla*, *Knipolegus cyanirostris* y *Thlypopsis sordida*.

El análisis de especies idiosincrásicas del programa Calculador de Temperatura de Anidamiento arrojó valores de 68,18% (15/22) de las especies distribuidas en forma anidada para la matriz. Es decir que siete especies no se ajustaron al modelo y fueron: *Leptotila rufaxilla*, *Celeus lugubris*, *Cnemotriccus fuscatus*, *Knipolegus cyanirostris*, *Cyanocorax cyanomelas*, *Thlypopsis sordida* y *Arremon flavirostris*. Los cinco capones idiosincrásicos fueron: 2 (280 ha); 8 (3,1 ha); 14 (0,5 ha); 16 (0,4 ha) y 18 (0,2 ha) (Figura 4.2).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los análisis por especies realizados mediante el test de Wilcoxon y las simulaciones generadas con el Calculador de Temperatura de Anidamiento coincidieron plenamente en que la avifauna de los capones responde al modelo de Subconjuntos Anidados. Por lo tanto, los resultados obtenidos con el Calculador de Temperatura de Anidamiento muestran que las especies de selva de los capones estudiados responden al modelo de Subconjuntos Anidados, es decir que existe anidamiento en esta comunidad. Según los resultados del test de Wilcoxon, 19 de las 22 especies conforman una estructura anidada. Las idiosincrasias, es decir especies y sitios que no responden al modelo, pueden ser una consecuencia de la heterogeneidad de un hábitat, por ejemplo una especie asociada a hábitats particulares tales como ríos, montañas, cierta clase de bosque, etc.

Las comunidades de aves de los capones del Parque Nacional Mburucuyá se ajustan al modelo de Subconjuntos Anidados. Las aves mostraron una distribución más acorde al modelo de Subconjuntos Anidados que lo que podría esperarse por “azar”, al igual que lo encontrado en fragmentos de bosque en otras partes del país y del mundo (Cook y Quinn 1995, Wright *et al.* 1998, Patterson y Atmar 2000, Fischer y Lindenmayer 2005, Dardanelli 2006). La

distribución de especies en los capones no es aleatoria, sino que las especies de capones más pobres en especies constituyen subconjuntos de aquellos con mayor riqueza. Los capones, actualmente distribuidos en forma de islas en una matriz de pastizal, antiguamente habrían formado parte de la selva continua. Hay buena evidencia de que las selvas se expandieron durante períodos más húmedos del Cuaternario y fines del Terciario, conectando el Amazonas con la selva Atlántica, la selva Paranaense con las Yungas y avanzaron hacia el sur por las sierras de Ancasti y Velasco, en Catamarca y La Rioja y por el sur de Misiones y norte de Corrientes (Smith 1962, Vanzolini 1968, 1981, Popolizio 1970, 1983, 1994, 1995, 1999, Van der Hammen 1974; Markgraf 1984, Haffer 1985, Nores 1992, Nores y Cerana 1990, Willis 1992, Sick 1993, Silva 1995). Los resultados de este trabajo apoyan, por lo tanto, la idea de que la selva paranaense se expandió hacia el sur y los capones serían relictos de esa expansión. Aunque se conoce que algún grado de colonización existe en el presente, los resultados indican que las comunidades de aves de los capones se han estructurado mayormente por un proceso de relajación, es decir por extinción selectiva.

CAPÍTULO V: EFECTO BORDE

INTRODUCCIÓN

En la zona de contacto entre un ecosistema abierto y otro cerrado, se da comúnmente que las especies de lugares abiertos entran cierta distancia en los ambientes cerrados, dando por resultado la coexistencia de un mayor número de especies en el borde, que en el interior. Esta interacción de dos ecosistemas adyacentes, ha sido definida como “efecto borde” (Murcia 1995).

La dinámica de los organismos que viven en fragmentos de hábitats hechos por el hombre, los cuales tienen comúnmente menos de cien años desde la fragmentación (Watson 2002), han sido objeto de una considerable atención de los investigadores, dando lugar a una extensa literatura sobre las consecuencias biológicas de la fragmentación (Whitcomb *et al.* 1981, Harris 1984, Lynch y Whigham. 1984, Wilcove *et al.* 1986, Temple y Cary 1988). No obstante, ha habido pocos estudios al respecto en hábitats fragmentados naturalmente en tiempos pasados y consecuentemente los efectos a largo plazo de la fragmentación son relativamente desconocidos (McGarigal y Cushman 2002).

En ambientes fragmentados naturalmente y por el hombre, el éxito reproductivo de las aves está generalmente afectado por las altas tasas de predación y parasitismo de nidada que ahí ocurren (Gates y Gysel 1978, Brittingham y Temple 1983, Loiselle y Hoppes 1983, Robinson 1992, Robinson y Wilcove 1994, Askins 1995, Donovan *et al.* 1995, Zquette y Jenkins 2000, Dardanelli 2006). La predación de nidos ha sido considerada el mayor factor que limita la producción reproductiva de pequeños paseriformes (Ricklefs 1969).

La predación de nidos de aves puede variar con el tipo de hábitat (Chasko y Gates 1982, Andrén y Angelstam 1988), tipo de borde del bosque (Yahner y Wright 1985),

extensión de la fragmentación del bosque (Wilcove 1985, Yahner y Scott 1988), grado de camuflaje que brinda la vegetación (Bowman y Harris 1980, Sugden y Beyersbergen 1987, Yahner y Cypher 1987), distancia al borde (Wilcove 1985), la altura del nido (Joern y Jackson 1983, Yahner y Scott 1988) y la comunidad de predadores presentes (Picman 1988).

En varios estudios experimentales se documentó que las tasas de predación de nidos artificiales son mayores en los bordes que en el interior del bosque, o sea que hay un efecto borde (Gates y Gysel 1978, Chasko y Gates 1982, Brittingham y Temple 1983, Andrén y Angelstam 1988, Temple y Cary 1988, Møller 1988, Yahner y Scott 1988, Gibbs 1991, Yahner y De Long 1992, Donovan *et al.* 1997, Söderström 1999, Brand y George 2000, Estrada *et al.* 2002). La incidencia de la predación disminuye gradualmente desde el borde hacia el interior, hasta aproximadamente 150 m, donde es equivalente a lo que sucede a mayores distancias (Paton 1994, Murcia 1995, Laurance y Bierregaard 1997, Laurance 2000).

En otros estudios, por el contrario, no se encontró una mayor predación de nidos artificiales en los bordes de bosques. Yahner y Wright (1985) y Eriksson *et al.* (2001) encontraron que la tasa de predación fue similar en los bordes que en el interior de un bosque rodeado por pastizal en Paraguay.

La existencia de un efecto borde depende de la matriz del paisaje y del tipo de borde (Santos y Tellería 1992). El efecto borde podría diferir entre parches pequeños y parches grandes, incluso en parches de bosques demasiado pequeños podría existir un efecto borde simplemente por carecer de un genuino interior de bosque (Wilcove *et al.* 1986, Andrén y Angerlstrom 1988, Temple y Cary 1988). Asimismo, en parches pequeños el efecto borde influencia toda el área, entonces el área de borde y el área del bosque producen una “trampa ecológica” para muchas especies de bosque (Santos y Tellería 1992).

Para ver si existía efecto borde en los capones, se determinó la relación entre la tasa de predación de nidos artificiales y la distancia al borde. Además, se relacionó la tasa de predación con altura, comparando la misma en nidos ubicados en arbustos y en el suelo.

Algunos autores advierten que los nidos artificiales pueden ser predados en una tasa mayor que los nidos naturales, debido a que los adultos asociados a los nidos naturales frecuentemente defienden los nidos de los predadores (Angelstam 1986, Yahner y Voytko 1989). Así mismo la tasa de predación puede ser mayor en nidos naturales que en nidos artificiales ya que los adultos atraen predadores con sus comportamientos de cuidado parental (Sckutch 1947). Aunque la predación en nidos artificiales no es igual a la predación en condiciones naturales, las tasas obtenidas constituyen un buen indicador, especialmente si se utilizan nidos con una apariencia similar a los naturales (Martin 1987).

MÉTODOS

Para realizar el experimento se utilizaron nidos artificiales (canastitas de mimbre de origen chino) de 10 cm de diámetro por 4 cm de profundidad. Las canastitas se camuflaron con detritos del suelo, pegados con cola, lo que las asemejaba a nidos naturales (Figura 5.1). En éstas se colocaron dos huevos de codorniz (*Coturnix sp.*) que son los más utilizados en estudios de este tipo (Loiselle y Hoppes 1983, Wilcove 1985, Niehaus *et al.* 2003). Para la colocación de los nidos, se abrieron siete transectas de 150 m de longitud en los dos capones de mayor tamaño (N° 1 y 2), con una separación entre las mismas de por lo menos 150 m. En cada una de las transectas se marcaron 10 puntos a distintas distancias del borde: 0, 5, 10, 20, 30, 50, 75, 100, 125 y 150 m, donde se colocaron los nidos en arbustos (ubicados a 1,5 m aproximadamente) y en el suelo (Figura 5.1), de acuerdo a lo sugerido por Yahner y Scott

(1988). Se colocaron en total 140 nidos (70 en arbustos y 70 en el suelo) que fueron controlados cada dos días, a partir del tercer día: 3, 5, 7, 9 y 11.



Figura 5.1. Nidos artificiales hechos de canastitas de mimbre de origen chino y camuflados con detritos pegados con cola.



Figura 5.2. Nido artificial colocado en el suelo.

Un nido se consideró “predado” si al menos uno de los huevos fue comido o removido (Lewis 2004) y se describieron todos los eventos de predación: huevos perforados (asociados a predación por aves) (Figura 5.3); triturados o restos de cáscara (asociados a predación por mamíferos) y desaparecidos (predador no identificado, probablemente se trate de serpientes que engullen huevos enteros) (Zanette y Jenkins 2000).



Figura 5.3. Huevos de codorniz predados por aves.

Análisis de datos

La relación entre la tasa de predación de nidada y la variables distancia al borde del capón y ubicación del nido, se evaluó a través de regresiones logísticas. La regresión logística es un caso particular del modelo lineal generalizado y se usa para analizar datos de respuesta binaria

o proporciones respecto a variables continuas, categóricas, o de ambos tipos (Agresti 1996, Brand y George 2000, Lewis 2004, Remeš 2005). Asume una distribución binomial para la variable respuesta. Este modelo es adecuado para datos de nidos artificiales debido a que los nidos son “predados” o “no predados” y, por lo tanto, una distribución binomial para el componente aleatorio es apropiada. La habilidad para analizar la influencia de múltiples variables continuas y categóricas y los términos de la interacción, hacen de la regresión logística el modelo estadístico más adecuado y flexible para analizar datos de nidos artificiales (Lewis 2004).

Precisando, si Y_i es una variable aleatoria que denota el número de nidos predados a distancia d_i del borde, $i=1, \dots, 10$, se supone que las $\{Y_i\}$ son variables aleatorias independientes con distribución binomial con parámetros n y p_i , donde n es el total de nidos colocados a distancia d_i ($n=7$) y p_i es la probabilidad de que un nido a esa distancia sea predado. El modelo de regresión logística simple asume:

$$\text{logit}(p_i) = \alpha + \beta d_i,$$

donde $\text{logit}(p) = \log(p/(1-p))$, α es la ordenada al origen y β es la pendiente o coeficiente de regresión asociado a la variable distancia al borde.

Este modelo podría ajustarse para el análisis de los datos obtenidos para nidos colocados en arbustos, por un lado, y en el suelo, por el otro. Sin embargo, se consideró un modelo más general, que utiliza los datos de ambos sitios simultáneamente y que, además de evaluar el efecto de la distancia al borde en la predación de nidos para cada condición, permite la comparación de las estimaciones en ambos estratos. El modelo es el siguiente:

$$\text{logit}(p_i) = \alpha_1 + \alpha_2 z_i + \beta_1 d_i + \beta_2 d_i z_i,$$

donde z es una variable indicadora, siendo $z_i=1$ si la observación corresponde a arbustos y $z_i=0$ si corresponde a suelo, $i=1, \dots, 20$. De esta manera, α_1 y β_1 son la ordenada al origen y la

pendiente correspondientes a la predación en suelo, mientras que $\alpha_1+\alpha_2$ y $\beta_1+\beta_2$, en arbustos. Por otra parte, α_2 y β_2 miden, respectivamente, la diferencia entre las ordenadas al origen y las pendientes de ambos sitios. Para determinar la significación estadística de la estimación de la pendiente asociada a la predación en arbustos se plantearon contrastes específicos. Los datos fueron analizados utilizando el programa R, versión 2.12.2 (R Development Core Team 2011).

RESULTADOS

En las tablas 5.1 y 5.2 se presentan los datos de la predación de nidos en los dos capones que se realizó el experimento. De los 70 nidos ubicados en arbustos, el 22,8% fueron predados a los 3 días; el 62,8% a los 5 días; el 92,8% a los siete días y el 100% a los 9 días de colocados. De los 70 nidos ubicados en el suelo, el 34,2% fueron predados a los 3 días; el 68,5% a los 5 días; el 94,2% fueron predados a los siete; el 98,5% a los 9 días y el 100% a los 11 días de colocados. En 32 nidos predados (45,7%) fue posible identificar al grupo predador; 26 (81,25%) fueron aves y seis (18,75%) fueron mamíferos. En el resto de los nidos (54,3%) los huevos desaparecieron, por lo que sus predadores no fueron identificados, aunque probablemente fueron serpientes que engullen huevos enteros.

Para el análisis de la predación de nidos en relación con la distancia al borde se consideró la información correspondiente al tercer y quinto día de observación (Tabla 5.2), ya que en los días posteriores la predación fue prácticamente total, lo cual no permitió distinguir si hubo efecto distancia (Tablas 5.2 y 5.3 y Figuras 5.4, 5.5 y 5.6).

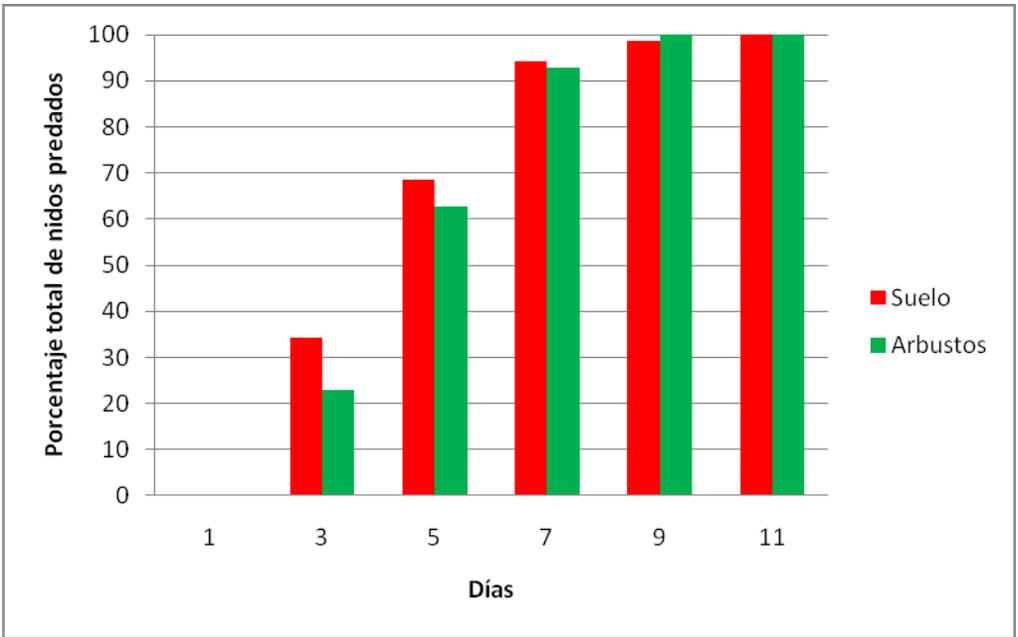


Figura 5.4. Porcentaje total de nidos predados en arbustos y en el suelo a los distintos días de colocados los nidos.

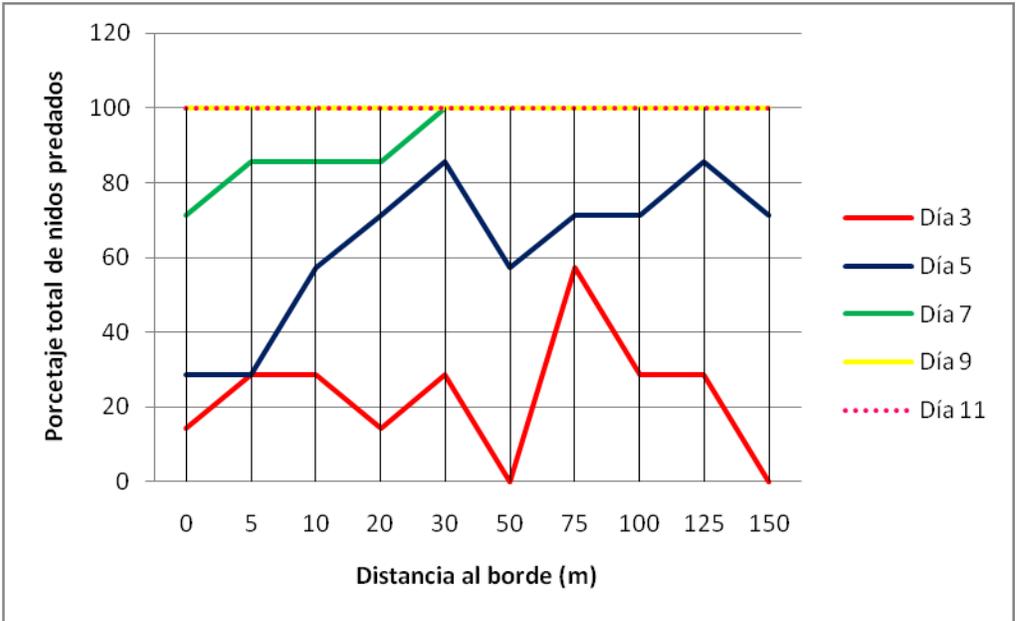


Figura 5.5. Porcentaje total de nidos predados en arbustos en relación a la distancia al borde a los distintos días de colocados los nidos.

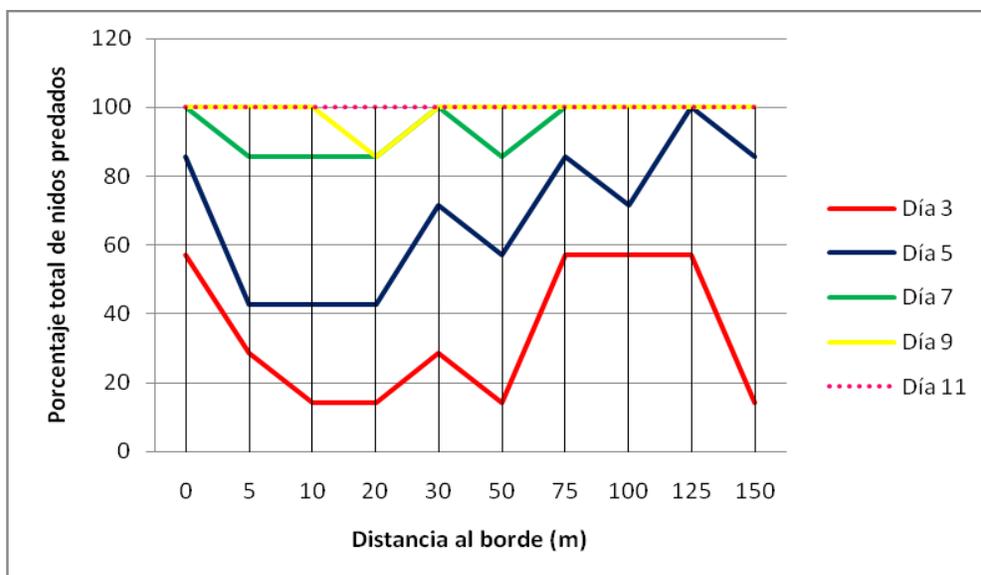


Figura 5.6. Porcentaje total de nidos predados en el suelo en relación a la distancia al borde a los distintos días de colocados los nidos.

Tabla 5.1. Predación de nidos artificiales a distintas alturas y distancias al borde en capones del Parque Nacional Mburucuyá. N indica el número de nuevos nidos predados a los correspondientes días de colocados los nidos, desde el muestreo anterior.

Días	3 días		5 días		7 días		9 días		11 días	
	Arbusto	Suelo								
Distancia al borde (m)	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N
0	1	4	1	2	3	1	2	0	0	0
5	2	2	0	1	4	3	1	1	0	0
10	2	1	2	2	2	3	1	1	0	0
20	1	1	4	2	1	3	1	0	0	1
30	2	2	4	3	1	2	0	0	0	0
50	0	1	4	3	3	2	0	1	0	0
75	4	4	1	2	2	1	0	0	0	0
100	2	4	3	1	2	2	0	0	0	0
125	2	4	4	3	1	0	0	0	0	0
150	0	1	5	5	2	1	0	0	0	0
Sumatoria	16	24	28	24	21	18	5	3	0	1

Tabla 5.2. Predación de nidos artificiales a distintas alturas y distancias al borde en capones del Parque Nacional Mburucuyá. N indica el número total de nidos predados a los correspondientes días de colocados los nidos.

Días	3 días		5 días		7 días		9 días		11 días	
Ubicación del Nido	Arbusto	Suelo								
Distancia al borde (m)	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N
0	1	4	2	6	5	7	7	7	7	7
5	2	2	2	3	6	6	7	7	7	7
10	2	1	4	3	6	6	7	7	7	7
20	1	1	5	3	6	6	7	6	7	7
30	2	2	6	5	7	7	7	7	7	7
50	0	1	4	4	7	6	7	7	7	7
75	4	4	5	6	7	7	7	7	7	7
100	2	4	5	5	7	7	7	7	7	7
125	2	4	6	7	7	7	7	7	7	7
150	0	1	5	6	7	7	7	7	7	7
Sumatoria	16	24	44	48	65	66	70	69	70	70

La Tabla 5.3 presenta los resultados del ajuste del modelo para los datos correspondientes al tercer día de observación. El modelo resultó adecuado ($deviance= 23,812$; $gl=16$; $p=0,094$). Las estimaciones de las pendientes no fueron significativas tanto en arbustos ($X^2=0,061$, $g.l.=1$, $p=0,805$) como en el suelo ($p=0,476$). Además, no se encontraron diferencias significativas entre las ordenadas al origen ($p=0,617$) ni entre las pendientes ($p=0,514$) correspondientes a ambos sitios.

Tabla 5.3. Resultados del ajuste del modelo de regresión logística para la predación de nidos en arbustos y en el suelo a los tres días.

Parámetro	Estimación	Error estándar	Z	Valor <i>p</i>
α_1	-0,854	0,386	-2,214	0,027
α_2	-0,285	0,571	-0,499	0,617
β_1	0,004	0,005	0,713	0,476
β_2	-0,005	0,008	-0,653	0,514

La Tabla 5.4 presenta los resultados del ajuste del modelo de regresión logística para los datos obtenidos a los cinco días de observación. El modelo resultó también adecuado (*deviance*= 15,919; *gl*=16; *p*=0,459) y se detectó una relación positiva significativa de la distancia al borde y la predación de nidos, tanto en arbustos ($X^2=3,968$; *g.l.*=1; *p*=0,046) como en el suelo (*p* =0,023). Las estimaciones de las pendientes fueron, 0,011 y 0,014 respectivamente. Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas entre las pendientes (*p*=0,703) ni entre las ordenadas al origen (*p*=0,800) asociadas a ambos sitios.

Tabla 5.4. Resultados del ajuste del modelo de regresión logística para la predación de nidos en arbustos y en suelo a los cinco días.

Parámetro	Estimación	Error estándar	Z	Valor <i>p</i>
α_1	0,089	0,374	0,239	0,811
α_2	-0,132	0,523	-0,253	0,800
β_1	0,014	0,006	2,275	0,023
β_2	-0,003	0,008	-0,381	0,703

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Salvo un nido del suelo que fue predado a los 11 días de colocado, se determinó que a los nueve días la predación del resto de los nidos fue del 100%, tanto en aquellos ubicados en arbustos como en el suelo. Algunos autores han señalado que los nidos artificiales pueden ser predados en una tasa mayor que los nidos naturales (Angelstam 1986, Yahner y Voytko 1989). En fragmentos de bosque en Córdoba Dardanelli (2006) demostró una intensa actividad de predación de nidos artificiales y aunque en general, una alta predación de nidos artificiales es lo usual en fragmentos, los valores que encontró son superiores a los encontrados en otros estudios (Loiselle y Hoppes 1983, Wilcove 1985, Andrén y Angelstam 1988, Eriksson *et al.* 2001, Sargent *et al.* 1998, Söderström 1999, Estrada *et al.* 2002). No obstante, resultan similares a algunos otros estudios en fragmentos de bosque en España y el centro sur de Estados Unidos, donde obtuvieron valores de predación de entre el 75 y 100 % (Santos y Tellería 1992, Keyser *et al.* 1998).

A los tres días de colocados los nidos no se detectó un efecto de la distancia tanto para nidos en arbustos, como para nidos en el suelo. O sea que no hubo un efecto borde. A los cinco días, se observó a un aumento significativo de nidos predados a medida que aumentaba la distancia al borde, lo cual significa un efecto borde negativo, tanto en los nidos en arbustos como en el suelo. Las estimaciones de las pendientes fueron, 0,011 y 0,014 respectivamente, ambas tienen signo positivo indicando un aumento en la probabilidad de que un nido sea predado a medida que aumenta la distancia al borde. Eriksson *et al.* (2001) encontraron similares resultados tanto para nidos ubicados en el suelo como en arbustos y en relación a la distancia al borde en un estudio realizado en bosque chaqueño rodeado de pastizal en Paraguay. Contrariamente a los resultados de estudios previos (Loiselle y Hoppes 1983,

Söderström 1999, Vergara y Somonetti 2003), la tasa de predación no decreció hacia el centro del hábitat de bosque, sino que aumentó. Esto estaría indicando que no hay, o hay muy pocos, predadores que entran a los bordes de los capones desde los campos que rodean los mismos y también que hay menos predadores en los bordes de los capones que en el interior. Santos y Tellería (1992) encontraron también que las tasas de predación fueron menores en el borde del bosque que en el interior, en fragmentos de bosques rodeados de tierras agrícolas en España central.

Según Greenway (1958) la predación de nidos es la principal causa de la desaparición de aves en islas, pero en bosques fragmentados artificialmente o naturalmente su efecto es variable. La estructura del paisaje es también un factor a tener en cuenta ya que es importante determinar cómo está representada la matriz. La mayoría de los trabajos realizados al respecto fueron llevados a cabo en parches de bosques fragmentados artificialmente, donde se evidencia un efecto borde positivo (aumento de predación de nidos desde el interior hacia el borde) y esto se atribuye al incremento de predadores en ambos ambientes (parches y matriz) comparado con un bosque continuo (Loiselle y Hoppes 1983, Söderström 1999, Vergara y Somonetti 2003). Sin embargo, esto es muy diferente de lo que sucede en los capones, donde la predación es altísima y tiene un efecto borde negativo.

En contraste con las tendencias generales, algunos autores que trabajaron en bosques fragmentados artificialmente no encontraron diferencias entre nidos ubicados a diferentes distancias desde el borde del bosque (Yahner y Wright 1985, Angelstam 1986, Ratti y Reese 1988, Yahner *et al.* 1989). Andrén y Angelstam (1988) en un mosaico de bosque de coníferas y granjas en Estados Unidos encontraron que la tasa de predación fue mayor en nidos cercanos a los bordes del bosque. Estrada *et al.* (2002) en fragmentos de bosques tropicales en México

(de 10,80 y 250 ha) dominados por bosques primario rodeado por pastizales, encontraron mayor predación en los bordes que en el interior del bosque.

En los capones estudiados, en relación a la predación de las nidadas, existe un efecto borde negativo, tanto en nidos en el suelo como en arbustos. Es decir que existe una tasa de predación que disminuye desde el interior hacia el borde de los capones. Una mayor concentración de especies de predadores en el interior del capón, podría ser responsable del patrón de predación observado. Entre los predadores observados en este estudio podemos mencionar aves de las siguientes especies: *Taraba major*, *Cyanocorax chrysops*, *Cyanocorax cyanomelas* y *Ramphastos toco*. También mamíferos como ser *Cerdocyon thous* (zorro de monte), *Lycalopex gymnocercus* (zorro gris), *Conepatus chinga* (zorrino común), *Lutreolina crassicaudata* (comadreja colorada), *Didelphis albiventris* (comadreja común u overa) y, aunque no fueron observadas directamente, probablemente también algunas serpientes.

CAPÍTULO VI. CONCLUSIONES GENERALES

De los dos modelos que han sido propuestos para explicar la estructura y dinámica de las comunidades biológicas que habitan islas oceánicas o ambientes continentales aislados, las aves de los capones del Parque Nacional Mburucuyá se ajustan al modelo de Subconjuntos Anidados o “Nested Subset” propuesto por Patterson y Atmar (1986).

En el capítulo II se describe que las aves de los capones presentan una relación especie-área significativa y también existe reemplazo de especies ("turnover"). Por el contrario, no existe una relación significativa especies-distancias. Esto significa que las comunidades de aves de los capones cumplen con sólo dos de los tres supuestos, para poder afirmar que en un archipiélago se aplica el modelo del equilibrio de MacArthur y Wilson: relación especie-área significativa y reemplazo de especies. El supuesto de la relación especies-distancia no se cumple, el número de especies disminuye con el incremento de la distancia, pero ésta relación es sólo marginalmente significativa. Aunque analizando aquellas distancias superiores a 2 km sí es significativa la relación. No obstante, es importante destacar que en el Parque Nacional Mburucuyá no existen fragmentos muy aislados como para poder analizar confiablemente esta relación. Por esta razón, podemos concluir que la avifauna de los capones no se ajusta completamente al modelo de Biogeografía Insular. Asimismo, en el capítulo IV se demuestra que la distribución de especies en los capones no es aleatoria, sino que las especies de capones más pobres en especies constituyen subconjuntos de aquellos con mayor riqueza, es decir que las comunidades de aves de los capones se ajustan al modelo de Subconjuntos Anidados de Patterson y Atmar (1986). Los capones, actualmente distribuidos en forma de islas en una matriz de pastizal, antiguamente habrían formado parte de la selva continua. Por esta razón, la comunidad de aves de selva que ahí habitan son el resultado de un

proceso de extinción selectiva o relajación. Aunque esto mismo fue corroborado en fragmentos de bosque por diferentes autores (Cook y Quinn 1995, Wright *et al.* 1998, Patterson y Atmar 2000, Fischer y Lindenmayer 2005, Dardanelli 2006) este es el primer trabajo que aporta este tipo de información para este ambiente, capones aislados por procesos naturales hace miles de años.

El requerimiento de área refleja la cantidad de hábitat necesario para soportar poblaciones viables, Diamond (1975, 1978). En los capones el 54,55% de las especies analizadas tienen un requerimiento mínimo de área superior a 5 ha, pero hubo una sola característica ecológica: tipo de nido, que se asoció con el requerimiento de área. La mayoría de las especies que construyen nidos cerrados requirieron un área mayor a 5 ha (*Trogon surrucura*, *Pachyramphus viridis*, *Aratinga leucophthalma*, *Ramphastos toco*, *Pachyramphus validus* y *Pionus maximiliani*). No obstante, cuando se unió granívoros con omnívoros y se comparó con insectívoros, se observó que la mayoría de los granívoros y omnívoros, diez especies (71,4%) requirieron más de 5 ha. Siete especies que habitan en los capones (*Trogon surrucura*, *Columba cayennensis*, *Cnemotriccus fuscatus*, *Leptotila rufaxilla*, *Pachyramphus viridis*, *Empidonax euleri* y *Cyanoloxia glaucocaerulea*) resultaron ser “especies sensibles al área” ya que requirieron 57 ha o más. Estas especies son propensas a extinguirse o volverse raras en capones pequeños, o sea que dependen de capones grandes para su supervivencia. Por lo tanto la conservación de las especies sensibles al área debería estar basada principalmente, en el área de hábitat adecuado para sostener poblaciones locales (Wenny *et al.* 1993).

Otro aspecto que influye en las tasas de mortalidad de individuos en los capones, que podría influir en la presencia y ausencia de ciertas especies, es la predación de las nidadas. En los capones, existe un efecto borde negativo, tanto en nidos en el suelo como en arbustos. Es decir que existe una tasa de predación que disminuye desde el interior hacia el borde de los

capones, probablemente relacionado a predadores que habitan el interior de los capones. La predación fue del 100% a los 11 días de colocados los nidos. Por último, los resultados de este trabajo confirman que el requerimiento mínimo de área de las especies de aves y la predación sobre sus nidos son también factores importantes en la composición y dinámica de la avifauna de los capones.

APÉNDICES

Apéndice 1. Lista del total de especies registradas en los capones.* Especies típicas de selva.

** Especies de selva y bosque.

Familia	Especie	Nombre común
Threskiornitidae	<i>Theristicus caerulescens</i>	Bandurria Mora
Cathartidae	<i>Cathartes aura</i>	Jote Cabeza Colorada
	<i>Coragyps atratus</i>	Jote Cabeza Negra
	<i>Accipiter striatus</i>	Esparvero Común
	<i>Busarellus nigricollis</i>	Aguilucho Pampa
Accipitridae	<i>Buteo magnirostris</i>	Taguató Común
	<i>Buteogallus meridionalis</i>	Aguilucho Colorado
	<i>Buteogallus urubitinga</i>	Águila Negra
	<i>Ictinia mississippiensis</i>	Milano Boreal
Falconidae	<i>Caracara plancus</i>	Carancho
	<i>Milvago chimachima</i>	Chimachima
	<i>Spiziateryx circumcinctus</i>	Halconcito Gris
Rallidae	<i>Aramides cajanea</i>	Chiricote
	<i>Aramides ypecaha</i>	Ipacaá
	<i>Columbina picuí</i>	Torcacita Común
	<i>Columbina tapalcoti</i>	Torcacita Colorada
	<i>Leptotila rufaxilla</i> *	Yerutí Colorada
Columbidae	<i>Leptotila verreauxi</i> **	Yerutí Común
	<i>Patagioenas cayannensis</i> *	Paloma Colorada
	<i>Patagioenas maculosa</i>	Paloma Manchada
	<i>Patagioenas picazuro</i>	Paloma Picazuro
	<i>Zenaida auriculata</i>	Torcaza
Psittacidae	<i>Aratinga acuticaudata</i>	Calancate Común
	<i>Aratinga leucophthalma</i> *	Calancate Ala Roja
	<i>Pionus maximiliani</i> *	Loro Maitaca
Cuculidae	<i>Crotophaga major</i>	Anó Grande

	<i>Guira guira</i>	Pirincho
	<i>Piaya cayana</i> *	Tingazú
	<i>Tapera naevia</i> **	Crespín
Strigidae	<i>Megascops choliba</i>	Alilicucú Común
Nyctibiidae	<i>Nyctibius griseus</i>	Urutaú Común
Caprimulgidae	<i>Nyctidromus albicollis</i>	Curiango
Trochilidae	<i>Chlorostilbon aureoventris</i>	Picaflor Común
	<i>Hylocharis chrysura</i>	Picaflor Bronceado
	<i>Leucochloris albicollis</i> **	Picaflor Garganta Blanca
Trogonidae	<i>Trogon surrucura</i> *	Surucuá Común
Ramphastidae	<i>Ramphastos toco</i> *	Tucán Grande
	<i>Campephilus leucopogon</i> **	Carpintero Lomo Blanco
	<i>Celeus lugubris</i> *	Carpintero Cabeza Pajiza
	<i>Colaptes campestris</i>	Carpintero Campestre
Picidae	<i>Colaptes melanochloros</i>	Carpintero Real
	<i>Melanerpes candidus</i>	Carpintero Blanco
	<i>Piculus chrysochloros</i> **	Carpintero Dorado Común
	<i>Picumnus cirratus</i> **	Carpinterito Común
	<i>Veniliornis passerinus</i> **	Carpintero Oliva Chico
	<i>Campylorhamphus trochilirostris</i> **	Picapalo Colorado
	<i>Certhiaxis cinnamomea</i>	Curitié Colorado
	<i>Furnarius rufus</i>	Hornero
Furnariidae	<i>Lepidocolaptes angustirostris</i> **	Chincherero Chico
	<i>Phacellodomus ruber</i>	Espinero Grande
	<i>Synallaxis frontalis</i> **	Pijuí Frente Gris
	<i>Syndactyla rufosuperciliata</i> *	Ticotico Común
Thamnophilidae	<i>Taraba major</i> **	Chororó
	<i>Thamnophilus caerulescens</i> **	Choca Común
	<i>Camptostoma obsoletum</i> **	Piojito Silbón
Tyrannidae	<i>Casiornis rufa</i> **	Burlisto Castaño
	<i>Cnemotriccus fuscatus</i> *	Mosqueta Ceja Blanca

	<i>Elaenia parvirostris</i> **	Fiofio Pico Corto
	<i>Empidonomus aurantioatrocristatus</i> **	Tuquito Gris
	<i>Empidonomus varius</i> **	Tuquito Rayado
	<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i> **	Mosqueta Ojo Dorado
	<i>Knipolegus aterrimus</i>	Viudita Común
	<i>Knipolegus cyanirostris</i> *	Viudita Pico Celeste
	<i>Lathrotriccus euleri</i> *	Mosqueta Parda
	<i>Machetornis rixosus</i>	Picabuey
	<i>Megarynchus pitangua</i> **	Pitanguá
	<i>Myiarchus ferox</i> **	Burlisto Pico Negro
	<i>Myiarchus swainsoni</i> **	Burlisto Pico Canela
	<i>Myiarchus tyrannulus</i> **	Burlisto Cola Castaña
	<i>Myiodynastes maculatus</i> **	Benteveo Rayado
	<i>Myiophobus fasciatus</i> **	Mosqueta Estriada
	<i>Pitangus sulphuratus</i>	Benteveo
	<i>Satrapa icterophrys</i>	Suirirí Amarillo
	<i>Serpophaga subcristata</i> **	Piojito Común
	<i>Sublegatus modestus</i> **	Suirirí Pico Corto
	<i>Suiriri suiriri</i> **	Suirirí Común
	<i>Tyrannus melancholicus</i>	Suirirí Real
	<i>Tyrannus savana</i>	Tijereta
	<i>Xolmis irupero</i>	Monjita Blanca
Tityridae	<i>Pachyramphus viridis</i> *	Anambé Verdoso
	<i>Pachyramphus polychopterus</i> **	Anambé Común
	<i>Pachyramphus validus</i> *	Anambé Grande
Vireonidae	<i>Cyclarhis gujanensis</i> **	Juan Chiviro
	<i>Vireo olivaceus</i> **	Chiví Común
Corvidae	<i>Cyanocorax chrysops</i> **	Urraca Común
	<i>Cyanocorax cyanomelas</i> *	Urraca Morada
Troglodytidae	<i>Troglodytes aedon</i>	Ratona Común
Poliophtilidae	<i>Poliophtila dumicola</i> **	Tacuarita Azul

Turdidae	<i>Turdus rufiventris</i> **	Zorzal Colorado
	<i>Turdus amaurochalinus</i>	Zorzal Chalchalero
Mimidae	<i>Mimus saturninus</i>	Calandria Grande
	<i>Conirostrum speciosum</i> *	Saí Común
	<i>Paroaria capitata</i>	Cardenilla
Thaupidae	<i>Paroaria coronata</i>	Cardenal Común
	<i>Tachyphonus rufus</i> **	Frutero Negro
	<i>Thlypopsis sordida</i> *	Tangará Gris
	<i>Thraupis sayaca</i> **	Celestino Común
	<i>Ammodramus humeralis</i>	Cachilo Ceja Amarilla
	<i>Arremon flavirostris</i> *	Cerquero de Collar
Emberizidae	<i>Coryphospingus cucullatus</i> **	Brasita de Fuego
	<i>Poospiza melanoleuca</i> **	Monterita Cabeza Negra
	<i>Sporophila collaris</i>	Corbatita Dominó
	<i>Zonotrichia capensis</i>	Chingolo
	<i>Cyanocompsa brissonii</i> **	Reinamora Grande
Cardinalidae	<i>Cyanoloxia glaucocaerulea</i> *	Reinamora Chica
	<i>Saltator aurantiirostris</i> **	Pepitero de Collar
	<i>Saltator caeruleus</i>	Pepitero Gris
	<i>Saltator similis</i> *	Pepitero Verdoso
	<i>Parula pitiayumi</i> **	Pitiayumí
Parulidae	<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	Arañero Cara Negra
	<i>Basileuterus culicivorus</i> *	Arañero Coronado Chico
	<i>Basileuterus leucoblepharus</i> *	Arañero Silbón
	<i>Agelaioides badius</i>	Tordo Músico
Icteridae	<i>Cacicus chrysopterus</i> **	Boyero Ala Amarilla
	<i>Cacicus solitarius</i> **	Boyero Negro
	<i>Gnorimopsar chopi</i>	Chopí
	<i>Icterus cayanensis</i> **	Boyerito
	<i>Molothrus bonariensis</i>	Tordo Renegrado
	<i>Molothrus rufoaxillaris</i>	Tordo Pico Corto
Fringillidae	<i>Euphonia chlorotica</i> **	Tangará Común

BIBLIOGRAFÍA

- Abbott, I. 1983. The meaning of z in species/area regressions and the study of species turnover in island biogeography. *Oikos* 41:385-390.
- Aceñolaza, F.G. 2004. Paleobiogeografía de la Región Mesopotámica. *En* Aceñolaza, F.G. 2004. Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino. INSUGEO, Miscelánea, 12:25-30.
- Agresti, A. 1996. An introduction to categorical data analysis. Editorial John Wiley and Sons, INC, pp. 103-129.
- Andrén, H. 1994a. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71:355-366.
- Andrén, H. 1994b. Can one use nested subset pattern to reject the random sample hypothesis? Examples from boreal bird communities. *Oikos* 70:489-491.
- Andrén, H. y P. Angelstam. 1988. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. *Ecology* 69:544-547.
- Anjos dos, L. y V. Graf. 1993. Riqueza de aves da Fazenda Santa Rita, região dos Campos Gerais, Palmeira, Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 10:673-693.
- Anjos dos, L. y R. Boçon. 1999. Bird communities in natural forest patches in southern Brazil. *Wilson Bull.* 111:397-414.
- Anjos dos, L., K.L. Schuchmann y R. Berndt. 1997. Avifaunal composition, species richness, and status in the Tibagi river basin, Paraná State, southern Brazil. *Ornitol. Neotrop.* 8:145-173.
- Anjos dos, L. 2001. Bird communities in five Atlantic forest fragments in southern Brazil. *Ornitol. Neotrop.* 12:11-27.

- Anzótegui, L.M. y S.S. Garralla. 2004. Palinología del Cuaternario en el Iberá, provincia de Corrientes. *En* Aceñolaza, F.G. 2004. Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino. INSUGEO, Tucumán. Miscelánea, 12: 49-54.
- Arbo, M.M. 2004. Flórula del Parque Nacional Mburucuyá. *En* Aceñolaza, F.G. 2004. Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino. INSUGEO, Miscelánea, 12: 117-124.
- Arrhenius, O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* 9:95-99.
- Askins, R.A. 1995. Hostile landscapes and the decline of migratory songbirds. *Science* 267:1956-1957.
- Askins, R.A., M.J. Philbrick y D.S. Sugen. 1987. Relationship between the regional abundance of forest and the composition of forest bird communities. *Biological Conservation* 39:129-152.
- Atmar, W. y B.D. Patterson. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96:373-382.
- Auer, S.K., R.D. Bassar, J.J. Fontaine y T.E. Martin. 2007. Breeding biology of passerines in a subtropical montane forest in northwestern Argentina. *The Condor* 109:321-333.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1988. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega. Barcelona. 886 pp.
- Beier, P., M. van Drielen y B.O. Kankam. 2002. Avifaunal collapse in West African forest fragments. *Conservation Biology* 16:1097-1111.
- Biedermann, R. 2003. Body size and area-incidence relationships: is there a general pattern? *Global Ecology and Biogeography* 12:381-387.
- Bird, B.M. y W.J. Boecklen. 1998. Nestedness and migratory status of avian assemblages in North America and Europe. *Biodiversity and Conservation* 7:1325-1331.

- Blake, J.G. 1991. Nested subsets and the distribution of birds on isolated woodlots. *Conservation Biology* 5:58-66.
- Blake, J.G. y J.R. Karr. 1984. Species composition of birds communities and the conservation benefit of large versus small forests. *Biological Conservation* 30:173-187.
- Bolger, D.T., A.C. Alberts y M.E. Soulé. 1991. Occurrence patterns of bird species in habitats fragments: sampling, extinction, and nested species subsets. *American Naturalist* 137:155-166.
- Bowman, G.B. y L.D. Harris. 1980. Effect of spatial heterogeneity on ground-nest depredation. *Ecology Monographi* 38:269-308.
- Brand, L.A. y T.L. George. 2000. Predation risks for nesting birds in fragmented coast redwood forest. *Journal of Wildlife Management* 64:42-51.
- Brown, J.H. 1971. Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. *American Naturalist* 105:467-478.
- Brown, J.H. 1978. The theory of insular biogeography and the distribution of boreal birds and mammals. *Great Basin Naturalist Memoirs* 2:209-227.
- Brown, J.H. 1986. Two decades of interaction between the McArthur-Wilson model and the complexities of mammalian distributions. *Biological Journal of the Linnean Society* 28:231-251.
- Brown, J.H. y M.V. Lomolino. 1998. *Biogeography*, second edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 692 pp.
- Brown, M. y J.J. Dinsmore. 1988. Habitat islands and the equilibrium theory of islands biogeography: testing some predictions. *Oecologia* 75:426-429.
- Brown, J.H. y M.V. Lomolino. 2000. Concluding remarks: historical perspective and the future of island biogeography theory. *Global Ecology & Biogeography* 9: 87-92.

- Brown, W.P. y P.J. Sullivan. 2005. Avian community composition in isolated forest fragments: a conceptual revision. *Oikos* 111:1-8.
- Brualdi, R.A. y J.G. Sanderson. 1999. Nested species subsets, gaps, and discrepancy. *Oecologia* 119:256-264.
- Burgman, M.A. y D.L. Lindenmayer. 1998. Conservation biology for the Australian environment. Surrey Beatty, Chipping Norton. 380 p.
- Bush, M.B. y R.J. Whittaker. 1991. Karakatau: colonization patterns and hierarchies. *Journal of Biogeography* 18:341-356.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Tomo 2. Buenos Aires. 122 pp.
- Carnevali, R. 1994. Fitogeografía de la Provincia de Corrientes. Gobierno de la Provincia de Corrientes-INTA: 18-23.
- Castelletta, M., N.S. Sodhi y R. Subaraj. 2000. Heavy Extinctions of Forest Avifauna in Singapore: Lessons for Biodiversity Conservation in Southeast Asia. *Conservation Biology* 14:1870-1880.
- Chasko, G.G. y J.E. Gates. 1982. Avian habitat suitability along a transmission-line corridor in an oak-hickory forest region. *Wildlife Monographs* 82:1-41.
- Chatellenaz, M.L. 2004. Avifauna del bosque de Quebracho Colorado y Urunday del noroeste de Corrientes, Argentina. *Facena* 20:3-12.
- Chatellenaz, M.L. 2008. Ecología alimentaria de dos especies simpátricas del género *basileuterus* en el nordeste de Argentina. *El Hornero* 23 (2):87-93.
- Chatellenaz, M.L, P.D. Cano, C. Saibene, y H.A. Ball. 2010. Inventario de las aves del Parque Nacional Mburucuyá (Provincia de Corrientes, Argentina). *Acta Zoológica Lilloana* 54:139-160.

- Clements, F.E. 1936. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology*, 24:252-284.
- Coleman, B.D., M.A. Mares, M.R. Willig y Y.H. Hsieh. 1982. Randomness, area, and species richness. *Ecology* 63:1121-1133.
- Connor, E.F. y E.D. McCoy. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist* 113:791-833.
- Connor, E.F. y E.D. McCoy. 2001. Species-area relationships. *En Encyclopedia of Biodiversity*, Volumen 5: 397-411 (S.A. Levin, Eds.). Academic Press: New York.
- Cook, R.R. y J.F. Quinn. 1995. The influence of colonization in nested species subsets. *Oecologia* 102:413-424.
- Cook, R.R. y J.F. Quinn. 1998. An evaluation of randomization models for nested species subsets analysis. *Oecologia* 113:584-592.
- Cook, W.M., K.T. Lane, B.L. Foster y R.D. Holt. 2002. Island biogeography, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters* 5:619-623.
- Crooks, K.R., A.V. Suarez, D.T. Bolger y M.E. Soulé. 2001. Extinction and colonization of birds on habitat islands. *Conservation Biology* 15:159-172.
- Culver, D.C. 1970. Analysis of simple cave communities I. Caves as islands. *Evolution* 24:463-474.
- Cutler, A. 1991. Nested faunas and extinction in fragmented habitats. *Conservation Biology* 5:496-505.
- Cutler, A. 1994. Nested biotas and biological conservation: metrics, mechanisms, and meaning of nestedness. *Landscape and Urban Planning* 28:73-82.
- Dardanelli, S. 1998. Biogeografía de aves de fragmentos de bosque de la provincia de Córdoba. Tesina de Grado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Córdoba.

- Dardanelli, S. 2006. Dinámica de comunidades de aves en fragmentos de bosque de la provincia de Córdoba. Tesis doctoral en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Córdoba.
- Dardanelli, S y M. Nores. 2001a. Relación especies/área, “nested subset” y turnover en aves de fragmentos de bosque en Córdoba, Argentina. Página 20, *en* Libro de Resúmenes, I Reunión Binac. Ecol., S. C. Bariloche, Argentina.
- Dardanelli, S. y M. Nores. 2001b. Extinción y colonización de aves en fragmentos de bosque de la Provincia de Córdoba, Argentina. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias 66:55-60.
- Dardanelli, S., D. Serra, y M. Nores. 2004. Variación interanual y estacional de la avifauna de fragmentos de bosque en Córdoba, Argentina. Página 127 en Libro de Resúmenes II Reunión Binacional de Ecología, Mendoza, Argentina.
- Dardanelli, S., M.L. Nores, y M. Nores. 2005. Respuestas de la avifauna a la fragmentación del bosque de llanura en Córdoba, Argentina. Página 86 en Libro de resúmenes XI Reunión Argentina de Ornitología, Buenos Aires, Argentina.
- Dardanelli, S., M.L. Nores y M. Nores. 2006. Minimum area requirements of breeding birds in fragmented woodland of Central Argentina. *Diversity and Distribution* 12:687-693.
- Darlington, P. 1957. *Zoogeography: the Geographical Distribution of Animals*. Wiley, New York.
- Davidar, P., K. Yoganand, T. Ganesh y S. Devy. 2002. Distributions of forest birds and butterflies in the Andaman islands, Bay of Bengal: nested patterns and processes. *Ecography* 25: 5-16.
- Diamond, J.M. 1969. Avifaunal equilibria and species turnover rates on the Channel Islands of California. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 69: 3199-3203).

- Diamond, J.M. 1972. Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 69:3199-3203.
- Diamond, J.M. 1974. Relaxation and differential extinction on land-Bridge Islands: Applications to natural reserves. 16 th International Ornithological Congress. *Evolution of Island Land Birds*. Pp: 616-662.
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. *En Ecology and evolution of communities*. Pp: 342-444 (M.L. Cody y J.M. Diamond, Eds.). Belknap Press, Cambridge, MA.
- Diamond, J.M. 1978. Critical areas for maintaining viable populations of species. *En M.W. Holdgate y M.J. Woodman (Eds.). The break-down and restoration of ecosystems*. Pp: 27-37. Plenum Press, New York.
- Diamond, J.M. y R.M. May. 1977. Species turnover rates on islands: dependence on census interval. *Science* 197:266-270.
- Di Rienzo, J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada y C.W. Robledo. InfoStat versión 2010. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Donovan, T.M., F.R. III. Thompson, J. Faaborg y J.R. Probst. 1995. Reproductive success of migratory birds in habitat source and sinks. *Conservation Biology* 9:1380-1395.
- Donovan, T.M., P.W. Jones, E.M. Annand y F.R. Thompson III. 1997. Variation in local-scale edge effects: mechanisms and landscape context. *Ecology* 78:2064-2075.
- Durrett, R. y S. Levin. 1996. Spatial models for species-area curves. *J. Theor. Biol.* 179:119-127.

- Eriksson, L.M., L. Edenius, V. Areskoug, y D.A. Merrit jr. 2001. Nest-predation at the edge: an experimental study contrasting two types of edges in the dry Chaco, Paraguay. *Ecography* 24:742-750.
- Estades, C.F. y S.A. Temple. 1999. Deciduous-forest bird communities in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations. *Ecological Applications* 9:573-585.
- Estrada, A., A. Rivera y R. Coates-Estrada. 2002. Predation of artificial nests in a fragmented landscape in the tropical region of Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 106:199-209.
- Faaborg, J., M. Brittingham, T. Donovan y J. Blake. 1995. Habitat fragmentation in the temperate zone. *En Ecology and management of neotropical migratory birds* (T.E. Martin y D.M. Finch, Eds.) Pp: 357-380. Oxford University Press, NY.
- Fahrig, L. 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: A synthesis. *Ecological Applications* 12:346-353.
- Fernández-Juricic, E. 2000. Local and regional effects of pedestrians on forest birds in a fragmented landscape. *Condor* 102: 247–255.
- Fischer, J. y D.B. Lindenmayer. 2002. Treating the nestedness temperature calculator as a “black box ” can lead to false conclusions. *Oikos* 99:193-199.
- Fischer, J. y D.B. Lindenmayer. 2005. Nestedness in fragmented landscapes: a case study on birds, arboreal marsupials and lizards. *Journal of Biogeography* 32:1737-1750.
- Fraga, R. y S. Narosky 1985. Nidificación de las aves argentinas (Formicariidae a Cinclidae). Asociación Ornitológica de La Plata, Buenos Aires.
- Fraser, G.S. y B.J.M. Stutchbury. 2004. Area-sensitive forest birds move extensively among forest patches. *Biological Conservation* 118:377-387.

- Freemark, K. y H.G. Merriam. 1986. Importance of area and habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forest fragments. *Biological Conservation* 36: 115-141.
- Gates, J.E. y L.W. Gysel. 1978. Avian nest dispersion and fledgling success in field-forest ecotones. *Ecology* 59:871-883.
- Gibbs, J. P. 1991. Avian nest predation in tropical wet forest: an experimental study. *Oikos* 60:155-161.
- Gilbert, F.S. 1980. The equilibrium theory of insular biogeography: fact or fiction? *Journal of Biogeography* 7:209-235.
- Gleason, H.A. 1922. On the relation between Species and Area. *Ecology*, Volumen 3 (2):158-162.
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53:7-26
- Greenway, J. C., Jr. 1958. Extinct and vanishing birds of the world. Special Publication No. 13. American Committee for International Wildlife Protection, New York.
- Haffer, J. 1985. Avian zoogeography of the neotropical lowlands. *Ornithol. Monogr.* 36:113-146.
- Haila, Y., L.K. Hanski y S. Raivio. 1993. Turnover of breeding birds in small forest fragments: the "sampling" colonization hypothesis corroborated. *Ecology* 74: 714-725.
- Harris, L.D. 1984. The fragmented forest. Island biogeographic theory and the preservation of biotic diversity. Univ. Chicago Press. Illinois.
- Hayden, T.J., J. Faaborg, y R.L. Clawson. 1985. Estimates of minimum area requirements for Missouri forest birds. *Trans. Mo. Acad. Sci.* 19:11-22.
- Heatwole, H. y R. Levins. 1973. Biogeography of the Puerto Rican Bank: Species-Turnover on a Small Cay, Cayo Ahogado. *Ecology* 54:1042-1055.

- Hinsley, S.A., P.E. Bellamy e I. Newton. 1995. Bird species turnover and stochastic extinction in woodland fragments. *Ecography* 18:41-50.
- Honnay, O., P. Endels, H. Vereecken y M. Hermy. 1999. The role of patch area and habitat diversity in explaining native plant species richness in disturbed suburban forest patches in northern Belgium. *Diversity and Distributions* 5:129-141.
- Hunt, G.L. y M.W. Hunt. 1974. Trophic levels and turnover rates: the avifauna of Santa Barbara Island, California. *Condor* 76:363-369.
- Ibáñez, J.J., J. Caniego y A. García Álvarez. 2005. Nested subset analysis and taxa-range size distributions of pedological assemblages: implications for biodiversity studies. *Ecological Modelling*, Volumen 182 (3-4): 239-256.
- Jones, H.L y J.M. Diamond. 1976. Short-times-base studies of turnover in breeding bird populations on the California channel islands. *Condor* 78:526-529.
- Kadmon, R. 1995. Nested species subsets and geographic isolation: a case study. *Ecology* 76:458-465.
- Kattan, G.H., H. Álvarez-López y M. Giraud. 1994. Forest fragmentation and birds extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology* 8:138-146.
- Keyser, A.J., G.E. Hill y E.C. Soehren. 1998. Effects of forest fragment size, nest density, and proximity to edge on the risk of predation to ground-nesting passerine birds. *Conservation Biology* 12:986-994.
- Klein, R.M. 1960. O aspecto dinámico do pinheiro brasileiro. *Sellowia* 12:17-44.
- Kodric-Brown, A. y J.H. Brown. 1993. Highly structured fish communities in Australian desert springs. *Ecology* 74:1847-1855.
- Lampila, P., M. Mönkkönen y A. Desrochers. 2005. Demographic responses by birds to forest fragmentation. *Conservation Biology* 19:1537-1546.

- Laurance, W.F. 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology & Evolution* 15:134-135.
- Laurance, W.F. y R.O. Bierregaard 1997. *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*, University of Chicago Press.
- Lee, M., L. Fahrig, K. Freemark y D.J. Currie. 2002. Importance of patch scale vs. landscape scale on selected forest birds. *Oikos* 96:110-118.
- Lewis, K.P. 2004. How important is the statistical approach for analysing categorical data? A critique using artificial nests. *Oikos* 104:305-315.
- Loiselle, B.A. y W.G. Hoppes. 1983. Nest predation in insular and mainland rainforest in Panama. *Condor* 85:93-95.
- Lomolino, M.V. 1996. Investigating causality of nestedness of animal communities: selective immigrations or extinctions? *Journal of Biogeography* 23:699-713.
- Lomolino, M.V. 2000a. Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship. *Journal of Biogeography* 27:17-26.
- Lomolino, M. V. 2000b. An Overview of Biogeography, In *Encyclopedia of Biodiversity* (S. Levin, Ed.). Academic Press, California.
- Lomolino, M.V. 2000c. A species-based theory of insular zoogeography. *Global Ecology and Biogeography*. 9:39-58
- Lomolino, M.V. 2001. The species-area relationship: new challenges for an old pattern. *Progress in Physical Geography* 25:1-21.
- Lynch, J.F. y N.K. Johnson. 1974. Turnover and equilibria in insular avifaunas with special reference to the California Channel Islands. *Condor* 76:370-384.
- Lynch, J.F. y D.F. Whigham. 1984. Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland, USA. *Biological Conservation* 28:287-324.

- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17:373-387.
- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Magurran, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Markgraf, V. 1984. Paleoenvironmental history of the last 10.000 years in Northwestern Argentina. *En* Garleff, K. y H. Stingl (Eds.). Symposium: Sudamerika-Geomorphologie und Paleoökologie des jüngeren Quartärs. *Zentralblatt fuer Geologie und Paleontologie*. T.1 (11-12):1739-1749.
- Martin, T.E. 1987. Artificial nest experiments: effects de nest appearance and type of predator. *Condor* 89:925-928.
- McAbendroth, L., P.M. Ramsay, A. Foggo, S.D. Rundle y D.T. Bilton. 2005. Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? *Oikos* 111:279-290.
- McCullagh, P. 1980. Regression models for ordinal data. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B (Methodological)*, 42:109-142.
- McGarigal, K. y S.A. Cushman. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12(2): 335-345.
- Miller, R.J. y R.G. Wiegert. 1989. Documenting completeness, species-area relations, and the species-abundance distribution of a regional flora. *Ecology* 70:16-22.
- Møller, A.P. 1988. Nest predation and nest site choice in passerine birds in habitat patches of different size: a study of magpies and blackbirds. *Oikos* 53:215-221.

- Montanelli, S.B. y L. González. 1998. Caracterización climática del Parque Nacional Mburucuyá. Informe Inédito. Corrientes, Administración de Parques Nacionales: 12 pp.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58-62.
- Narosky, S. y S. Salvador. 1998. Nidificación de las aves argentinas (Tyroniidae). Asociación Ornitológica de La Plata, Buenos Aires.
- Navas, J.R., T. Narosky, N.A. Bó y J.C. Chébez. 1991. Lista Patrón de Nombres Comunes de las Aves Argentinas. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina, 39 pp.
- Newmark, W.D. 1991. Tropical forest fragmentation and the local extinction of understory birds in the Usambara Mountains, Tanzania. *Conservation Biology* 5:67-78.
- Niehaus, A.C., S.B. Heard, S.D. Hendrix y S.L. Hillis. 2003. Measuring edge effects on nest predation in forest fragments: Do finch and quail eggs tell different stories? *American Midland Naturalist* 149:335-343.
- Nupp, T.E., y R.K. Swihart. 2000. Landscape-level correlates of small-mammal assemblages in forest fragments of farmland. *Journal of Mammalogy* 81: 512-526.
- Nores, M. 1987. Zonas ornitogeográficas. *En* Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay (T. Narosky y D. Yzurieta, Eds.) Pp: 297-303. Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- Nores, M. y M.M. Cerana. 1990. Biogeography of forest relics in the mountains of northwestern Argentina. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 63: 37-48.
- Nores, M. 1992. Bird Speciation in Subtropical South America in Relation to Forest Expansion and Retraction. *The Auk* 109:346-357.

- Nores, M. 1995. Insular biogeography of birds on mountain-tops in north western Argentina. *Journal of Biogeography* 22:61-70.
- Nores, M., M.M. Cerana y D.A. Serra. 2005. Dispersal of forest birds and trees along the Uruguay River in southern South America. *Diversity and Distributions* 11:205-217.
- Olrog, C.C. 1984. Las aves argentinas. Una nueva guía de campo. Administración de Parques Nacionales, Madrid, 352 pp.
- Opdam, P., D. Van Dorp y C.J.F. Ter Braak. 1984. The effect of isolation on the number of woodland birds in small woods in the Netherlands. *Journal of Biogeography* 11:473-478.
- Opdam, P., G. Rijisdijk y F. Hustings. 1985. Bird communities in small woods in an agricultural landscape: effects of area and isolation. *Biological Conservation* 34:333-352.
- Patterson, B.D. 1987. The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. *Conservation Biology* 1:323-334.
- Patterson, B.D. 1990. On the temporal development of nested subset patterns of species composition. *Oikos* 59:330-342.
- Patterson, B.D. y W. Atmar. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society* 28:65-82.
- Patterson, B.D. y W. Atmar. 2000. Analyzing species composition in fragments. *En Isolated vertebrate communities in the tropics* (G. Rheinwald Ed.) Pp: 9-24. *Bonner Zoologische Monographien* 46, Bonn, Germany.
- Patterson, B.D. y J.H. Brown. 1991. Regionally nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages. *Journal of Biogeography* 18:395-402.
- Patterson, B.D., V. Pacheco y S. Solari. 1996. Distributions of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology* 240:637-68.

- Paton, P.W.C. 1994. The effect of edge on avian nest success: how strong is the evidence? *Conservation Biology* 8:17-26.
- Picman, J. 1988. Experimental study of predation on eggs of ground-nesting birds: effects of habitat and nest distribution. *Condor* 90: 124-131
- Piessens, K., Honnay, O., Nackaerts, K., y M. Hermy. 2004. Plant species richness and composition of heathland relics in north northwestern Belgium: evidence for a rescue effect? *Journal of Biogeography* 31: 1683-1692.
- Popolizio, E. 1970. Algunos rasgos de la geomorfología del nordeste argentino. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, Buenos Aires, 11, Suplemento, pp: 17-35.
- Popolizio, E. 1983. Los sistemas de escurrimiento de las llanuras del NEA como expresión del sistema geomórfico. Pp: 1349-1419, en: *Hidrología de las grandes llanuras*, Actas del Coloquio de Olavaria, Volumen III, UNESCO, Buenos Aires.
- Popolizio, E. 1994. La Teoría General de Sistemas y el CEDENEA. *Geociencias*, Resistencia, N° 19:1- 16.
- Popolizio, E. 1995. Características Generales del Microsistema del Iberá. *Geociencias*, Revista del Centrod de Geociencias Aplicadas, Resistencia, N° 20: 14- 24.
- Popolizio, E. 1999. La geomorfología y los sensores remotos, frente al cambio climático global y las obras viales en áreas del NEA. III. Congreso de Unidades Ambientales de Vialidad, Córdoba, Mayo de 1999, pp: 1-14 (en separatum).
- Pozo, C. y J. Llorente Bousquets. 2001. La teoría del equilibrio insular en biogeografía y conservación. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 26 (100): 321-339.
- Preston, F.W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29:254-283.
- Preston, F.W. 1962a. The canonical distribution of commonness and rarity: part I. *Ecology* 43:185 215.

- Preston, F.W. 1962b. The canonical distribution of commonness and rarity: part II. *Ecology* 43:410-432.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Remeš, V. 2005. Birds and rodents destroy different nests: a study of Blackcap *Sylvia atricapilla* using the removal of nest concealment. *Ibis* 147:213-216.
- Remsen, J.V., JR, Cadena C.D., Jaramillo A., Nores M., Pacheco J.F., Pérez-Emán J., Robbins M.B., Stiles F.G., Stotz D.F. y Zimmer K.J. 2012. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. [URL:<http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>]
- Ricklefs, R.E., 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smith. Contr. Zool.* 9:1-48.
- Riebesell, J.F. 1982. Arctic-alpine plants on mountaintops: agreement with island biogeography theory. *Amer. Nat.* 119:657-674.
- Robbins, C.S. 1979. Effect of forest fragmentation on bird populations. *En Management of north central and northeastern forests for nongame birds* (R.M. De-Graaf y K.E. Evans, Eds.) Pp: 198-212. U.S.D.A. Forest Service, Gen. Tech. Rep. NC-51.
- Robbins, C.S., D.K. Dawson y B.A. Dowell. 1989. Habitat area requirements of breeding forest birds of the middle atlantic states. *Wildlife Monographs* 103:1-34.
- Robinson, S.K. 1992. Population dynamics of breeding Neotropical migrants in a fragmented Illinois landscape. *En Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds* (J.M. Hagan y D.W. Johnson, Eds.) Pp: 408-418. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

- Robinson, S.K. y D.S. Wilcove. 1994. Forest fragmentation in the temperate zone and its effects on migratory songbirds. *Bird Conservation International* 4:233-249.
- Robinson, S.K., F.R. Thompson, T.M. Donovan, D.R. Whitehead y J. Faaborg. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267:1987-1990.
- Rosenfield, R.N., C.M. Morasky, J. Bielefeldt y W.L. Loope. 1992. Forest fragmentation and island biogeography. A summary and bibliography. Technical Report. US national Park Service, Washington DC.
- Rosenzweig, M.L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Rougés, M. y J.G. Blake. 2001. Tasas de captura and dietas de aves del sotobosque en el Parque Biológico Sierra de San Javier, Tucumán. *Hornero* 16(1):7-15.
- Saibene, C. y S. Montanelli. 1997. Mapeo de las comunidades vegetales leñosas del Parque Nacional Mburucuyá, Corrientes, Argentina. *Facena* 13:49-57.
- Samson, F.B. 1980. Island biogeography and the conservation of prairie birds. En Proc. 7th N. Am. Prairie Conf. (C.L. Kucera, Ed.) Pp: 293-305. SW Mo. State University, Springfield.
- Santos, T. y J.L. Tellería. 1992. Edge effects on nest predation in Mediterranean fragmented forests. *Biological Conservation* 60:1-5.
- Sargent, R.A., J.C. Kilgo, B.R. Chapman y K.V. Miller. 1998. Predation of artificial nests in hardwood fragments enclosed by pine and agricultural habitats. *Journal of Wildlife Management* 62:1438-1442.
- Sauer, J.D. 1969. Oceanic islands and biogeographic theory. *Geogr. Rev.* 59:582-593.
- Saunders, D.A., R.J. Hobbs y C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32.

- Schoener, T.W. 1976. The species-area relation within archipelagos: models and evidence from island land birds. *Proceedings of the XVI International Ornithological Congress* 6:629-642.
- Schoener, T.W. 1988. On testing the MacArthur-Wilson model with data on rates. *American Naturalist* 131:847-864.
- Skutch A.F. 1947. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91:430-455.
- Settele, J., C.R. Margules, P. Poschlod y K. Henle. 1996. Species survival in fragmented landscapes. (J.Settele, Ed.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Sfenthourakis, S., S. Giokas y M. Mylonas. 1999. Testing for nestedness in the terrestrial isopods and snails of Kyklades islands (Aegean archipelago, Greece). *Ecography* 22: 384-395.
- Silva, J.M.C. 1996. Distribution of Amazonian and Atlantic birds in gallery forests of the Cerrado Region, South America. *Ornitología Neotropical* 7, 1-18.
- Simberloff, D.S. 1974. Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Volumen 5: 161-182.
- Simberloff, D.S y L.G. Abele. 1976. Island biogeography and conservation: strategy and limitations. *Science* 193:1032.
- Simberloff, D.S y J.L. Martin. 1991. Nestedness of insular avifaunas: simple statistics masking complex species patterns. *Ornis Fennica* 68:178-192.
- Smith, L.B. 1962. Origins of the flora of southern Brazil. *Bull. U.S. Natl. Mus.* 35:215-249.
- Söderström, B. 1999. Artificial nest predation rates in tropical and temperate forests: a review of the effects of edge and nest site. *Ecography* 22:454-46.

- Soulé, M.E., A.C. Alberts y D.T. Bolger. 1992. The effects of habitat fragmentation on chaparral plants vertebrates. *Oikos* 63:39-47.
- Stamatti, G. 2002. Propuesta de zonificación del Parque Nacional Mburucuyá, Corrientes, Argentina. Centro de Zoología Aplicada. Córdoba, Universidad Nacional de Córdoba: 65.
- Sugden, L.G. y G.W. Beyersergen. 1987. Effect of nesting cover and density on American crow predation on simulated duck nests. *J. Wildl. Manage* 51: 481-485.
- Tellería, J.L. R. Baqueros y T. Santos. 2003. Effects of forest fragmentation on European birds: implications of regional differences in species richness. *Journal of Biogeography*, 30, 621–628.
- Tellería, J.L., J.L. Venero y T. Santos. 2006. Conserving birdlife of peruvian highland bogs: effects of patch-size and habitat quality on species richness and bird numbers. *Ardeola* 53(2) 271-283.
- Temple, S.A. y J.R. Cary. 1988. Modeling dynamics of habitat-interior bird populations in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 2:340-347.
- Tortorelli, L.A. 1956. Maderas y bosques argentinos. Edición ACME Agency, Buenos Aires. 910 pp.
- Tressens, S.G., R.O. Vanni y M.G. López. 2002. Las plantas terrestres. *En Arbo*, M.M. y Tressens, S.G. (Eds.). Flora del Iberá. EUDENE. Corrientes. 613 pp.
- Tscharntke, T., I. Steffan-Dewenter, A. Kruess y C. Thies. 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. *Ecological Research* 17: 229-239.
- Turner, W.R. y E. Tjørve. 2005. Scale-dependence in species-area relationships. *Ecography* 28:721-730.

- Van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1:3-26.
- Vanzolini, P.E. 1968. Geography of the South American Gekkonidae (Sauria). *Arquivos de Zoologia* 17 (2): 85-112.
- Vanzolini, P.E. 1981. A quasi-historical approach to the natural history of the differentiation of reptiles in tropical geographic isolates. *Papeis Avulsos de Zoologia, Sao Paulo* 34: 189-204.
- Vergara, P.M. y J.A. Simonetti. 2003. Forest fragmentation and rhinocryptid nest predation in central Chile. *Acta Oecologica* 24: 285-288.
- Vuilleumier, F. 1970. Insular biogeography in continental regions. I. The Northern Andes of South America. *American Naturalist* 104:373-388.
- Watling, J.I. y M.A. Donnelly. 2006. Fragments as islands: a synthesis of faunal responses to habitat patchiness. *Conservation Biology* 20:1016-1025
- Watson, D.M. 2002. A conceptual framework for studying species composition in fragments, islands and other patchy ecosystems. *Journal of Biogeography* 29:823-834.
- Watson, D.A. 2003. Long-term consequences of habitat fragmentation-highland birds in Oaxaca, Mexico. *Biological Conservation* 111:283-303.
- Watson, J.E.M., R.J. Whittaker y T.P. Dawson. 2004. Avifaunal responses to habitat fragmentation in the threatened littoral forests of south-eastern Madagascar. *Journal of Biogeography* 31:1791-1807.
- Watson, J.E.M., R.J. Whittaker y D. Freudenberger. 2005. Bird community responses to habitat fragmentation: how consistent are they across landscapes? *Journal of Biogeography* 32:1353-1370.

- Wenny, D.G., R.L. Clawson, J. Faaborg y S.L. Sheriff. 1993. Population density, habitat selection and minimum area requirements of three forest-interior warblers in Central Missouri. *Condor* 95:968-979.
- Wilcove, D.S. 1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66:1211-1214.
- Wilcove, D.S., C.H. McLellan y A.P. Dobson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. *En Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, (M. E. Soule Ed.) Pp: 237-256. Sinauer Assoc., Sunderland, MA.
- Wilcox, B.A., D.D. Murphy, P.R. Elrich y G.T. Austin. 1986. Insular biogeography of the montane butterfly faunas in the Great Basin: comparison with birds and mammals. *Oecologia* 69:188-194.
- Whitcomb, B.L., Whitcomb, R.F. y D.Bystrak. 1977. Island biogeography and 'habitat islands' of eastern forest. Part III. Long-term turnover and effects of forest fragments. *American Birds* 31: 17-23.
- Whitcomb, R.F., C.S. Robbins., J.F. Lynch, B.L. Whitcomb, M.K. Klimkiewicz y D. Bystrak. 1981. Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest. *En Forest island dynamics in man-dominated landscapes* (R.L. Burgess y D.M. Sharpe, Eds.) 27 pp.
- Williams, C.B. 1947. The logarithmic series and its application to biological problems *J. Ecol.* 84:253-272.
- Williams, C.B. 1964. *Patterns in the Balance of Nature*, Academic Press, N.Y. 324 pp.
- Williams, S.E. y J.M. Hero. 2001. Multiple determinants of Australian tropical frog biodiversity. *Biological Conservation* 98: 1-10

- Williamson, M. 1978. A comment on the equilibrium turnover rates for islands. *American Naturalist* 112:241-243.
- Williamson, M. 1981. *Island Populations*. Oxford University Press. 286 pp.
- Williamson, M. 1988. Relationship of species number to area, distance and other variables. *En Analytical Biogeography, an integrated approach to the study of animal and plant distributions* (A.A. Myers y P.S. Giller, Eds.) Pp: 91-115. Chapman and Hall. London.
- Williamson, M. 1989. The McArthur and Wilson theory today: true but trivial. *Journal of Biogeography* 16:3-4.
- Wilson, G.R., M.C. Brittingham y L.J. Goodrich. 1998. How well do artificial nests estimate success of real nests? *Condor* 100:357-364.
- Worthen, W.B. 1996. Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. *Oikos* 76:417-426.
- Worthen, W.B., M.L. Carswell y K.A. Nelly. 1996. Nested subset structure of larval mycophagous fly assemblages: nestedness in a non-island system. *Oecologia* 107:257-264.
- Wright, S.J. 1985. How isolation affects rates of turnover of species on islands. *Oikos* 44: 331-340.
- Wright, D.H. y J.H. Reeves. 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia* 92:416-428.
- Wright, D.H., B.D. Patterson, G.M. Mikkelsen, A. Cutler y W. Atmar. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113:1-20.
- Yahner, R.H. y A.L. Wright. 1985. Depredation on artificial ground nests: effects of edge and plot age. *J. Wildl. Manage.* 49:508-13.

- Yahner, R.H. y B.L. Cypher. 1987. Effects of nest location on depredation of artificial arboreal nests. *J. Wildlife Manag.* 51:178-181.
- Yahner, R.H. y D.P. Scott. 1988. Effects of forest fragmentation on depredation of artificial nests. *Journal of Wildlife Management* 52:158-161.
- Yahner, R.H., Morrel T.E. y J.S. Rachael. 1989. Effects of edge contrast on depredation of artificial avian nest. *Journal of Wildlife Management* 53(4):1135-1138.
- Yahner, R.H. y R.A. Voytko. 1989. Effects of nest-site selection on depredation of artificial nests. *J. Wildl. Manage.* 53:21-25.
- Yahner, R.H. y C.A. DeLong. 1992. Avian predation and parasitism on artificial nests and eggs in two fragmented landscapes. *Wilson Bulletin* 104:162-168.
- Zanette, L. y B. Jenkins. 2000. Nesting success and nest predators in forest fragments: a study using real and artificial nests. *Auk* 117:445-454.