

Tesis doctoral en Ciencias Agrarias y Forestales

Las comunidades de aves terrestres como
indicadoras de impactos en bosques de
Nothofagus antarctica de Tierra del Fuego

Por

Julieta Benitez

Licenciada en Ciencias Ambientales

Dra. María Vanessa Lencinas

CADIC-CONICET (directora)

Dr. Marcelo Barrera

LISEA-UNLP (codirector)



Universidad Nacional de La Plata

Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales

La Plata, Argentina

2021

A Pirén

Agradecimientos

En primer lugar, a Luciano por ser mi apoyo y compañía en los buenos y no tan buenos momentos. A Pirén por brindarme su amor y alegría cada día desde que nació, y por ser mi impulso para seguir adelante. A mis padres, Andrea y Juan, por apoyarme y alentarme a perseguir y hacer lo que me gusta. Al resto de mi familia, en especial a Rocío, por su cariño y motivación. A Sofí, Mari, Ine, Romi, Caro y Ro por su aliento a pesar de la distancia.

A mis directores, Vane y Marce por acompañarme en este proceso y por sus valiosos consejos y motivación a lo largo de estos años. A mis compañeros de oficina, Mica y Fran, por su amistad y buenos consejos durante el transcurso de mi tesis. A mis compañeros del Laboratorio Gime, Rosi, Cris, Guille, Moni y Ale por la ayuda durante las salidas al campo, por enseñarme y por compartir lindos momentos. A Vane, Cristóbal, Pau, Ine y Agus por brindarme su colaboración con los censos de aves, sin la cual su realización no hubiese sido posible. A Mica por su ayuda con la confección de mapas y análisis del paisaje. Y a Vane, Fran, Pau y Juan por su ayuda con la instalación de trampas de artrópodos, nidos artificiales y cámaras trampas. Además, a los revisores por sus valiosos comentarios.

Al Laboratorio de Recursos Agroforestales por el espacio y materiales para el trabajo tanto de campo como de oficina necesaria para el desarrollo de mi tesis. A CADIC por brincar la infraestructura y a CONICET por el financiamiento de mi beca doctoral.

A los propietarios de las estancias: Ana Luna y sus padres, Carlos Henninger, Roberto y Carol Daniels, Juan Carlos y Rachel Apolinaire, y Benjamín Roberts por facilitarme el ingreso a sus propiedades para realizar el relevamiento de datos necesario para esta tesis. Por brindarme las instalaciones para alojarme y por compartir sus conocimientos.

Por último, a estos maravillosos bosques y sus aves.

RESUMEN

El uso ganadero de los bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego (Argentina) ha sido históricamente extensivo y poco planificado, y usualmente basado en la reducción de cobertura arbórea mediante cortas para aumentar la producción de forraje bajo su dosel. El objetivo de esta tesis fue analizar estructura y rasgos funcionales de las comunidades de aves terrestres, diurnas y residentes estivales (principalmente passeriformes), en diferentes estados del bosque de *N. antarctica* evaluando el efecto de variables ambientales a escala local y de paisaje, así como el potencial uso de las aves como indicadores de impactos para mejorar las propuestas de estrategias de manejo foresto-ganadero existentes. Este trabajo se realizó en 4 Estancias (Los Cerros, Rolito, Las Hijas y Cabo San Pablo) ubicadas en el centro y este de la Isla Grande de Tierra del Fuego (Argentina). Se estudiaron 4 tipos de bosque: un tipo con raleos (Abiertos) y tres tipos sin raleos (Muy Cerrados, Cerrados y Muy Abiertos). Las aves se estudiaron en puntos de observación fijos, donde se realizaron conteos durante los meses de enero y febrero del 2017 y 2018 en Los Cerros, 2018 y 2019 en Rolito, y 2019 y 2020 en Las Hijas y Cabo San Pablo, para caracterizar estructura (composición, riqueza, densidad, biomasa e índices de diversidad) y rasgos funcionales (grupos tróficos, uso de sustratos, tipo de nidificación y estatus migratorio). En Los Cerros y Rolito también se analizó la susceptibilidad a la depredación de nidos artificiales. Los efectos analizados fueron: a escala local, la estructura forestal (altura dominante, área basal, cobertura de copas, densidad de árboles y diámetro medio), la cobertura del suelo (sotobosque, residuos leñosos, plantas no-vasculares, renovales y suelo sin vegetación), y la oferta alimenticia, vegetal (riqueza y cobertura total, de gramíneas y de dicotiledóneas consumidas por aves) y de la artropofauna (abundancia total y proporción de los órdenes más importantes); y a escala de paisaje, área, perímetro y forma del parche; área, número de parches, índice del parche más grande y conectividad de bosques y áreas abiertas; y total de bordes y densidad de bordes. Las variables fueron evaluadas mediante modelos lineales generalizados (GLM) y generalizados mixtos (GLMM), y multivariados (PCA, MRPP, IndVal, y CCA). Se pudo identificar mayor riqueza y diversidad de especies de aves en bosques Abiertos (raleados) y Muy Abiertos, dadas por la presencia de especies de áreas abiertas o de bordes de bosque. Por otro lado, se identificaron menores densidades de omnívoros y granívoras en bosques Cerrados y Muy Cerrados, respectivamente, vinculadas a los sustratos de alimentación. El uso de los sustratos difirió entre tipos de bosque, estando el uso de

sustratos bajos y copas relacionado con su disponibilidad. Mientras que el uso de ramas y fustes, y la densidad de individuos volando se asociaron a la estructura forestal (cobertura de copas y área basal, entre otras). Por otro lado, la densidad de especies que nidifican en huecos y copa abierta, así como la densidad de residentes y migradoras, también difirieron entre tipos de bosque y se asociaron a la altura dominante y a la cobertura de copas. Los bosques raleados, si bien presentaron algunas diferencias con los Cerrados y Muy Cerrados (mayor riqueza de especies, diversidad, uso de sustratos bajos, densidad de aves volando y de migradoras), fueron parecidos en otros rasgos (ej. densidad de aves que utilizan ramas y copas o que nidifican en huecos), observándose en ellos incluso especies especialistas de bosque (*Pygarrhichas albogularis* y *Aphrastura spinicauda*). Si bien no se encontraron diferencias significativas en la susceptibilidad a la depredación de nidos artificiales entre tipos de bosque, los nidos que se encontraban en bosques Muy Abiertos fueron depredados más rápido. Este estudio permitió identificar especies indicadoras de bosques Cerrados y Muy Cerrados (*A. spinicauda*, *P. albogularis*), Abiertos (*Spinus barbatus*) y Muy Abiertos (ej. *Tachycineta leucopyga*). Por lo tanto, estas especies se podrían utilizar para el monitoreo de los raleos en estos bosques. Al analizar variables de diferentes escalas espaciales (local y paisaje), se pudo observar que las mismas influyeron sobre diferentes grupos de especies. Por ejemplo, la estructura forestal (área basal, cobertura de copas) y el área del parche de bosque tuvieron mayor efecto sobre *P. albogularis*. Se concluye que ciertas características a nivel local (ej. mayor área basal, cobertura de copas y de renovales, y proporción de himenópteros), así como a nivel de paisaje (ej. parches de bosque grandes e irregulares, alternancia con áreas abiertas), favorecen a una mayor diversidad de aves en los bosques de *N. antarctica* de Tierra del Fuego. El desarrollo de propuestas de manejo forestales y silvopastoriles que preserven o favorezcan la presencia de paisajes y parches de bosque con estas características contribuiría a que el manejo de estos bosques sea más sustentable.

ABSTRACT

The livestock use of *Nothofagus antarctica* forests of Tierra del Fuego (Argentina) has historically been extensive and little planned, and usually based on the reduction of tree cover by cuttings to increase forage production under the canopy. The objective of this thesis was to analyse the structure and functional traits of terrestrial, diurnal and summer resident bird communities (mainly passerines) in different states of *N. antarctica* forests evaluating the influence of environmental variables at the local (forest structure, soil cover, and plant food supply and arthropods) and landscape level (composition and configuration), as well as the potential of birds as indicators of impacts to improve existing forestry-livestock management. This work was carried out in 4 ranches (Los Cerros, Rolito, Las Hijas and Cabo San Pablo) located in the center and east of the Isla Grande de Tierra del Fuego (Argentina). Four types of forest were studied, including forests with thinning (Open) and without thinning (Very Closed, Closed and Very Open). Point counts were fixed during January and February of 2017 and 2018 in Los Cerros, 2018 and 2019 in Rolito, and 2019 and 2020 in Las Hijas and Cabo San Pablo, to characterized: structure (composition, richness, density, biomass and diversity indices) and functional traits (trophic groups, use of strata, type of nesting and migratory status) of bird assemblages. In Los Cerros and Rolito, susceptibility to predation of artificial nests was also analyzed. The effects analysed were: at local scale, forest structure (dominant height, basal area, canopy cover, mean diameter and tree density), ground cover (understory, debris, no-vascular plants, renewals and bare soil), food supply offered by plants (richness and total cover, and cover of grasses and dicotyledons consumed by birds) and arthropods (total abundance and proportion of the most important orders); and at landscape scale, area, perimeter and shape of the patch; area, number of patches, index of the largest patch and connectivity of forests and open areas; and total and border density. The variables were evaluated by generalized linear models (GLM), mixed models (GLMM), and multivariate (PCA, MRPP, IndVal, and CCA) analyzes. It was possible to identify greater richness and diversity of bird species in Open (thinning) and Very Open forests, caused by the appearance of species from open areas or forest edges. On the other hand, lower densities of omnivores and granivores were identified in Closed and Very Closed forests, respectively, linked to feeding substrates. The use of substrates differed between forest types, with the use of low substrates and canopies related to their availability. While the use of branches and stems, and the density of individuals flying

were associated with characteristics of the forest structure (canopy cover, basal area, among others). On the other hand, the density of species that nest in holes and open canopies, as well as the density of residents and migrants, differed between forest types, and were associated with dominant height and canopy cover. Although the thinned forests presented some differences with the Closed and Very Closed forests (greater species richness, diversity, use of low substrates, density of flying and migrant birds), these were similar in other traits (e.g. density of birds that use branches and stem or that nest in holes), and even the studied forest specialists (*Pygarrhichas albogularis* and *Aphrastura spinicauda*) were present there. Although significant differences were not found in susceptibility to nest predation, nests in Very Open forests were predated faster. This study allowed to identify indicator species of Closed and Very Closed (*P. albogularis* and *A. spinicauda*), Open (*Spinus barbatus*) and Very Open forests (e.g. *Tachycineta leucopyga*). Therefore, these species could be used for the monitoring of thinning in these forests. When analyzing variables of different spatial scales (local and landscape), it was possible to observe that they influenced different groups of species, demonstrating the importance of using multiple spatial scales to better understand which habitat variables are associated with the assemblage and the different functional groups of birds. For example, the forest structure (basal area, canopy cover) and the area of the forest patch were the variables that most influenced *P. albogularis*. It is concluded that the permanence of certain characteristics at the local level (e.g. basal area, canopy cover, cover of renewals, proportion of Hymenoptera), as well as at the landscape level (e.g. large patches of forest, irregular shaped forest patches, increased number of patches of open areas), favor a greater diversity of birds in the forests of *N. antarctica* of Tierra del Fuego. The development of forest and silvopastoral management proposals that preserve or favor the presence of landscapes and forest patches with these characteristics would contribute to making the management of these forests more sustainable.

Publicaciones surgidas de esta tesis

Congresos:

- Estimación de la función ambiental de los paisajes boscosos y esteparios de Tierra del Fuego a través de la caracterización de su avifauna usando datos de eBird. *III Congreso Internacional Agroforestal patagónico* (2016).
- Las comunidades de aves terrestres como indicadoras de impactos en bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego. *VI Seminario de Nothofagus silvicultura, manejo y conservación* (2017).
- Efecto de la apertura del dosel en el ensamble de aves de bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego con ganadería integrada. *IV Congreso nacional de sistemas silvopastoril* (2018).
- Susceptibilidad a la depredación de nidos artificiales en bosques de *Nothofagus antarctica* de la Isla Grande de Tierra del Fuego. *XXVIII Reunión Argentina de Ecología* (2018).
- Efectos del raleo sobre el ensamble de aves en bosques con ganadería integrada. *IV Jornadas Forestales de Patagonia Sur y IV Congreso Internacional Agroforestal Patagónico* (2019).
- Relación entre variables del paisaje y la avifauna en bosques de Ñire con ganadería integrada. *IV Jornadas Forestales de Patagonia Sur y IV Congreso Internacional Agroforestal Patagónico* (2019).
- Efecto de la estructura forestal sobre la depredación de nidos artificiales en bosques de ñire. *IV Jornadas Forestales de Patagonia Sur y IV Congreso Internacional Agroforestal Patagónico* (2019).
- ¿Incrementa la avifauna en bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego por la apertura del dosel con fines silvopastoriles? *XVIII Reunión Argentina de Ornitología* (2019).
- Relación entre la densidad de aves y la disponibilidad de recursos en bosques de *Nothofagus antarctica* (Nothofagaceae) bajo manejo silvopastoril en Tierra del Fuego, Argentina. *X Congreso Internacional de Sistemas Silvopastoriles* (2019).
- Efecto de las características del hábitat y el paisaje sobre el ensamble de aves de bosques con ganadería integrada en Tierra del Fuego. *IV Congreso Argentino de Ecología del Paisaje* (2019).
- Cambios en la diversidad funcional de la comunidad de aves en bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego bajo uso silvopastoril. *IV Congreso Nacional de Conservación de la Biodiversidad* (2019).

Publicaciones en revistas científicas:

- Benitez J, Huertas Herrera A, Martínez Pastur GJ, Pizarro JC, Lencinas MV. 2017. Estimación de la función ambiental de los paisajes boscosos y esteparios de Tierra del Fuego a través de la caracterización de su avifauna usando datos de eBIRD. *Revista de Ciencia e Investigación Forestal*, 23(3), 7-20.
- Benitez J, Rosas YM, Lencinas MV. 2019. Relación entre variables del paisaje y la avifauna en bosques de Ñire con ganadería integrada. *Revista de la Asociación Argentina de Ecología de Paisajes*, 9(1), 138-141.

Manuscritos en revisión:

- Benitez J, Barrera MD, Sola FJ, Blazina AP, Lencinas MV. Changes in avian communities and habitat characteristics after 15 and 50 years of clearing in forest of Tierra del Fuego (Argentina). Enviado a Forest Ecology & Management en abril 2021.

Manuscritos en elaboración:

- Benitez J, Rosas Y M, Lencinas MV. Effect of habitat and landscape characteristics on the assemblage of forest birds in Tierra del Fuego, Argentina.
- Benitez J, Barrera MD, Sola FJ, Blazina AP, Lencinas MV. Susceptibility to the predation of artificial nests in *Nothofagus antarctica* forests of Tierra del Fuego.

ÍNDICE

CAPÍTULO I INTRODUCCIÓN GENERAL	1
I.1. Las actividades productivas en los bosques y su efecto en la biodiversidad	1
I.2. Importancia de las aves y su utilidad como indicadoras de impacto.....	3
I.3. Los bosques de <i>Nothofagus</i> y su uso en Patagonia Sur, con énfasis en los bosques de <i>N. antarctica</i>	5
I.4. Las aves en Tierra del Fuego.....	9
I.5. Objetivo general	11
I.6. Estructura general de la tesis	11
CAPÍTULO II ÁREA DE ESTUDIO Y CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL	13
II.1. Descripción del objeto y área de estudio	13
II.1.1. <i>Ubicación regional</i>	13
II.1.2 <i>Clima y suelo</i>	14
II.1.3 <i>Biodiversidad</i>	15
II.1.4 <i>Características específicas de los bosques de Nothofagus antarctica</i>	18
II.1.5. <i>Objetivo específico</i>	21
II.1.6. <i>Hipótesis específica</i>	21
II.2. Diseño de muestreo y selección de los sitios de estudio.....	22
II.3. Metodologías de muestreo para la caracterización ambiental	25
II.3.1. <i>Análisis estadísticos</i>	28
II.4. Resultados	31
II.5. Discusión.....	37
II.6. Conclusión	40
CAPÍTULO III ESTRUCTURA Y RASGOS FUNCIONALES DEL ENSAMBLE DE AVES EN BOSQUES DE <i>NOTHOFAGUS ANTARCTICA</i>	41
III.1. Introducción	41
III.1.1. <i>Objetivos específicos</i>	46

III.1.2. <i>Hipótesis específicas</i>	47
III.2. Materiales y Métodos	47
III.2.1. <i>Metodología para el muestreo de las comunidades de aves</i>	47
III.2.2. <i>Análisis de datos</i>	52
III.2.3. <i>Análisis estadísticos</i>	55
III.3. Resultados.....	60
III.3.1. <i>Estructura y rasgos funcionales de la comunidad de aves</i>	61
III.3.2. <i>Relación entre la comunidad de aves y las características del ambiente</i>	67
III.3.3. <i>Susceptibilidad a la depredación de nidos artificiales</i>	72
III.4. Discusión	75
III.4.1. <i>Cambios en la comunidad de aves entre tipos de bosque y su relación con características del ambiente</i>	75
III.4.2. <i>Implicancia en el ensamble de aves de la aplicación de raleos en bosques de N. antarctica</i>	83
III.5. Conclusiones.....	84
CAPÍTULO IV INFLUENCIA DEL PAISAJE SOBRE LOS ENSAMBLES DE AVES EN BOSQUES DE NOTHOFAGUS ANTARCTICA	85
IV.1. Introducción.....	85
IV.2. Materiales y Métodos	89
IV.2.1. <i>Forma y diseño de muestreo</i>	89
IV.2.2. <i>Análisis estadísticos</i>	91
IV.3. Resultados.....	92
IV.4. Discusión	96
IV.5. Conclusiones.....	98
CAPÍTULO V CONCLUSIONES, RECOMENDACIONES, LIMITACIONES DEL ESTUDIO Y DESAFÍOS A FUTURO	99
V.1. Conclusiones generales.....	99

V.2. Recomendaciones de manejo y conservación de comunidades de aves en bosques de <i>N. antarctica</i>	100
V.3. Limitaciones de este estudio	101
V.4. Desafíos a futuro	102
Bibliografía	104
Apéndice I	118
Apéndice II	122

CAPÍTULO I INTRODUCCIÓN GENERAL



I.1. Las actividades productivas en los bosques y su efecto en la biodiversidad

Existen diferentes factores que afectan la conversión de los bosques, incluyendo el crecimiento exponencial de la población humana en las últimas décadas, cambios en los hábitos de consumo de alimentos y la evolución del sector agrícola (ej. mejoras tecnológicas) (FAO 2016). A nivel mundial los bosques han reducido su superficie un 3,1% en el periodo 1990-2015, ocupando actualmente una superficie menor a 4.000 millones de ha (30% de la superficie del planeta). Si bien los bosques están considerados como de vital importancia para la humanidad, ya que proporcionan una amplia gama de bienes y servicios ecosistémicos esenciales (ej. leña, fibra, secuestro de carbono, etc., véase Thompson et al. 2011), su reducción significa que se debe satisfacer la creciente demanda con un recurso cada vez más escaso (Brockhoff et al. 2013). América del Sur es una de las regiones con mayor superficie forestal del mundo (alrededor del 20%) (FAO 2009). Específicamente en Argentina, el 12% de su superficie son bosques, representando un recurso importante. Sin embargo, es uno de los países que presentó mayores pérdidas de superficie boscosa (4,3%) en el mundo entre 2010 y 2015 (Lende 2018). La principal causa de estas pérdidas fue el avance de las actividades agrícolas comerciales (FAO 2015). Uno de los servicios que ofrecen los bosques es el mantenimiento de la biodiversidad, la cual contribuye al sustento de procesos ecológicos muy importantes (ej. polinización, control biológico de plagas, saneamiento y prevención de enfermedades) y

a la recuperación de los ecosistemas luego de ser afectados por disturbios. Debido a lo anterior la conservación de la biodiversidad de los bosques resulta de vital importancia para asegurar la provisión de servicios ecosistémicos en el largo plazo (ej. provisión de alimento, materias primas y recursos, valores culturales de existencia).

Las actividades productivas en los bosques (ej. la agricultura, el aprovechamiento forestal, la ganadería, la extracción de combustibles fósiles) generan cambios en la vegetación y en la fauna asociada que podrían estar afectando el funcionamiento de los ecosistemas, generando fragmentación, pérdida de hábitat y de biodiversidad (ej. Drapeau et al. 2000, Martínez Pastur et al. 2002, Lantschner y Rusch 2007, Lencinas et al. 2009, 2011, 2014, Butt et al. 2013, Dias Gaui et al. 2019). Estos cambios pueden estar influenciados por el tipo de actividad, la intensidad y el tiempo transcurrido desde la misma (Wunderle et al. 2006, Burivalova et al. 2015). A su vez, las características del paisaje en el cual están inmersos los sitios con actividades productivas pueden influir en la abundancia, los movimientos y la dispersión de los organismos (ej. aves) (Mazerolle y Villard 1999, Zurita y Bellocq 2007, Prugh et al. 2008). Por ejemplo, Mazerolle y Villard (1999) observaron en estudios realizados en bosques fragmentados por agricultura, que variables a escala de parche tuvieron un efecto significativo sobre los organismos como, por ejemplo, las aves.

El término diversidad es asociado principalmente al número de especies y sus abundancias relativas en una comunidad, es decir a rasgos estructurales. Sin embargo, se reconoce que la variedad de formas en que los organismos usan los recursos, así como las formas en que con su actividad estos transforman el ambiente, son componentes esenciales de la diversidad biológica (Salgado-Negret 2016). Este componente funcional de la diversidad biológica puede ser clave para entender los mecanismos de ensamblaje de las comunidades y los procesos de los ecosistemas, así como los servicios que estos ofrecen (Salgado-Negret 2016). Además, se ha demostrado que la diversidad funcional es más susceptible a cambios ambientales que la pérdida de especies (Petchey y Gaston 2002, Taylor et al. 2006). La diversidad funcional se define como el grado de diferencias de rasgos funcionales entre y dentro de las especies (Mason y de Bello 2013). Los rasgos funcionales son características morfológicas, fisiológicas o fenológicas medidas a nivel individual o de las especies, relacionadas directa o indirectamente con su desarrollo y adecuación o con la estructura y funcionamiento del ecosistema (McGill et al. 2006,

Weiher et al. 2011). Respecto a la fauna, resulta importante incluir rasgos conductuales, estando algunos asociados con el ambiente (Luck et al. 2012).

I.2. Importancia de las aves y su utilidad como indicadoras de impacto

El grupo de las aves se encuentra dentro de los Cordados (Vertebrados) en la clasificación moderna, siendo el más diverso dentro de los tetrápodos. Lo que las diferencia de las demás clases es que las aves presentan un cuerpo recubierto de plumas, un pico córneo que les permiten alimentarse y comunicarse, miembros anteriores transformados en alas, y reproducción ovípara (Kardong 2006). En la actualidad se han registrado alrededor de 11 mil especies diferentes en el mundo (Birdlife 2018). Dos tercios del total de las especies de aves habitan ambientes boscosos, siendo América del Sur la región con mayor número de especies de aves dependientes de los bosques (2.400 especies) y de especies especialistas de bosque (más de 1.000 especies) (Birdlife 2018). Si bien las aves no contribuyen en gran medida a la productividad total de los ecosistemas (Zaccagnini et al. 2011), sus funciones ecológicas pueden impactar de manera significativa en su funcionamiento (Sekercioglu 2006, Whelan et al. 2008). Por ejemplo, pueden brindar servicios ecosistémicos de “provisión” (son una fuente de proteína y sus plumas sirven para confeccionar abrigo y ornamentación), de “regulación” (como control de poblaciones de insectos plagas y de roedores transmisores de enfermedades), de “soporte” (polinizan y dispersan semillas) y “culturales” (son fuentes de inspiración al arte, la fotografía y cultos religiosos) (Sekercioglu 2006, Whelan et al. 2008). En los últimos años, además, se han comprobado los beneficios de la observación de aves como actividad para el esparcimiento y recreación. Hoy en día la observación de aves es uno de los pasatiempos más populares. A nivel mundial, entre el 20% y el 40% de los turistas están interesados en observar la vida silvestre, y el turismo ornitológico es ahora el mayor mercado para viajes a países en vías de desarrollo desde Europa. Los parques nacionales y reservas naturales del mundo reciben alrededor de 8 mil millones de visitas anuales, muchas a través del turismo ornitológico, generando millones de pesos en ingresos cada año (BirdLife 2018).

Existe evidencia de que las actividades productivas generan cambios en las comunidades de aves y en especial en ciertos gremios o grupos de especies (ej. Iongh y van Weerd 2006, Vergara y Schlatter 2006, Stratford y Stouffer 2015). Las especies más sensibles a los cambios que se producen en los bosques debido a la extracción forestal

suelen ser aquellas que dependen de elementos estructurales de los bosques, como las aves que viven exclusivamente en el sotobosque, insectívoras y aquellas que utilizan árboles grandes (ej. Reid et al. 2004, Müller et al. 2007, Felton et al. 2008). Por ejemplo, los árboles grandes pueden beneficiar a las aves, ofreciendo sitios de anidación para especies que nidifican en cavidades (ej. Ojeda et al. 2011, Politi et al. 2012), perchas para especies rapaces, y proveer de abundantes recursos como artrópodos de la corteza, tejidos leñosos muertos y epífitas productoras de néctar que se encuentran en el dosel (ej. Díaz et al. 2005, Ravazzi 2017). En los bosques secundarios naturales y que se regeneran luego del aprovechamiento forestal, estos recursos pueden estar ausentes, así como la comunidad animal que depende de ellos (Nadkarni et al. 2004).

La identificación de taxones o grupos funcionales como bioindicadores es un método práctico que permite cuantificar el estado de conservación de los bosques (Holt y Miller 2011). Este método, permite vincular la respuesta de especies o comunidades bióticas a procesos ambientales relacionados a disturbios naturales y/o antrópicos. Por lo tanto, los bioindicadores son utilizados para evaluar el estado del ambiente y cómo este cambia con el tiempo, ya sea actuando como alerta temprana a cambios en el ambiente local (indicadores ambientales), para monitorear un estrés específico del ecosistema (indicadores ecológicos) o indicar el nivel de diversidad taxonómica en el sitio (indicadores de biodiversidad) (McGeoch 2007). A su vez, los bioindicadores ambientales y ecológicos pueden dividirse según su respuesta al cambio en: detectores (ocurren naturalmente, son sensibles a cambios ambientales y disminuyen al incluir estrés al ambiente), explotadores (incrementan en abundancia en respuesta al estrés ambiental) y acumuladores (organismos que absorben químicos y pueden utilizarse para medir niveles tóxicos) (Gerlach et al. 2013). Dentro de los grupos de especies o comunidades más comúnmente utilizados, se encuentran las plantas, los vertebrados y los insectos, ya que, a diferencia de otros grupos como los hongos, en estos se puede estimar fácilmente su diversidad y obtener información confiable sobre el estado de conservación de un ambiente. Identificando bioindicadores se puede posteriormente establecer sistemas de monitoreo para obtener datos sobre las poblaciones y determinar los procesos y tendencias de cambio en sus hábitats y, por extensión, a sus ecosistemas en relación a fluctuaciones naturales o alteraciones antrópicas (Calles 2007). A su vez, pueden ser utilizados para priorización de la conservación, monitoreo de la recuperación de un sistema, o respuestas al manejo (Gerlach et al. 2013).

Las aves son consideradas buenos indicadores de cambio en las condiciones ecológicas. Han sido asociadas a cambios globales, como el climático (Regos et al. 2015), y locales, como en el uso del suelo (Bastos et al. 2016). Gran parte de sus especies son conspicuas y pueden detectarse e identificarse con métodos relativamente sencillos y suelen ser mejor conocidas que otros grupos taxonómicos. Las aves son, a su vez, vertebrados sensibles a cambios ambientales; ocupan, por lo general, posiciones intermedias en las redes tróficas (Herrando et al. 2005); y sus poblaciones presentan, además, una rápida respuesta al manejo post-disturbio (Perkins et al. 2011). Por estas razones, las aves se consideran objetos de estudio ideales para poder entender la ecología de paisajes y estudiar los impactos producidos por el manejo de bosques, para los cuales las aves pueden ser bioindicadores versátiles. Se ha documentado, por ejemplo, que la pérdida o modificación del hábitat por el manejo forestal podría afectar a las comunidades de aves en general, ya sea por reducción o aumento de su área de hábitat afectando su dispersión o por disminución o incremento de la disponibilidad de alimento y/o refugio (Noss y Cooperrider 1994, Estados y Temple 1999, Santos et al. 2002). En este sentido, las respuestas individuales de algunas especies podrían ser completamente diferentes, pudiendo algunas aves ser incluso no afectadas o beneficiadas por los cambios estructurales del bosque. Por lo tanto, más allá de analizar los cambios en la riqueza y diversidad de las comunidades, los estudios de las aves como bioindicadores deben ser diseñados considerando las particularidades de las especies del ensamble, evaluando, por ejemplo, sus funciones tróficas en los ecosistemas (Rusch et al. 2005).

I.3. Los bosques de *Nothofagus* y su uso en Patagonia Sur, con énfasis en los bosques de *N. antarctica*

Los bosques templado-fríos de Argentina y Chile se extienden desde los 33° (Chile) hasta los 56° S (Tierra del Fuego Argentina y Chilena), presentando como componentes dominantes a árboles del género *Nothofagus* entre los 37° y 56° S (Donoso 1975, Armesto et al. 1996, Veblen et al. 1996). En particular, los bosques de *N. antarctica* ocupan un 29% de la superficie forestal de Patagonia, Argentina (Menéndez y La Rocca 2007). En la porción Argentina de la Isla Grande de Tierra del Fuego (TDF), los bosques cubren el 35% de la superficie, representando uno de los recursos genuinos más importantes de la provincia (Collado 2001). Estos bosques están compuestos principalmente por tres

especies: *Nothofagus pumilio* (lenga), *N. antarctica* (ñire) y *N. betuloides* (guindo). Las dos primeras conforman principalmente masas puras mientras que *N. betuloides* conforma principalmente bosques mixtos con *N. pumilio* y dos especies acompañantes: *Drymis winterii* (canelo) y *Maytenus magellanica* (maitén de Magallanes o leña dura) (Moore 1983, Collado 2001) (**Figura 1.1**).



Figura 1.1 Composición de los bosques de la Isla Grande de Tierra del Fuego, Argentina (Collado 2007).

Los bosques de *N. antarctica*, o ñirantales, se distribuyen en alrededor de 181 mil hectáreas en TDF (Collado 2001) ocupando principalmente la zona central de la isla, rodeados de estepas al norte y bosques de *N. pumilio* al sur. El uso de los ñirantales en Patagonia Sur (Chubut, Santa Cruz y Tierra del Fuego) data desde del siglo XIX con el inicio de la colonización y la producción ganadera (principalmente ovina), principalmente para extracción de leña y postes para alambrados, protección y pastoreo de los animales (Peri 2011). En TDF no se han considerado estos bosques para el manejo forestal con objetivo de aserrado, debido a su madera nudosa y torcida, lo que hace que presente una baja productividad industrial y escaso valor comercial (Soler Esteban et al. 2012). Desde sus comienzos, el uso ganadero de estos bosques ha sido extensivo y poco planificado, reduciéndose la cobertura arbórea con cortas, desde suaves (raleos o cortas selectivas) hasta intensas (raleos intensos o talas rasas), para aumentar la producción de forraje bajo

su dosel. Los raleos son una técnica silvicultural que reduce la cantidad de individuos de una masa boscosa, con el objetivo de redireccionar la utilización de los recursos hacia unos pocos individuos seleccionados. Por ejemplo, removiendo la regeneración avanzada de diámetros pequeños para acelerar las tasas de crecimiento y mejorar comercialización de árboles retenidos (Daniel et al. 1982). Pero a la vez, permite el ingreso de mayor radiación a los estratos inferiores del bosque, estimulando el crecimiento de algunas plantas (ej. gramíneas), por lo que es utilizado como técnica silvopastoril para mejorar la oferta forrajera para el ganado (Peri et al. 2005). En los bosques de ñire también se ha aplicado enriquecimiento de pasturas con especies de gramíneas exóticas (ej. *Dactylis glomerata*, *Holcus lanatus*, *Phleum pratense*, *Festuca ovina*), y en los últimos tiempos se constata el ingreso de plantas invasivas (*Hieracium pilosella*), situaciones que modifican fuertemente la composición original y el estado de conservación de su sotobosque. La extracción intensa de árboles, combinada con alta carga animal y fuertes cambios en el sotobosque, han provocado degradación en muchos sitios, con escasa o nula presencia de regeneración forestal (Peri y Ormaechea 2013). En el caso de TDF existen 83.000 ha de bosque de ñire degradadas o bajo algún grado de disturbio (Peri et al. 2009). Por otra parte, la actividad ganadera en TDF ha experimentado un aumento paulatino en la carga animal a través del tiempo (Peri 2011), y actualmente ha migrado a la producción bovina o mixta (bovino+ovino) (Ormaechea et al. 2009) (**Figura 1.2**). Sin embargo, en los últimos 20 años, existe un creciente interés en re-orientar el manejo hacia estrategias forestales y silvopastoriles más sustentables. Estas distintas estrategias de manejo están influenciadas por cambios en las políticas públicas y las acciones promovidas por la red de actores sociales ligados al bosque (Gamondès Moyano et al. 2016). Por ejemplo, desde instituciones nacionales con programas tales como el "Plan Nacional de Manejo de Bosques con Ganadería Integrada (PNMBGI)" (Carranza et al. 2015), surgido de común acuerdo entre el Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca y la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación en concordancia con la Ley Nacional de Bosques Nativos 26.331. De esta manera se enfatiza la importancia de evaluar el efecto de las actividades ganaderas realizadas en bosques nativos, incorporadas a una matriz productiva con manejo forestal. Sin embargo, en la actualidad, a casi dos años de la adhesión de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur al PNMBGI, los avances han sido escasos debido al poco conocimiento acerca de cómo se modifican estos ecosistemas al incluir ganado.

Figura 1.2 Ganado vacuno utilizando bosque de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego, Argentina.



Como consecuencia del uso ganadero histórico extensivo no sustentable, del aprovechamiento maderero a demanda y no planificado, y de su propia dinámica natural, los bosques de ñire de TDF poseen actualmente una gran variedad de estructuras arbóreas, niveles de regeneración, composiciones florísticas y estados de conservación, llegando en ocasiones a observarse la total degradación del sistema. Los modelos de estados y transiciones (MET) (Westoby et al. 1989) proveen una manera simple y versátil de describir la dinámica de la vegetación en función de disturbios naturales y antrópicos. Estos modelos se basan en estudios a escala predial y pueden utilizarse como herramientas para el desarrollo de estrategias de manejo (Luque et al. 2010). Permite la tipificación de las distintas situaciones observadas en “Estados”, y su encadenamiento dinámico en secuencias lógicas mediante “Transiciones”, teniendo en cuenta la factibilidad o no de reversión natural de los procesos de cambio y/o degradación que sufren estos sistemas en el tiempo. Para los bosques de ñire de TDF, se han desarrollado un MET en forma teórica (Lencinas et al. 2017). A partir de la propuesta teórica, se han identificado “Estados” naturales asociados a la edad de los rodales (crecimiento óptimo inicial: árboles con < 40 años, crecimiento óptimo final: entre 40-100 años, envejecimiento: entre 100-150 años, y desmoronamiento: > 150 años). Además, como los principales factores generadores de cambio que modifican a estos bosques, se ha identificado al uso/sobreuso por herbívoros, a la intervención forestal, y a la modificación en el ensamble de especies de plantas del sotobosque (ver Anexo 1a). Estos factores pueden ocurrir en forma independiente,

combinados entre sí, y/o con otros factores de disturbio naturales (ej. volteos de viento) y/o antrópicos (ej. incendios e introducción de especies) (Peri y Ormaechea 2013, Martínez Pastur et al. 2006). Esto demuestra lo complejo que puede ser el repertorio de situaciones que es posible encontrar en los ñirantales.

Por otra parte, las grandes extensiones y marcada variabilidad temporal y espacial de los bosques patagónicos y sus especies (ej. Becerra Serial y Grigera 2005, Lencinas et al. 2009), determinan que algunas áreas específicas adquieran gran importancia ecológica y de conservación. Por ejemplo, los bordes de bosque proveen condiciones favorables para especies que se alimentan en ambientes abiertos y buscan el bosque como refugio durante la noche (ej. *Theristicus melanopsis*) (Lencinas et al. 2005). La comprensión de los diversos patrones de respuesta de la biodiversidad de los bosques fueguinos en relación a la dinámica de los ecosistemas, los usos antrópicos y los factores ambientales y sociales, representa, por lo tanto, un serio desafío a la hora de definir estrategias para su manejo y conservación (Briske et al. 2005, 2006).

I.4. Las aves en Tierra del Fuego

Las aves constituyen el grupo de vertebrados más abundante y diverso de los ambientes terrestres del archipiélago de TDF (Lencinas et al. 2005), siendo las Paseriformes las más características en el mosaico de hábitats que conforman el paisaje terrestre (Lencinas et al. 2009). En estas latitudes las aves podrían ser aún más relevantes debido a que ocupan muchos nichos y papeles ecológicos claves (Díaz et al. 2005). Por ejemplo, se ha demostrado que varias especies realizan funciones como la polinización (ej. *Elaenia albiceps*), la dispersión de semillas (ej. de *Berberis buxifolia* por *Turdus falcklandii*), o sirven como alimento a las rapaces (*Aphrastura spinicauda* o *Troglodytes aedon*) (Humphrey et al. 1970, Smith-Ramirez y Armesto 1998, Amico y Aizen 2005). En los bosques mixtos de *N. betuloides*, *N. pumilio* y *N. antarctica*, por ej., se han detectado relaciones entre las comunidades de aves y variables como la estructura forestal y la estacionalidad, encontrándose que tanto la estructura forestal como las plantas del sotobosque explican la dinámica de las comunidades de aves (Martínez Pastur et al. 2015). Además, en ese estudio se observó una gran variación estacional en la tasa de captura, en la riqueza y en la biomasa total de aves. Ippi et al. (2009) encontraron que en bosques primarios y secundarios de *Nothofagus* de la Reserva de la Biosfera Cabo de

Hornos (Chile), tanto la riqueza como la abundancia disminuyen durante el invierno, aunque dos tercios de las especies del ensamble permanecen durante todo el año.

En relación al manejo, se ha determinado que las perturbaciones puntuales en el bosque de *N. pumilio* (ej., aprovechamiento forestal) influyen en la composición del ensamble (Deferrari et al. 2001), la densidad de individuos (Lencinas et al. 2005) y el uso que las aves realizan de los estratos (Lencinas et al. 2018). La abundancia de aves, por otro lado, se ha relacionado con la abundancia de recursos alimenticios, aunque algunos autores indican que este efecto podrá estar más bien determinado por las características del bosque y del paisaje (Vergara y Schlatter 2006). Por ejemplo, Vergara y Schlatter (2006) encontraron que la biomasa de troncos vivos se relacionó con la abundancia de *A. spinicauda*, mientras que la cobertura de ramas en el suelo con la de *T. aedon*.

Aunque desde hace algunos años se han realizado variados estudios para analizar los impactos del manejo forestal sobre las comunidades de aves en TDF, principalmente en los bosques de *N. pumilio* (Venegas y Schlatter 1999, Deferrari et al. 2001, Lencinas et al. 2009, Vergara y Schlatter 2006, Lencinas et al. 2018), se desconocen aún los efectos del uso ganadero y la intervención forestal sobre la estructura y función de las comunidades de aves terrestres, diurnas y residentes estivales (principalmente passeriformes) a nivel de parche en los bosques de *N. antarctica* de TDF, así como su potencial utilidad como indicadoras de dichos impactos. Dicho estudio resulta relevante ya que los bosques de *N. antarctica* ocupan una superficie importante para la provincia (25% de la superficie forestal total vs. 44% que ocupa *N. pumilio*, Collado 2001), y en los últimos tiempos, ha aumentado el interés por su manejo sustentable y conservación, lo que se evidencia en la inclusión de estos bosques en planes de manejo prediales integrales financiados por la Ley 26.331 (de Presupuestos Mínimos para los Bosques Nativos), y en acuerdos interinstitucionales como el PNMBGI. En esta tesis, se busca generar conocimiento sobre cuáles son las variables que más afectan la biología y ecología de las comunidades de aves de los bosques de *N. antarctica*, estudiando cómo varían de acuerdo a los diferentes estados que presentan estos bosques, incluyendo la generación intencional de cambios en la apertura de su dosel arbóreo (raleos) producidos hace diferentes periodos de tiempo (1-2 años, 8-10 años, 15-20 años, > 50 años). La información obtenida en este trabajo será útil para mejorar la conservación de dichas comunidades a través del desarrollo de recomendaciones, lineamientos o pautas de uso tendientes a un manejo

ecológicamente sustentable y orientado hacia la conservación de su biodiversidad, generando herramientas útiles para la implementación del PNMBGI.

I.5. Objetivo general

Analizar las diferencias en la estructura (composición, riqueza específica, densidad, biomasa, índices de biodiversidad), los rasgos funcionales (grupos tróficos, uso de sustratos, tipo de nidificación, estatus migratorio) y la susceptibilidad a la depredación de nidos artificiales en forma de copa abierta de las comunidades de aves terrestres, diurnas y residentes estivales (principalmente paseriformes) entre diferentes estados del bosque de *N. antarctica* de Tierra del Fuego (Argentina) con ganadería integrada. Evaluar la influencia de características ambientales a diferentes escalas (local, como la estructura forestal, la cobertura del suelo y la oferta alimenticia vegetal y de la artropofauna, y de paisaje, tanto de composición como de configuración) sobre el ensamble de aves. Por último, analizar el potencial uso de las aves como indicadoras de impactos para mejorar las propuestas de estrategias de manejo foresto-ganadero existentes.

I.6. Estructura general de la tesis

En la primera parte de esta tesis se describen los efectos que diferentes actividades productivas han ocasionado sobre la biodiversidad en los bosques, las aves y su uso como bioindicadoras, la historia de uso de los bosques de la zona de estudio, el caso específico de las aves terrestres en Tierra del Fuego y el objetivo general (Capítulo I). En la segunda parte, se detalla el área de estudio, se realiza una caracterización ambiental de los sitios de muestreo y se definen los tipos de bosques a comparar en los siguientes capítulos (Capítulo II). En la tercera parte se comparan la estructura (composición, riqueza específica, densidad, biomasa, índices de biodiversidad) y algunos rasgos funcionales (grupos tróficos, uso de sustratos, tipo de nidificación, estatus migratorio) del ensamble de aves, así como la susceptibilidad a la depredación de nidos artificiales entre los tipos de bosque definidos en el capítulo anterior: Muy Cerrados, Cerrados, Abiertos y Muy Abiertos (Capítulo III). En el Capítulo IV se realizó un análisis integrador para identificar características del paisaje y locales (estructura forestal, cobertura del suelo y de la oferta de alimento vegetal y de artropofauna) que influyen más significativamente en la

estructura y el funcionamiento de la comunidad de aves, utilizando datos y variables del paisaje, y variables obtenidas de los estudios realizados en el capítulo anterior. En el último capítulo se detallan las conclusiones, recomendaciones y limitaciones del estudio, así como los desafíos a futuro (Capítulo V).

CAPÍTULO II ÁREA DE ESTUDIO Y CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL



II.1. Descripción del objeto y área de estudio

II.1.1. Ubicación regional

Los árboles del género *Nothofagus* forman parte de la familia de las Nothofagáceas (Hill y Jordan 1993). Con un total de 35 especies existentes en todo el mundo, este género habita exclusivamente los bosques templados del Pacífico Sur (Swenson et al. 2001). En Sudamérica es posible encontrar cinco especies que conforman el Bosque Andino-Patagónico de Argentina y Chile (Heenan y Smissen 2013). Los *Nothofagus* se extienden en Sudamérica desde los 33° S hasta los 56° S y el límite altitudinal desciende desde los 2.000 m s.n.m. cerca de su límite norte continental, hasta alcanzar el nivel del mar en su límite sur en Tierra del Fuego (Moore 1983, Frangi et al. 2004). En el contexto sudamericano los bosques fueguinos son los más pobres en especies arbóreas, cuyos elementos característicos son *N. betuloides* (especie perenne o siempreverde), *N. pumilio* y *N. antarctica* (caducifolias o deciduas). En la porción argentina de TDF, los bosques cubren el 35% de la superficie (Collado 2001), siendo *N. pumilio* (lenga) y *N. antarctica*

(ñire) las únicas especies que conforman masas puras ocupando 44% y 25% de la superficie forestal, respectivamente.

II.1.2 *Clima y suelo*

Tierra del Fuego forma parte del dominio de climas subpolares del hemisferio sur (Burgos 1985), presentando un clima de tipo templado frío debido a la influencia de masas de aire frías y húmedas (Iglesias de Cuello 1981). Las variadas condiciones orográficas de su terreno y la influencia marítima determinan las diferentes condiciones fisiográficas y climáticas. La orientación de la cordillera de los Andes (Oeste a Este) permite la entrada de corrientes húmedas proveniente del Océano Pacífico en la zona sur pero no así en el norte de la isla donde predomina un clima seco. Como resultado se observan condiciones oceánicas (altas precipitaciones) en el sur y oeste, y condiciones más continentales (menos precipitaciones y una diferencia estacional más marcada) en el norte y en el este. Los suelos y la fisonomía vegetal son influenciados por dicho gradiente (Moore 1983) observándose diferentes tipos de vegetación: la estepa patagónica, los bosques deciduos, los bosques siempreverdes y la vegetación de alta montaña.

Los veranos son fríos y cortos con temperaturas medias que no superan los 10°C, mientras que los inviernos no son excesivamente fríos, con medias entre 0-2°C, pero sí largos con abundantes nevadas y heladas (Frangi y Richter 1994). Durante el verano la duración de los días es mayor (17h 23min horas en verano), mientras que durante el invierno disminuye (6h 45min) (Tuhkanen 1992). Los vientos occidentales predominan durante todo el año presentando variaciones en la velocidad y aumentando al alejarse de la cordillera. Por ejemplo, en Ushuaia (sur) la velocidad promedio anual (1981-1988) fue de 13,5 km/h, mientras que en Río Grande (norte) fue de 23,2 km/h (Frangi et al. 2004). Las precipitaciones anuales se distribuyen homogéneamente a lo largo del año (**Figura 2.1**), decreciendo hacia el centro y norte de la Isla Grande (desde 600 mm en el sur a 400 mm en el centro, Kreps et al. 2012).

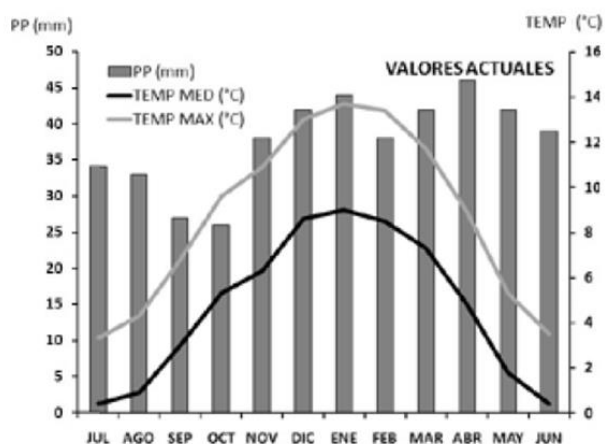


Figura 2.1 Precipitación promedio histórica mensual y temperatura media y máxima mensual en la zona central de la Isla Grande de Tierra del Fuego (tomado de Kreps et al. 2012).

La estación de crecimiento vegetal presenta una duración de 5 meses (noviembre a marzo), mientras que las

temperaturas medias mensuales caen por debajo de 0°C durante al menos 4 meses al año. Las amplitudes térmicas medias mensuales varían de valores cercanos a 0°C en las áreas litorales, entre 4 y 6°C en zonas alejadas del límite costero y máximos de 10°C en el área central de Tierra del Fuego (Tuhkanen 1992). En esta zona los suelos poseen una alta complejidad, presentando gran variabilidad de geoformas y materiales originarios. Se han determinado los siguientes suelos y el porcentaje de la superficie ocupada por los mismos (Del Valle 1998): Inceptisoles (37,4%), Mollisoles (28,5%), Spodosoles (8,4%), Andisoles (7,6%), Histosoles (4,3%) y Alfisoles (2,3%) (Clasificación del Soil Survey Staff, 1996). En la zona de transición del bosque de ñire con la estepa de TDF el horizonte superficial del suelo forestal es rico en materia orgánica (aproximadamente 25%) y ésta es de tipo ácido (C/N 12-15), presentando un mayor grado de humificación que en el resto de la isla (Frangi et al. 2004). En los bosques maduros de ñire se observan una gran cantidad (78,3 Mg/ha) de troncos en descomposición (detritos leñosos gruesos) y una importante capa de hojarasca y detritos leñosos pequeños sobre el suelo (2-3 cm de espesor), que se acumula año tras año debido a la lenta tasa de descomposición (tiempo para descomponer el 95% del peso seco de las hojas de ñire: 2 años, según Frangi et al. 2004).

II.1.3 Biodiversidad

En América del Sur los bosques templados son comparados con una isla ya que se encuentran rodeados por desiertos al este y norte, y océanos al oeste y sur, que actúan como barreras geográficas (Armesto et al. 1996). Este aislamiento ha generado muchos

endemismos en todos los taxones, comparable con los bosques de los trópicos (Rodríguez Cabal et al. 2008). Sin embargo, se ha demostrado que los bosques subantárticos fueguinos poseen una menor biodiversidad que otros bosques Andino-Patagónicos a menor latitud (Frangi et al. 2004, Quinteros et al. 2010). Esta baja diversidad en TDF está relacionada principalmente a las condiciones climáticas extremas que ocurren durante el corto período de crecimiento (Frangi et al. 2004), temperatura promedio muy baja y amplitud térmica entre invierno y verano muy baja (Tuhkanen 1992). Sin embargo, los bosques de ñire albergan usualmente una mayor biodiversidad comparados con otros bosques andino-patagónicos, por presentar una estructura heterogénea (Gönc et al. 2015).

En el extremo austral de América del Sur dos tercios de las especies de aves son endémicas y de éstas, casi la mitad habita sólo las formaciones boscosas (Rozzi et al. 1996). En los bosques de TDF la riqueza de aves es relativamente alta comparada con la de otros vertebrados que allí habitan. En una recopilación de información sobre aves en TDF realizada como estudio de base para el desarrollo de esta tesis, utilizando la base de datos de la plataforma eBird (Benitez et al. 2017), se identificaron 55 especies en bosques puros de ñire, al igual que en bosques de lenga. Además, se identificaron 74 especies en los bosques mixtos (lenga-guindo) y 59 especies en la estepa. Sin embargo, estos datos estarían influenciados por la ubicación de los sitios donde se registraron estos datos (principalmente en el Parque Nacional, rutas y cercanía a ciudades), llevándose a cabo en su mayoría en bosques mixtos. Específicamente, dentro de los bosques de ñire, se pueden observar al menos 8 órdenes (Accipitriforme, Cathartiforme, Charadriiforme, Falconiforme, Paseriforme, Pelecaniforme, Piciforme, Psittaciforme), compuestos por 15 familias (Accipitridae, Cathartidae, Charadriidae, Falconidae, Emberizidae, Fringillidae, Hirundinidae, Icteridae, Troglodytidae, Turdidae, Furnariidae, Tyrannidae, Threskiornithidae, Picidae, Psittacidae) y diferentes grupos tróficos, como por ejemplo: granívoras (*Spinus barbatus*, *Enicognathus ferrugineus*), insectívoras (ej. *A. spinicauda*, *Campephilus magellanicus*, *T. aedon*), omnívoras (ej. *Zonotrichia capensis*, *E. albiceps*, *T. falcklandii*) y carnívoras-carroñeras (ej. *Caracara plancus*, *Milvago chimango*) (siguiendo la clasificación utilizada en Deferrari et al. 2001, Lencinas et al. 2005). Si bien la mayoría de estas especies de aves tienen un estatus de conservación de “preocupación menor” (UICN 2018), muchas de ellas son endémicas de la región patagónica (ej. *Phrygilus patagonicus* y *C. magellanicus*) o son migradoras que vienen a la zona para reproducirse (ej. *E. albiceps*, *Tachycineta leucopyga*, *S. barbatus*, siguiendo la

clasificación de Lencinas et al. 2005 y Pizarro et al. 2012), desconociéndose cuáles son las relaciones entre ellas, y con los recursos que ofrecen los bosques de ñire.

Otros grupos de especies animales también utilizan los bosques de *Nothofagus* para alimentarse, reproducirse, refugiarse o como lugar de paso. La artropofauna representa la mayor riqueza de especies de estos bosques (McQuillan 1993) identificándose alrededor de 230 taxones sólo de insectos, tanto en bosques productivos como en sus ambientes asociados (Lencinas et al. 2008). Los principales órdenes de artrópodos observados en estos bosques son Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera y Coleoptera, pero también pueden encontrarse individuos del orden Homoptera, Neuroptera, Psocoptera, Hemiptera (Lencinas et al. 2007). Este grupo cumple roles clave en el ciclado de nutrientes, la polinización y la alimentación de vertebrados, como las aves (Sullivan et al. 1995, Lencinas 2005). Por otro lado, los mamíferos son un grupo mucho menos diverso dentro de la fauna silvestre de estos bosques, presentando roedores endémicos del Archipiélago fueguino (*Ctenomys magellanicus*), y otros nativos (ej. *Abrothrix hirta*, *A. olivacea* y *Oligoryzomys longicaudatus*) que utilizan el bosque alimentándose de las semillas o construyendo sus nidos en huecos naturales (Lizarralde y Escobar 2000, Gallo et al. 2004, Monteverde et al. 2019, Sánchez y Lizarralde 2019, Teta y D'Elía 2019a,b). También se pueden encontrar murciélagos insectívoros como *Histiotus magellanicus* y *Myotis chiloensis* (Ossa y Rodríguez-San Pedro 2015, Díaz et al. 2019). *Pseudalopex culpaeus lycoides* o “zorro colorado” es una subespecie exclusiva de TDF. Es el único carnívoro nativo (Cabrera 1957) y consume principalmente mamíferos e invertebrados, presentando una baja proporción de aves en su dieta (Correa y Roa 2005). Mientras que *Lama guanicoe* o “guanaco” es el único ungulado nativo presente desde la estepa hasta los bosques del límite altitudinal, alimentándose de pastos que crecen en las áreas abiertas, así como de las plántulas y brotes de *Nothofagus* (Soler Esteban et al. 2012).

Además de la fauna silvestre, se han introducido especies exóticas intencionalmente (*Castor canadensis*, *Oryctolagus cuniculus*, *Neovison vison*, *Pseudalopex griseus* y *Canis lupus familiaris*) que modifican los bienes y servicios que brindan estos bosques. El castor, por ejemplo, impacta fuertemente sobre la dinámica de la vegetación y de la regeneración natural del bosque de *Nothofagus* (Soler Esteban et al. 2012). En el caso del zorro gris y el visón podrían estar afectando las poblaciones de fauna nativa (como las aves) aumentando su depredación (Liljeström et al. 2014).

El sotobosque de los ñirantales está compuesto en su mayoría por especies de hierbas tanto nativas (ej. *Acaena magellanica*, *Cotula scariosa*, *Galium aparine*) como exóticas (ej. *Cerastium fontanum*, *Taraxacum* sp., *Trifolium repens*); y pastos nativos (ej. *Bromus unioloides*, *Festuca magellanica*) y exóticos (ej. *Poa pratensis*, *Phleum pratense*). Los arbustos sólo están representados por pocas especies, principalmente *Berberis buxifolia* (calafate) y *Rubus geoides* (parrilla). También son comunes hepáticas, líquenes, hongos y musgos que se encuentran cubriendo troncos, residuos y partes del suelo (Frangi et al. 2004).

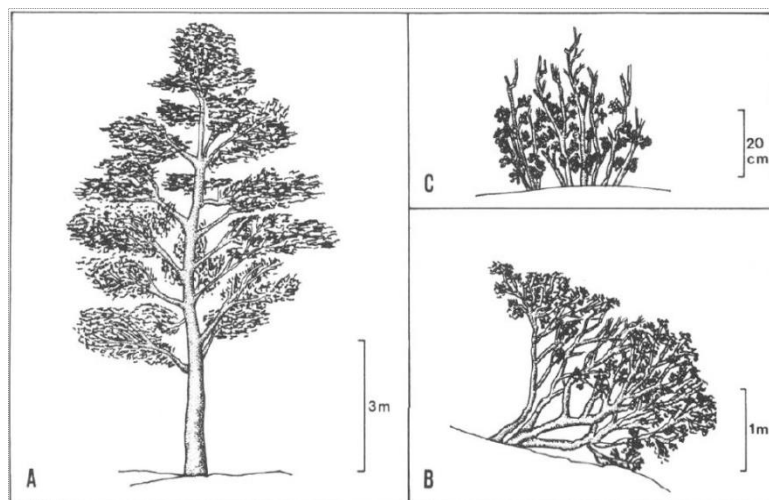
II.1.4 Características específicas de los bosques de *Nothofagus antarctica*

Nothofagus antarctica (Foster) Oerst., comúnmente llamada ñire (**Figura 2.2**), se extiende entre los 36° 30' a 56° S, y desde el nivel del mar hasta los 2000 m en la zona norte de su distribución (Veblen et al. 1996). Su proporción en relación a la superficie total de los bosques patagónicos es de 29% (Menéndez y La Rocca 2007). Es considerada la especie de mayor tolerancia ecológica dentro de los *Nothofagus* (Ramírez et al. 1985, Veblen et al. 1996) observándose en fondos de valle, laderas empinadas con suelos someros, ambientes inundables, hasta el límite vegetacional, pero principalmente se encuentra en zonas donde las precipitaciones anuales varían entre 300 y 800 mm/año. Asimismo, es la especie que resiste las más bajas temperaturas, con capacidad de tolerar heladas en invierno de -22°C (Alberdi 1995). *N. antarctica* presenta una fuerte variación morfológica (**Figura 2.3**), expresándose tanto con morfotipo arbóreo de hasta 20 m de altura en condiciones óptimas de hábitat, hasta con morfotipo arbustivo con troncos retorcidos propio de condiciones secas muy rigurosas (Santos Biloni 1990). En condiciones de extrema humedad del suelo como turberas y mallines, esta especie puede presentar un morfotipo camefítico de pequeño tamaño (Peri y Ormaechea 2013).



Figura 2.2 Ejemplar de *Nothofagus antarctica* en su morfotipo arbóreo.

Figura 2.3 Representación esquemática del cuerpo vegetativo aéreo de los tres tipos morfológicos de *Nothofagus antarctica*. A: morfotipo arborescente; B: morfotipo arbustivo achaparrado; C: morfotipo camefítico de turbera (tomado de Ramírez et al. 1985).



Estos bosques se encuentran mayormente en el centro de la Isla, en la zona de transición entre el bosque y la estepa (**Figura 2.4 a.**). En la zona norte de su distribución, donde limita con la estepa, los bosques de ñire son principalmente monoespecíficos con una estructura más abierta e individuos con menor altura. Mientras que, al sur, el ñire forma bosques puros o acompaña los bosques de *N. pumilio* en forma marginal limitando con el pastizal, los bordes de los turbales y los arroyos (Premoli 1991, Frangi et al. 2004). El morfotipo arbóreo es el más representativo para TDF (Peri et al. 2009), con un diámetro a la altura del pecho (DAP, aprox. 1,30 m) que puede superar los 125 cm y anillos de crecimiento de hasta 1 cm en los sitios de mejor calidad (Lencinas et al. 2002, Ivancich et al. 2011a). La cobertura de dosel varían entre menos de 10 y 100%, el área basal más común es de alrededor de 40 m²/ha, las alturas dominantes pueden ser menores a 7 pero también pueden llegar hasta los 18 m de altura, y la cobertura de regeneración fluctúa usualmente entre 4 y 25% (Lencinas et al. 2002, Peri y Collado 2009). La estructura y la dinámica de los bosques de *N. antarctica* están asociadas tanto a disturbios de gran escala, que originan el reemplazo de todos los árboles del rodal, así como a la caída de árboles individuales a través de una dinámica de claros o “gaps” de pequeña escala. Esta dinámica

de formación de claros origina un bosque irregular, multietáneo, formado por bosquetes de estructura interna regular o coetánea (Martínez Pastur et al. 1994). Mientras que los disturbios de gran escala dan origen a bosques regulares coetáneos de mayor superficie (Figura 2.4 b.).

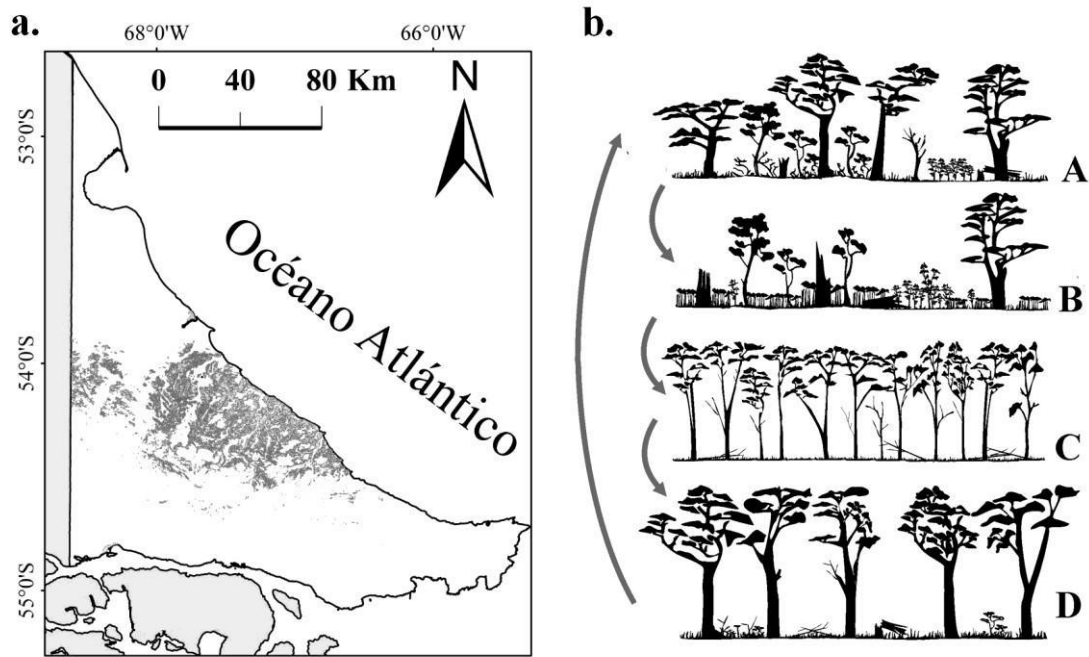


Figura 2.4 a. Ubicación de los bosques de *Nothofagus antarctica* en la Isla Grande de Tierra del Fuego, Argentina. **b.** Dinámica natural en bosques de *N. antarctica*. A: fase de desmoronamiento; B: fase de desmoronamiento con crecimiento óptimo inicial; C: fase de crecimiento óptimo final; D: fase de envejecimiento (tomado de Soler Esteban et al. 2012).

La gran variedad de estructuras actuales del bosque de ñire responde a diferentes estados de los mismos, que al recibir diferentes presiones pueden transformarse de unas a otras. En este sentido, los estados teóricos desarrollados en el MET para el bosque de ñire en Tierra del Fuego (Apéndice I) se utilizaron como orientación en la búsqueda de los posibles tipos de bosque existentes y a evaluar. A modo de ejemplo, podemos identificar bosques bajo dinámica natural con vegetación estable (seguirán siendo bosques de ñire luego de cambiar de un estado a otro) de distintas edades (E1.1.1.3. o E1.1.1.2.); pero también con vegetación no estable (E1.2.3.4. o E1.2.3.1.) (ver descripción detallada de los estados en el Apéndice I).

La definición de estados de bosques de *N. antactica* bajo dinámica natural se basa mayormente en las diferencias que presentan las masas arbóreas según sean coetáneas (cuando la mayor parte de sus individuos presenta un determinado rango de edades) o

disetáneas (cuando la masa está compuesta por proporciones importantes de individuos en varios rangos de edades), y en los rangos de edades que predominen. Dichos rangos de edades de los individuos se asocian a las distintas etapas del ciclo de desarrollo natural de los *Nothofagus*, que pueden identificarse en la práctica observando algunas características de los árboles, como, por ejemplo, la corteza (**Figura 2.5**). Las fases de crecimiento propuestas para *Nothofagus pumilio* por Schmidt y Urzúa (1982), que se adaptan con bastante precisión también a *N. antarctica* (Ivancich 2013) son: crecimiento óptimo inicial o COI, durante la cual los individuos presentan una corteza lisa; crecimiento óptimo final o COF, con individuos cuya corteza esta resquebrajada; envejecimiento (E), cuando la corteza ya se presenta muy agrietada formando capas; y desmoronamiento (D), cuando se observa un desprendimiento de las placas de la corteza y hendiduras profundas a lo largo del tronco (Figura 2.5). Para *N. antarctica*, la edad aproximada correspondiente a cada fase sería hasta 50 años para COI, 50-100 años para COF, 100-150 años para E y mayor a 150 años para D (Ivancich 2013).

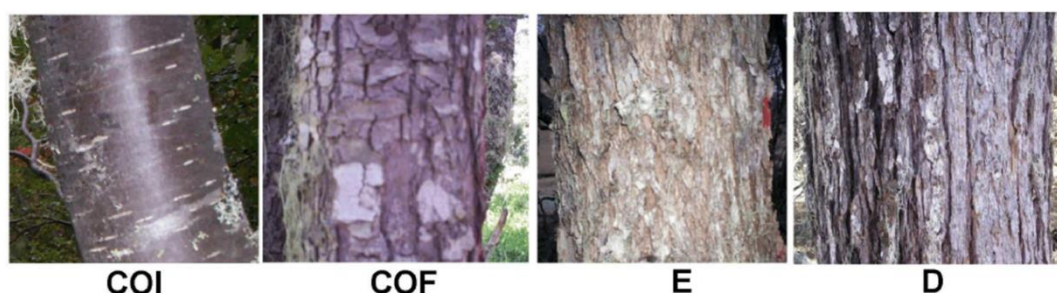


Figura 2.5 Estados de la corteza de árboles de *Nothofagus antarctica* dependiendo de la fase de crecimiento. COI = crecimiento óptimo inicial, COF = crecimiento óptimo final, E = envejecimiento, D = desmoronamiento (Fotos: H. Ivancich).

II.1.5. *Objetivo específico*

Caracterizar y analizar si existen diferencias en las variables ambientales (estructura forestal y cobertura del suelo) y en los principales recursos alimenticios disponibles para las aves (plantas del sotobosque y artrópoda) entre los estados del bosque de *Nothofagus antarctica* bajo uso ganadero comúnmente observados en estancias de Tierra del Fuego.

II.1.6. *Hipótesis específica*

Los bosques de *N. antarctica* con ganadería integrada de Tierra del Fuego presentan diferente estructura forestal, cobertura del suelo, y oferta alimenticia (plantas del sotobosque y artrópoda) para las aves dependiendo del estado que presenten.

Predicción 1: Bosques con cortas (estados E2.1.1.1a, Apéndice I) presentarán mayor cobertura de sotobosque, altura dominante y diámetro medio, y menor abundancia de

artrópodos respecto de bosques sin cortas, independientemente de la fase de desarrollo del rodal.

Predicción 2: Bosques jóvenes (COI o COF, estados E1.1.1.1 o E1.1.1.2) presentarán menor cobertura del sotobosque.

Predicción 3: Bosques con menor cobertura de copas (por dinámica natural o por raleos) presentarán mayor riqueza y cobertura de plantas potencialmente consumidas por aves.

Predicción 4: Bosques en el ecotono con pastizales (E1.2.3.3) presentarán menor cobertura del suelo sin vegetación y mayor riqueza de plantas del sotobosque.

II.2. Diseño de muestreo y selección de los sitios de estudio

Este trabajo se desarrolló en bosques monoespecíficos de *N. antarctica* de TDF incluidos en una matriz de paisaje (estancia o establecimiento ganadero) que presenta bosques con actividades ganaderas y forestales desarrolladas mayormente durante los últimos 30 años. Se consideró preferentemente aquellos que forman parte de la red PEBANPA (Parcelas de Ecología y Biodiversidad de Ambientes Naturales en Patagonia Austral) del INTA-UNPA-CONICET (Peri et al. 2014), dado que en los mismos se conoce con mayor precisión su historia de uso.

El estudio se realizó en cuatro establecimientos ganaderos (**Figura 2.6**): Estancia Los Cerros, Rolito, Cabo San Pablo y Las Hijas. Las características generales de los establecimientos ganaderos seleccionados son las siguientes:

- Estancia Los Cerros (8.900 ha), situada entre los 54°20' S y 67°52' O (Dpto. Río Grande), en la zona centro-oeste de la Isla Grande de Tierra del Fuego, a unos 10 km al norte del Lago Fagnano y 5 km al este del Lago Yehuin. La altitud varía entre 100 y 250 m.s.n.m., presentando un terreno ondulado, con pendientes suaves que se acentúan en los faldeos de los cerros de los cuales toma el nombre. Al encontrarse en el centro de la Isla, se caracteriza por presentar condiciones más continentales con variables climáticas más extremas. La superficie de bosque en el área es de 3.394 ha, de las cuales 1.327 ha son de *N. antarctica*, y el resto de *N. pumilio*. Dentro de esta estancia el aserradero Kareken desarrollaba sus actividades productivas, cortando y aserrando la madera de lenga que se extraía del mismo predio. La superficie con disturbios más intensos es de 19 ha aproximadamente (4 ha correspondientes al aserradero y 15 ha de bosque incendiado). Por otro lado, alrededor de 2.000 ha de

bosque de *N. pumilio* presenta retención variable y la totalidad de los bosques de *N. antarctica* presenta ganadería. En esta estancia existen 4 ha de bosques maduros Abiertos, por limpiezas y clareos realizados hace entre 15 y 20 años.

- Estancia Rolito (16.696 ha), situada entre los 54°17' S y 67°03' O (Dpto. Río Grande), en la zona centro-este de la Isla Grande de Tierra del Fuego, sobre la ruta complementaria 21 (ex ruta A), Km 14, a unos 20 km de la costa este. La superficie de bosque en el área es de 12.221 ha, incluyendo bosques de ñire (8.100 ha), lenga (2.500 ha) y degradados (1.400 ha). En esta estancia existen alrededor de 32 ha de bosques maduros Abiertos, por limpiezas y aclareos realizados hace aproximadamente 50 años. Mientras que la totalidad de la estancia presenta algún grado de actividad ganadera.
- Estancia Cabo San Pablo (8.481 ha), situada entre los 54°16' S y 66°48' O (Dpto. Río Grande), en la zona centro-este de la Isla Grande de Tierra del Fuego, sobre la ruta complementaria 21 (ex ruta A), Km 56, a menos de 10 m de la costa este. La superficie de bosque en el área es de 6.526 ha, de las cuales 3.202 son bosques puros de ñire. En esta estancia existen aproximadamente 2 ha de bosques jóvenes que fueron raleados hace 8-10 años. La actividad ganadera se desarrolla en toda la estancia.
- Estancia Las Hijas (10.000 ha), situada entre los 54°15' S y 67°20' O (Dpto. Río Grande), en la zona centro-este de la Isla Grande de Tierra del Fuego, sobre la ruta complementaria 14 (ex ruta G), Km 7, a 20 km de la costa este. La superficie de bosque en el área es de 6.700 ha, incluyendo bosques de ñire (6.300 ha), y lenga (400 ha). A su vez, también desarrolla el turismo rural como una alternativa de diversificación económica. En esta estancia existen 9 ha de bosques jóvenes que fueron raleados hace 1-2 años. Además, presenta talas rasas en alrededor de 10 ha y algún grado de ganadería en la totalidad de la estancia.

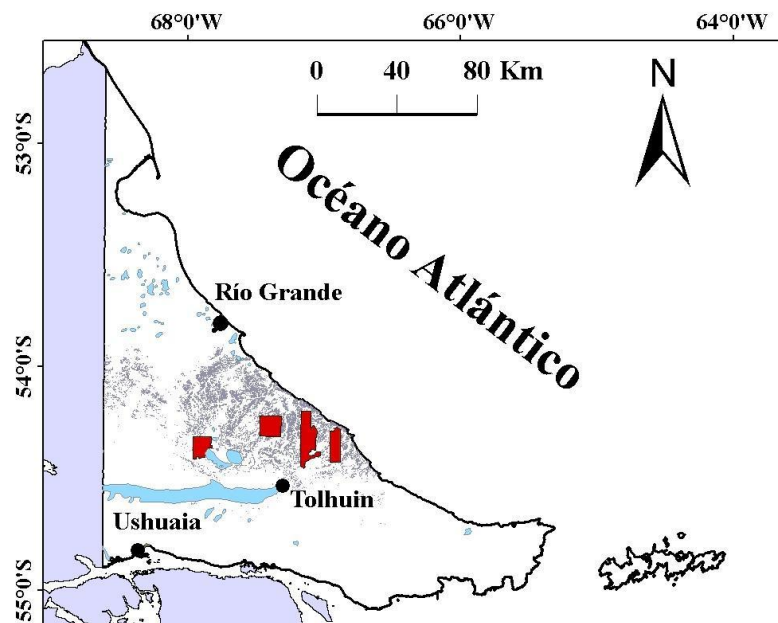


Figura 2.6 Ubicación del área de estudio (en rojo de oeste a este: Estancias Los Cerros, Las Hijas, Rolito y Cabo San Pablo) y bosques de *Nothofagus antarctica* (en gris) en la provincia de Tierra del Fuego, Argentina.

Las cuatro estancias son establecimientos productores de terneros y novillos. Para este fin se cuenta con madres raza Hereford, toros de la misma raza (en algunas estancias, no en todas) y terneras de reposición. Las vacas se entoran en el mes de diciembre y por un periodo de 3 meses, comenzando la parición en el mes de septiembre del siguiente año. Los terneros obtenidos son criados al pie de la madre en los campos de verano hasta el mes de mayo, con una edad de 7 meses en promedio y un peso aproximado de 220 kg. Actualmente se realiza el destete, la identificación, el aparte por peso y calidad. Los índices de destete generalmente rondan el 90%. Los mejores animales (cabeza de parición) son entregados al invernador (en otro establecimiento, usualmente fuera de TDF) quien se encarga de llevarlos a peso de faena en un engorde tipo Feed-Lot. Se extraen hembras y machos con destino a reposición, y el resto de los animales (un 20% aproximadamente), son distribuidos en los potreros para ser llevados al peso de faena y comercializados localmente. El sistema de pastoreo es de tipo veranada-invernada, es decir que los potreros en donde se acumula más nieve (generalmente los que se encuentran más al sur o en zonas más altas), son utilizados desde diciembre hasta mayo y el resto desde junio hasta noviembre inclusive.

En cada estancia el muestreo se orientó a la inclusión de los estados más representativos de los bosques de *N. antarctica*, siendo los mismos mayormente coetáneos

(E1.1.1.1, E1.1.1.2., E1.1.1.3. y E2.1.1.1 a, según detalle en el Apéndice I), y con variada ubicación respecto al parche (central o en el borde), impacto por aprovechamiento (con o sin raleo), tiempo transcurrido desde el corte (recientes, como los realizados hace 1-2 años u 8-10 años, y antiguos, como los realizados hace 15-20 años y más de 50 años), grado de ocupación del sitio, y principales variables biométricas. Se seleccionaron 16 sitios de estudio en cada una de las Estancias Los Cerros y Rolito, y 8 sitios de estudio en cada una de las Estancias Las Hijas y Cabo San Pablo (N = 48 sitios) todos con presencia de ganado. Cabe mencionar que, por no ser los raleos una práctica ampliamente generalizada y adoptada por los productores ganaderos, no se encontraron, durante los años en los que se realizó esta tesis, bosques cortados de otras edades y/o condiciones en los cuales completar el muestreo respecto a los distintos tiempos de impacto y madurez, así como tampoco, bosques de *N. antarctica* sin uso ganadero.

II.3. Metodologías de muestreo para la caracterización ambiental

En cada rodal de bosque de *N. antarctica* seleccionado se caracterizó el ambiente mediante la estimación de la estructura forestal, la cobertura del suelo, la diversidad de plantas vasculares del sotobosque potencialmente consumidas por aves y la artropofauna asociada. Cabe mencionar que la evaluación de las plantas del sotobosque y de la artropofauna se realizó asumiéndolos como *proxies* de la potencial oferta alimenticia con la que contarían las aves. Para el relevamiento de estos datos se siguieron metodologías ya empleadas para los monitoreos realizados periódicamente en la red PEBANPA, que se describe a continuación.

La estructura forestal se caracterizó mediante una parcela de radio variable por rodal, ubicada en el centro del mismo, de tal manera que quede alejada al menos 30 m de los bordes del parche o de un cambio en la estructura a relevar. Para definir el grado de ocupación del sitio se incluyó la densidad de árboles (N), el área basal (AB) y la cobertura de copas (CC) del rodal. A su vez, para evaluar las variables biométricas, se estimaron la altura dominante (HD) y el diámetro medio (DAP).

Se utilizó la parcela Bitterlich corresponde a un tipo de unidades muestrales probabilísticas, donde la probabilidad de seleccionar un árbol es proporcional a su área basal (Prodan et al. 1997). Para el muestreo se proyectó desde el centro de la parcela un ángulo horizontal hacia todos los árboles del entorno y se contó todos los árboles que se

incluyen exactamente dentro del ángulo o lo rebasan y el resto se excluyó. Cada árbol se considera rodeado de un círculo, cuyo radio r depende del diámetro del árbol d y de una constante k :

$$r = k \cdot \frac{d}{2}$$

El área basal (AB) se determinó a nivel de rodal mediante este método utilizando un relascopio de factor k entre 1 y 7 (Clutter et al. 1983; Bitterlich 1984; Prodan et al. 1997). Multiplicando el número de árboles contabilizados por un factor de proporcionalidad o BAF obtenemos el AB (m²/ha, Peña et al. 2015). Dicho BAF representa el aporte que hace cada árbol contado en un punto al área basal. El mismo se calcula como:

$$\text{BAF} = \frac{10000}{k^2}$$

La densidad de árboles vivos (N , n/ha) se calculó como:

$$N = \text{BAF} \cdot \sum \frac{1}{\text{AB}}$$

El diámetro a la altura del pecho (1,30 m, DAP, cm) de árboles vivos se determinó con una forcípula sobre cada individuo contado dentro de la parcela de Bitterlich. La cobertura de copas (CC, %) se estimó con un densiómetro esférico (Lemmon 1957) en el centro de cada rodal. Se midió la altura del o los árboles vivos más altos del rodal con un distanciómetro láser TruPulse (Laser Technology, USA) para obtener la altura dominante (HD, m). En los casos en que había varios árboles que dominaban se promedió la altura de los mismos. Además, se le asignó una fase de crecimiento (Figura 2.5) a cada rodal según las características morfológicas de la corteza de los individuos considerados dentro de la parcela de Bitterlich (Schmidt y Urzúa 1982).

La diversidad de especies de plantas vasculares del sotobosque y la cobertura del suelo se estudió en una superficie de alrededor de 500 m² alrededor de cada una de las parcelas de radio variable donde se estimó la estructura forestal, incluyéndola. Las coberturas se determinaron mediante estimación visual, siguiendo una modificación del método del “relevé” propuesto por Braun-Blanquet (1979). Se relevó la cobertura por especie de plantas vasculares, así como la cobertura de plantas no-vasculares, de residuos (detritos leñosos gruesos > 3 cm y finos < a 3 cm de diámetro), y de suelo desnudo o con

hojarasca sin vegetación. Las plantas vasculares se determinaron taxonómicamente siguiendo a Moore (1983) y Correa (1969-1998). Las plantas no-vasculares y otros organismos sólo fueron consideradas como grupos, separándose las mismas en musgos, hepáticas, líquenes y hongos. En los cálculos posteriores, esta variable se denominó Briófitas, ya que musgos y hepáticas fueron los grupos con mayor representación. La cobertura de las distintas especies de plantas vasculares se sumó para obtener un total de plantas vasculares. Esta variable se presenta como Sotobosque en los resultados de esta tesis. La cobertura de renovales de *N. antarctica* se consideró como una variable de cobertura del suelo aparte del sotobosque debido a su importancia como refugio y sustrato de alimentación y nidificación para las aves. La riqueza de plantas vasculares se determinó para cada parcela, a partir de las especies para las cuales se estimó la cobertura. A su vez, se identificaron las especies de plantas posiblemente consumidas por las aves estudiadas (Humphrey et al. 1970, Novoa et al. 1996, Amico y Aizen 2005, Ojeda y Chazarreta 2006, McGehee y Eitniear 2007, Brown et al. 2007, Archuby et al. 2007, Chust et al. 2012, Díaz 2012 y observaciones personales) y se clasificaron en Dicotiledóneas o Monocotiledóneas.

La diversidad de artropofauna asociada a cada rodal de bosque se analizó utilizando trampas de caída o tipo pitfall (Barber 1931) y de atracción (**Figura 2.7**). Se colocaron tres trampas (12 cm de diámetro por 14 cm de altura) enterradas en el suelo de manera que la abertura quede a nivel de la superficie, distribuidas aproximadamente en línea recta a una distancia de 5 m desde el centro geográfico de cada rodal. Dentro de las mismas, se colocó agua y detergente como agentes de retención y se colectaron a los catorce días de colocadas. Además, se instaló una trampa de atracción en cada rodal (Figura 2.7) provista con agua, detergente y vinagre como agentes de retención y atracción. Las mismas permanecieron en los sitios durante cinco días. Estos muestreos se realizaron durante los meses de enero y febrero (2018 en Eas. Los Cerros y Rolito, y en 2019 en Eas. Las Hijas y Cabo San Pablo), debido a la marcada estacionalidad de los artrópodos en regiones de condiciones ambientales extremas y extremadamente corta estación de crecimiento. El contenido de las tres trampas de caída por rodal fue analizado en forma conjunta como una sola muestra (Cheli y Corley 2010). De cada muestra se registró la abundancia total de artrópodos y la proporción de los órdenes de mayor importancia.



Figura 2.7 Izquierda: trampas de caída o tipo pitfall utilizadas en bosques de este estudio. Derecha: trampas de atracción utilizadas en este estudio (Foto: J. Benitez).

II.3.1. *Análisis estadísticos*

Para analizar globalmente el patrón de variación ambiental entre los distintos sitios de estudio, se realizó un análisis multivariado de componentes principales (PCA), incluyendo todas las variables de estructura forestal (CC, HD, DAP, N y AB), las de cobertura del suelo (Sotobosque, Residuos, Briófitas, Renovales y Suelo sin vegetación u hojarasca) y cuatro variables artificiales que resumen otras características propias de cada rodal: Edad (Joven o Maduro), ubicación respecto al parche de bosque (Borde o Centro), el impacto del aprovechamiento (Raleado o No raleado), y según el tiempo transcurrido desde la intervención o corte (1-2 años, 8-10 años, 15-20 años y más de 50 años). Para el análisis, se emplearon coeficientes de correlación, y se exploró la separación en grupos según estancias y otras variables que resultaron significativas en los distintos componentes generados (ej. CC, AB). Este análisis resumió gráficamente las similitudes entre los sitios de estudio de acuerdo con la evaluación de las características ambientales y propias del rodal. El análisis se realizó en el programa PC-ORD (McCune y Mefford 1999).

En base al análisis anterior, y en función de los cuatro grupos que se formaron, se definieron cuatro tratamientos que se denominaron Muy Cerrado, Cerrado, Abierto y Muy

Abierto (**Figura 2.8**) cada uno con 12 réplicas (4 réplicas en Los Cerros, 4 en Rolito, 2 en Las Hijas y 2 en Cabo San Pablo), para los cuales se realizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) para evaluar si las variables relevadas de la estructura forestal (CC, HD, DAP, N y AB) y la cobertura del suelo (Sotobosque, Residuos, Briófitas, Renovales y Suelo sin vegetación u hojarasca) eran diferentes entre los tratamientos. Como se estimó que las variables ambientales de los sitios dentro de una misma estancia podrían estar correlacionadas se incluyó la localización (estancia) como efecto aleatorio. Las variables respuesta fueron: cobertura de copas (CC, %), altura dominante (HD, m), diámetro medio (DAP, cm), densidad de árboles (N, ind/ha), área basal (AB, m²/ha), cobertura de sotobosque (Sotobosque, %), residuos (Residuo, %), plantas no-vasculares (Briófitas, %), renovales (Renovales, %) y hojarasca o suelo sin vegetación (Suelo, %). Se utilizó la distribución Normal para HD, DAP y AB, y Binomial negativa para las proporciones y N ya que al utilizar la distribución Poisson se observó sobredispersión (cociente entre la desviación relativa y los grados de libertad residuales > 2,5) (Di Rienzo et al. 2020). La variable explicatoria (efecto fijo) fue el tipo de bosque (Muy Cerrado, Cerrado, Abierto y Muy Cerrado). Para comprobar si había diferencias entre los bosques jóvenes raleados (Eas. Cabo San Pablo y Las Hijas) y los maduros raleados (Ea. Los Cerros y Rolito) se realizaron los mismos modelos, pero separando estos dos tipos de raleos (Abiertos jóvenes y Abiertos maduros).



Figura 2.8 Estados de bosque de *Nothofagus antarctica* estudiados en Tierra del Fuego, Argentina (Fotos: J. Benitez).

También se analizó la relación entre las variables de estructura forestal y cobertura del suelo a partir de correlaciones de Pearson, para evaluar la utilidad de incluirlas juntas en un determinado análisis. Se consideró que dos variables se encontraban correlacionadas cuando el p-valor fue menor a 0,05.

Por último, se realizaron GLMM para evaluar si las variables que se utilizaron como *proxies* de la potencial oferta alimenticia con la que contarían las aves (plantas del sotobosque y artropofauna) diferían entre tratamientos. Al igual que para los GLMM de estructura forestal y cobertura del suelo se incluyó a la localización como efecto aleatorio (estancia). Las variables respuesta fueron: riqueza de plantas (S plantas, n° de especies), cobertura total de plantas consumidas por aves (C tot, %), cobertura de gramíneas (Gram, %) y cobertura de dicotiledóneas (Dico, %), abundancia de artrópodos capturados con trampas de atracción (Ab-A, n° de individuos), proporción de dípteros capturados con trampas de atracción (Dip-A, %), proporción de himenópteros capturados con trampas de atracción (Hime-A, %), proporción de lepidópteros capturados con trampas de atracción

(Lepi-A, %), proporción de coleópteros capturados con trampas de atracción (Cole-A, %), abundancia de artrópodos capturados con pitfalls (Ab-P, n° individuos), proporción de dípteros capturados con pitfalls (Dip-P, %), proporción de himenópteros capturados con pitfalls (Hime-P, %), proporción de ácaros capturados con pitfalls (Acar-P, %), proporción de coleópteros capturados con pitfalls (Cole-P, %) y proporción de larvas capturadas con pitfalls (Larva-P, %). Se utilizó la distribución Poisson para riqueza de plantas, proporción de Dip-A y Cole-A, y Binomial negativa para el resto de las proporciones y abundancias ya que al utilizar la distribución Poisson se observó sobredispersión (cociente entre la desviación relativa y los grados de libertad residuales $> 2,5$) (Di Rienzo et al. 2020). La variable explicatoria (efecto fijo) fue el tipo de bosque.

Los GLMM y los análisis de correlación se realizaron en el programa Infostat (Di Rienzo et al. 2020). La importancia del efecto aleatorio se analizó en función de su varianza comparada con la residual (Di Rienzo et al. 2020). Se realizaron pruebas LSD de Fisher a posteriori para determinar diferencias entre los niveles del tratamiento (Di Rienzo et al. 2012, Quinn y Keough 2002).

II.4. Resultados

En el PCA con todas las variables de estructura forestal, cobertura del suelo y variables propias del rodal (**Figura 2.9**), el eje 1 se correlacionó con el área basal, la cobertura de copas, la densidad y la cobertura de suelo, de renovales, de sotobosque y de plantas no-vasculares (autovector = 3,252; variación explicada = 29,97%), mientras que el eje 2 estuvo más correlacionado con la altura dominante, el diámetro medio, el raleo, el tiempo desde el raleo y la edad del rodal (autovector = 2,252; variación explicada = 26,24%). Entre los analizados, el patrón de clasificación que mejor describió la separación entre grupos estuvo dado tanto por la posición respecto al parche de bosque (centro o borde) como por el grado ocupación del sitio, reflejado en el área basal, la densidad y la cobertura de copa. En términos prácticos, se definieron cuatro tratamientos con 12 réplicas cada uno, que se mantuvieron para los siguientes análisis a lo largo de toda la tesis, denominados Muy cerrado, Cerrado, Abierto y Muy abierto (Figura 2.8). Los bosques Muy Abiertos se separaron más de los demás tratamientos debido a su posición de borde, y se asociaron a valores más altos de cobertura de plantas no-vasculares y de sotobosque (Figura 2.9). Los bosques Cerrados se ubicaron en el centro entre los Muy Cerrados y

Abiertos, y se asociaron a valores mayores de cobertura de residuos y de copas. Los bosques Abiertos estuvieron asociados a mayor diámetro medio y altura dominante, a la presencia de raleo y a la edad del bosque. Mientras que los bosques Muy Cerrados se asociaron a altas densidades de árboles y mayor área basal y cobertura de suelo sin vegetación (Figura 2.9).

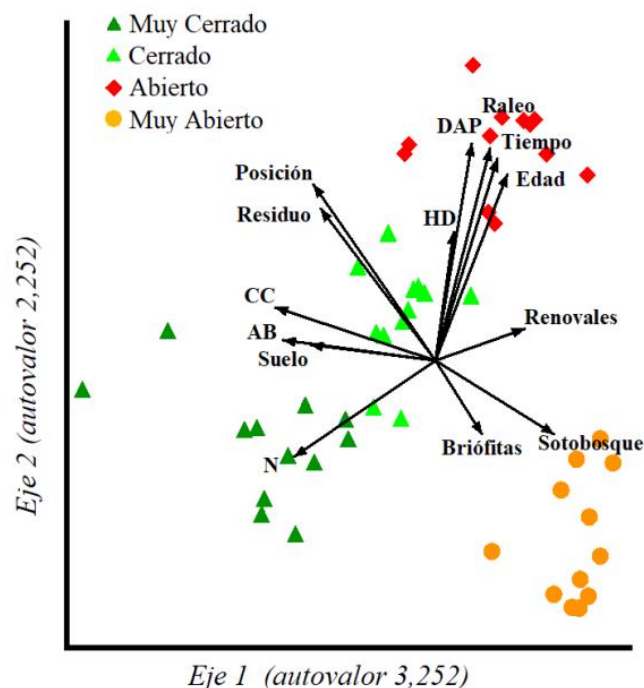


Figura 2.9 Análisis de componentes principales (PCA) realizado con las variables de estructura forestal, cobertura del suelo y variables propias del rodal para los 48 sitios de estudio en bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego. Estructura forestal: HD = altura dominante, AB = área basal de árboles, CC = cobertura de copas, DAP = diámetro medio y N = densidad de árboles. Cobertura del suelo: Sotobosque, Residuos, Briófitas, Renovales y Suelo. Características del rodal: Edad, Posición, Raleo y Tiempo = tiempo desde el raleo. Las unidades de las variables se presentan en la Tabla 2.1.

La mayoría de los árboles en los bosques Muy Cerrados se encontraban en una fase de crecimiento óptimo final. Los árboles en los bosques Cerrados estuvieron en fase de envejecimiento o desmoronamiento. Los bosques Abiertos presentaron árboles tanto en crecimiento óptimo final como en envejecimiento, mientras que los bosques Muy Abiertos presentaron árboles en crecimiento óptimo inicial y final, y en desmoronamiento. Cabe mencionar que hubo 2 parcelas en el tratamiento Muy abierto (de Ea. Los Cerros) que no incluyeron ningún árbol con DAP superior a 5 cm. La cobertura de copas varió entre 10% y 100%, presentando diferencias significativas entre todos los tratamientos menos entre Muy Cerrados y Cerrados (**Tabla 2.1**). La altura dominante tomó valores entre 5,7 y 17,5 m, mientras que el diámetro medio tomó valores entre 6,7 y 56,9 cm,

ambas variables presentaron valores más grandes en los bosques Abiertos y Cerrados (Tabla 2.1). La densidad de árboles varió entre 38,4 y 4983,2 ind/ha, con valores mayores en bosques Muy Cerrados (Tabla 2.1). El área basal tomó valores entre 1,0 y 80,0 m²/ha y presentó diferencias significativas entre los tratamientos, con valores más grandes en sitios con mayor cobertura de copas (Tabla 2.1). La cobertura de sotobosque tomó valores entre 28 y 98% con valores más grandes en bosques Muy Abiertos y Abiertos (Tabla 2.1). La cobertura de residuos leñosos varió entre 0 y 35% con valores más grandes en bosques Muy Cerrados, Cerrados y Abierto. La cobertura de plantas no-vasculares varió entre 0 y 20% con valores mayores en bosques Muy Abiertos y Cerrados. La cobertura de renovales de ñire tomo valores entre 0 y 20% con valores mayores en bosques Muy Abiertos y Abiertos, mientras que la cobertura de hojarasca o suelo sin vegetación varió entre 0 y 40% con valores mayores en bosques Muy Cerrados (Tabla 2.1). La variación explicada por la localización (estancia) fue mayor para la altura dominante, la cobertura de renovales y de plantas no-vasculares (Tabla 2.1). En los GLMM donde se separaron los bosques Abiertos jóvenes de los Abiertos maduros, no se encontraron diferencias entre ambos tratamientos raleados en ninguna de las variables, a excepción de la cobertura de renovales que fue mayor en bosques Abiertos maduros ($F = 5,7$; $p < 0,01$).

Tabla 2.1 Comparación entre tratamientos para las variables de estructura forestal y cobertura del suelo de bosques de *Nothofagus antártica* de Tierra del Fuego. Se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM), para el análisis. Se muestran las medias, el estadístico asociado (F), la probabilidad (p-valor), y los grados de libertad (gl). Letras diferentes indican diferencias significativas ($< 0,050$) según pruebas LSD de Fisher a posteriori. Además, se muestran los valores porcentuales de la varianza explicada por el factor aleatorio estancia (Var% Ea).

Variable	Tratamiento				F	p-valor	gl	Var% Ea
	Muy Cerrado	Cerrado	Abierto	Muy Abierto				
CC (%)	95,6 a	82,3 a	58,6 b	26,4 c	62,4	<0,001	3	0,00
HD (m)	10,2 b	11,7 ab	12,5 a	10,4 b	2,90	0,045	3	10,43
DAP (cm)	17,8 b	36,6 a	41,0 a	18,2 b	19,9	<0,001	3	0,95
N (ind/ha)	3255,1 a	642,3 b	318,7 c	260,7 bc	22,5	<0,001	3	2,82
AB (m ² /ha)	47,1 a	34,2 b	22,3 c	7,3 d	43,5	<0,001	3	3,85
Sotobosque (%)	69,0 b	73,4 b	77,0 ab	87,5 a	3,7	0,018	3	0,00
Residuo (%)	14,5 a	14,7 a	14,8 a	1,4 b	22,1	<0,001	3	0,00
Briófitas (%)	4,0 bc	6,8 ab	3,0 c	8,0 a	4,3	0,010	3	8,44
Renoval (%)	0,2 c	0,9 b	2,5 ab	3,5 a	6,2	0,001	3	0,00
Suelo (%)	12,0 a	4,5 b	4,8 b	2,5 b	8,9	<0,001	3	7,30

Estructura forestal: CC = cobertura de copas, HD = altura dominante, DAP = diámetro medio, N = densidad de árboles y AB = área basal. Cobertura del suelo: Sotobosque, Residuos, Briófitas, Renovales y Suelo.

La cobertura de copas se correlacionó con la densidad de árboles, el área basal y todas las coberturas del suelo (**Tabla 2.2**). La altura dominante se correlacionó con el diámetro medio, mientras que la densidad se correlacionó directamente con el área basal, la cobertura de renovales y de suelo sin vegetación u hojarasca (Tabla 2.2). El área basal se correlacionó con la cobertura de residuos y renovales. Por otro lado, la cobertura de sotobosque estuvo inversamente correlacionada con la cobertura de residuos y suelo sin vegetación (Tabla 2.2). En cuanto a la cobertura de residuos estuvo correlacionada con la del suelo sin vegetación (Tabla 2.2).

Tabla 2.2 Coeficientes y p-valor de las correlaciones entre las variables de estructura forestal (CC = cobertura de copas, HD = altura dominante, DAP = diámetro medio, N = densidad de árboles, AB = área basal) y coberturas de suelo (Sotobosque, Residuo, Renovales, Briófitas y Suelo) de bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego, que se utilizarán en los modelos lineales generalizados mixtos. En rojo correlaciones significativas (p-valor < 0,05).

	CC	HD	DAP	N	AB	Sotobosque	Residuo	Briófitas	Renovales	Suelo
CC		0,02	0,03	0,59	0,79	-0,33	0,45	-0,35	-0,41	0,34
		0,90	0,86	0,00	0,00	0,02	0,00	0,02	0,00	0,02
HD	0,02		0,43	-0,21	-0,02	0,02	0,14	-0,13	-0,19	-0,12
	0,90		0,00	0,14	0,90	0,90	0,35	0,38	0,20	0,41
DAP	0,03	0,43		-0,49	0,00	-0,08	0,28	-0,03	0,02	-0,17
	0,86	0,00		0,00	0,98	0,60	0,05	0,85	0,89	0,26
N	0,59	-0,21	-0,49		0,74	-0,16	0,09	-0,17	-0,32	0,31
	0,00	0,14	0,00		0,00	0,28	0,53	0,25	0,03	0,03
AB	0,79	-0,02	0,00	0,74		-0,26	0,34	-0,17	-0,36	0,21
	0,00	0,90	0,98	0,00		0,08	0,02	0,23	0,01	0,15
Sotobosque	-0,33	0,02	-0,08	-0,16	-0,26		-0,87	-0,17	0,07	-0,82
	0,02	0,90	0,60	0,28	0,08		0,00	0,25	0,64	0,00
Residuo	0,45	0,14	0,28	0,09	0,34	-0,87		-0,14	-0,13	0,60
	0,00	0,35	0,05	0,53	0,02	0,00		0,35	0,38	0,00
Briófitas	-0,35	-0,13	-0,03	-0,17	-0,17	-0,17	-0,14		0,22	-0,15
	0,02	0,38	0,85	0,25	0,23	0,25	0,35		0,13	0,30
Renov	-0,41	-0,19	0,02	-0,32	-0,36	0,07	-0,13	0,22		-0,13
	0,00	0,20	0,89	0,03	0,01	0,64	0,38	0,13		0,39
Suelo	0,34	-0,12	-0,17	0,31	0,21	-0,82	0,60	-0,15	-0,13	
	0,02	0,41	0,26	0,03	0,15	0,00	0,00	0,30	0,39	

Respecto a la oferta alimenticia para las aves, se identificaron 19 especies de plantas de sotobosque potencialmente consumidas por aves (**Tabla 2.3**). La riqueza de las mismas varió entre 2 y 12 especies, presentando un valor promedio más grande en los Abiertos, Cerrados y Muy Abiertos (**Tabla 2.4**). La cobertura total de estas especies de plantas varió entre 15% y 78%, pero no se detectaron diferencias significativas entre

tratamientos. La cobertura de gramíneas varió entre 1 y 70%, pero tampoco se detectaron diferencias significativas entre tratamientos. La cobertura de dicotiledóneas consumidas por aves tomó valores entre 0 y 47%, con valores mayores en bosques Muy Cerrados, Cerrados y Abiertos (Tabla 2.4). La variación explicada por la ubicación de los sitios (estancia) fue mayor para la cobertura de dicotiledóneas, seguida por la riqueza de plantas y la cobertura de gramíneas (Tabla 2.4).

Tabla 2.3 Cobertura promedio (%) de las especies de plantas del sotobosque potencialmente consumidas por aves identificadas en bosques de *Nothofagus antartica* de Tierra del Fuego para cada tratamiento.

Especie	Grupo	Tratamiento			
		Muy Cerrado	Cerrado	Abierto	Muy Abierto
<i>Berberis buxifolia</i>	Dicotiledónea	0,2	0,8	1,7	0,8
<i>Osmorhiza chilensis</i>	Dicotiledónea	1,6	1,7	0,8	0,1
<i>Osmorhiza depauperata</i>	Dicotiledónea	13,0	4,1	1,9	0,1
<i>Taraxacum officinale</i>	Dicotiledónea	4,0	6,9	7,6	2,6
<i>Agropyron pubiflorum</i>	Monocotiledónea			0,2	0,1
<i>Agrostis sp.</i>	Monocotiledónea	0,2	0,1	3,9	6,6
<i>Alopecurus magellanicus</i>	Monocotiledónea	0,1	0,3	0,8	2,6
<i>Bromus unioides</i>	Monocotiledónea	0,8	2,3	4,2	0,3
<i>Carex sp.</i>	Monocotiledónea				0,3
<i>Dactylis glomerata*</i>	Monocotiledónea			0,3	
<i>Deschampsia flexuosa</i>	Monocotiledónea	2,5	2,6	2,3	3,3
<i>Elymus agropyroides</i>	Monocotiledónea	0,1	0,7	0,5	0,5
<i>Festuca magellanica</i>	Monocotiledónea	3,5	5,8	3,4	2,4
<i>Holcus lanatus*</i>	Monocotiledónea		4,1		3,7
<i>Hordeum comosum</i>	Monocotiledónea			0,1	2,6
<i>Phleum alpinum</i>	Monocotiledónea	3,0	4,6	4,0	2,3
<i>Phleum pratense*</i>	Monocotiledónea	0,1		0,1	0,5
<i>Poa pratensis</i>	Monocotiledónea	17,8	13,8	15,7	9,3
<i>Trisetum spicatum</i>	Monocotiledónea	2,6	2,5	2,3	1,8

*Exóticas

Tabla 2.4 Comparación entre tratamientos para las variables de la oferta alimenticia de las aves (plantas del sotobosque consumidas por aves y artrópodos capturados con trampas de atracción y pitfalls) en bosques de *Nothofagus antártica* de Tierra del Fuego. Se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) para el análisis. Se muestran las medias, el estadístico asociado (F), la probabilidad (p-valor), y los grados de libertad (gl). Letras diferentes indican diferencias significativas (< 0,050) según pruebas LSD de Fisher a posteriori. Además, se muestran los valores porcentuales de la varianza explicada por el factor aleatorio estancia (Var% Ea).

Variable	Tratamiento				F	p-valor	gl	Var% Ea
	Muy Cerrado	Cerrado	Abierto	Muy Abierto				
S plantas (n° especies)	6,2 b	9,0 a	8,7 a	6,8 ab	3,0	0,040	3	29,19
C tot (%)	49,6	50,4	49,7	41,2	1,0	0,426	3	0,00
Gram (%)	30,3	36,5	37,5	36,9	0,4	0,746	3	7,82
Dico (%)	16,9 a	12,5 a	11,7 a	3,4 b	11,4	<0,001	3	44,4
Ab-A (n° ind)	1843,5 a	1694,1 a	373,5 b	2153,1 a	10,0	<0,001	3	29,78
Dip-A (%)	94,2 a	91,0 a	69,1 b	88,8 a	17,7	<0,001	3	4,73
Hime-A (%)	1,7 b	3,7 b	34,0 a	3,5 b	8,3	<0,001	3	0,00
Lepi-A (%)	2,2 b	3,0 ab	3,8 ab	5,1 a	1,7	0,176	3	10,64
Cole-A (%)	0,8 a	0,6 a	1,1 a	0,1 b	3,9	0,016	3	6,40
Ab-P (n° ind)	816,2 a	240,4 b	236,5 b	365,4 b	7,7	<0,001	3	5,74
Dip-P (%)	71,4 a	53,8 bc	43,6 c	59,5 ab	5,0	0,005	3	17,11
Hime-P (%)	6,5	3,7	2,5	3,7	2,7	0,057	3	8,27
Acar-P (%)	5,4	4,8	10,4	6,2	1,5	0,226	3	13,91
Cole-P (%)	5,1 b	16,7 a	12,9 a	12,3 a	5,2	0,004	3	9,12
Larva-P (%)	3,6	4,9	7,7	3,2	2,8	0,051	3	12,27

Plantas consumidas por aves: S plantas = riqueza de plantas, C tot = cobertura total de plantas, Gram = cobertura de gramíneas y Dico = cobertura de dicotiledóneas. Artrópodos capturados con trampas de atracción: Ab-A = abundancia total, Dip-A = proporción de dípteros, Hime-A = proporción de himenópteros, Lepi-A = proporción de lepidópteros, Cole-A = proporción de coleópteros. Artrópodos capturados con pitfalls: Ab-P = abundancia total, Dip-P = proporción de dípteros, Hime-P = proporción de himenópteros, Acar-P = proporción de ácaros, Cole-P = proporción de coleópteros y Larva-P = proporción de larvas.

En relación a la artropofauna, se capturaron un total de 101.396 artrópodos adultos de 7 órdenes con trampas de atracción. Los órdenes con mayor número de individuos capturados fueron en orden decreciente: Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera y Coleoptera, aunque también se capturaron individuos del orden Araneae (26 individuos), Pseudoscorpionida (23 individuos) y Acarina (4 individuo) pero debido a su baja abundancia relativa no fueron analizados por separado. La abundancia varió entre 72 y 15.261 individuos, mientras que la promedio fue mayor en bosques Muy Abiertos, Muy Cerrados y Cerrados, y menor en los Abiertos (Tabla 2.4). La proporción de dípteros presentó valores entre un 30 y 99%, con un valor promedio menor en bosques Abiertos. Al contrario de lo ocurrido con los dípteros, la proporción de himenópteros fue mayor en

bosques Abiertos (valores entre 0 y 68%). La proporción de los lepidópteros tomó valores entre 0 y 32%, presentando un valor promedio más grande en los bosques Muy Abiertos, Abiertos y Cerrados (Tabla 2.4). La variación explicada por la ubicación de los sitios (estancia) fue mayor para la abundancia de artrópodos, y la proporción de lepidópteros (Tabla 2.3).

En cuanto a las trampas de caída o pitfalls, la abundancia total de artrópodos fue menor que en las trampas de atracción, presentando un valor promedio más grande en bosques Muy Cerrados (Tabla 2.4). Se capturaron en total 25.929 individuos adultos (97%) y 697 larvas (3%). Los órdenes con mayor número de individuos capturados fueron en orden decreciente: Diptera, Coleoptera, Hymenoptera y Acarina, aunque también se capturaron individuos del orden Araneae (567 individuos), Homoptera (385 individuos), Heteroptera (76 individuos), Lepidoptera (61 individuos) y Pseudoescorpionida (45 individuos) pero debido a su baja abundancia relativa no fueron analizados por separado. La abundancia total tomó valores entre 57 y 3.968 individuos, con valores más grandes en los bosques Muy Cerrados (Tabla 2.4). La proporción de dípteros presentó valores entre 19 y 95% con un valor promedio mayor en bosques Muy Cerrados y Muy Abiertos. La proporción de coleópteros varió entre 0 y 39% con un valor promedio menor en bosques Muy Cerrados. La proporción de himenópteros varió entre 0 y 21% pero no presentó diferencias entre tratamientos (Tabla 2.4). La abundancia relativa de ácaros varió entre 0 y 32% pero tampoco difirió entre tratamientos. Por último, la proporción de larvas tomo valores entre 0 y 37% sin presentar diferencias entre tratamientos (Tabla 2.4).

II.5. Discusión

Las fases de desarrollo observadas en los rodales estudiados confirman que dichos rodales correspondieron a estados coetáneos con vegetación estable (E1.1.1.2 y E1.1.1.3), con intervención forestal (E2.1.1.1) o de ecotono (E1.2.3.3). Los valores observados de la estructura forestal y cobertura de renovales se encuentran dentro de los valores descriptos para estos bosques en Tierra del Fuego (Peri y Collado 2009), con coberturas de copas, áreas basales y alturas dominantes un poco mayores. Los análisis realizados permitieron comprobar diferencias entre los 4 tratamientos propuestos para este estudio. Estas diferencias estuvieron asociadas tanto a características ambientales (ej. diámetro medio, cobertura de residuos, densidad de árboles) como a propias del rodal (ej. posición,

presencia de raleos, edad del bosque). Las mayores diferencias se observaron entre los bosques Muy Abiertos y los demás tratamientos (Figura 2.8), la cual estuvo asociada a la cobertura del suelo (mayor cobertura de plantas no-vasculares, sotobosque y renovales). Estas características se relacionan con la menor área basal, cobertura de copas y de residuos (Tabla 2.1), las cuales permitirían el mejor desarrollo de las plantas a nivel de sotobosque. Al igual que los *gaps* (huecos en el dosel arbóreo por caída de uno o varios árboles), la menor cobertura de copas junto con la calidad de sitio, podrían ser los factores que determinan la disponibilidad de luz y el contenido de agua en el suelo a nivel de sotobosque (Mariottini et al. 2002). A su vez, estos bosques se ubicaron cercanos a vegas donde la presencia de agua es mayor, lo que permite el mejor desarrollo de musgos y explica la mayor cobertura de plantas no-vasculares. Los bosques Abiertos presentaron coberturas de copas intermedias y algunas similitudes con los bosques Cerrados, como por ejemplo mayores alturas dominantes y diámetros medios respecto de los otros dos tratamientos. Esto está relacionado con la edad de estos bosques, ambos en su mayoría maduros con presencia de árboles en envejecimiento o desmoronamiento, y en el caso de los Abiertos, con la aplicación de raleos los cuales tienen como finalidad el incremento en el diámetro de los árboles. Los bosques Cerrados y Muy Cerrados presentaron mayores coberturas de copa, pero se diferenciaron tanto en la densidad de árboles (mayor en bosques Muy Cerrados) como en el área basal, el diámetro medio y la cobertura de renovales (mayores en Cerrados) y de suelo (mayor en Muy Cerrados).

Si bien los bosques que se ralearon (Abiertos) en dos estancias eran jóvenes y en las otras dos eran maduros, no se encontraron diferencias en ninguna variable de estructura forestal ni cobertura del suelo, a excepción de la cobertura de renovales. La falta de diferencia en el diámetro medio es un efecto propio del raleo, que se ejecutó eliminando principalmente individuos de pequeñas dimensiones (comúnmente denominado “raleo por lo bajo”, Daniel et al. 1982), lo que genera un incremento en el diámetro medio del rodal. La existencia de una mayor cobertura de renovales en bosques Abiertos maduros estaría relacionada con la antigüedad de los cortes (hace más de 50 años y entre 15-20 años), la cual ha permitido el mayor desarrollo de los renovales.

Respecto de la potencial oferta alimenticia, al evaluar en conjunto todas las variables analizadas, tanto de plantas como de artrópodos, los bosques Cerrados parecerían presentar mayores recursos alimenticios para las aves (Tabla 2.4). Sin embargo, se identificaron muchas similitudes entre los tratamientos. En cuanto a las

plantas del sotobosque, se pudieron observar diferencias entre los tipos de bosque en la riqueza de plantas del sotobosque y en la cobertura de dicotiledóneas. La menor riqueza de plantas en los bosques Muy Cerrados coincide con lo observado por Soler (2011) quien comparó el total de especies de plantas del sotobosque entre bosques de *N. antarctica* primarios, secundarios y bajo manejo silvopastoril. En nuestro caso, la menor riqueza se debió a la ausencia de cinco especies monocotiledóneas. Si bien los bosques Cerrados y Abiertos no presentaron diferencias entre sí en ninguna de estas variables analizadas, la mayor cobertura de dicotiledóneas observada en ambos tratamientos se debe a una mayor cobertura de distintas especies. En los Abiertos, la cobertura promedio de dos dicotiledóneas: *Berberis buxifolia* y *Taraxacum officinale* fue levemente mayor (Tabla 2.3). La primera es un arbusto espinoso nativo que crece en diferentes ambientes de Tierra del Fuego como bosques, costas, bordes de arroyos o estepas (Moore 1983). Dicho arbusto presenta frutos carnosos con un alto contenido de azúcar (Arenas et al. 2013) que son consumidos por aves (ej. *T. falcklandii*, Amico y Aizen 2005). La segunda es una especie no nativa naturalizada que es dispersada por viento, por lo que es muy común en bosques de *N. antarctica* y bordes de bosque donde la influencia del viento es importante (Lencinas et al. 2008). A diferencia de los Abiertos, en los bosques Cerrados se observaron mayores coberturas de las dos *Osmorhizas*, especies con alta tolerancia a la sombra. En los bosques Muy abiertos, si bien se pudo observar la presencia de casi todas las especies de plantas potencialmente consumidas por aves (18 de 19, Tabla 2.3), la cobertura de dicotiledóneas fue menor. La presencia de casi todas las especies de plantas se debe a la mayor influencia de luz (menor cobertura de copas) en dicho tratamiento (15 de 19, Tabla 2.3).

Los órdenes de artrópodos identificados como los más abundantes en las trampas de atracción (Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera y Coleoptera) fueron los mismos que se han observado en bosques de *N. pumilio* y los ambientes asociados de la isla (Lencinas et al. 2008). A diferencia de lo observado en bosques de *N. pumilio* con cortas (Lencinas et al. 2012, 2014), los bosques Abiertos presentaron menor abundancia total de artrópodos, menor proporción de dípteros, y mayor proporción de himenópteros que los bosques sin cortas. La menor abundancia de artrópodos en bosques con cortas (Abiertos) coincide con lo observado en otros estudios (ej. Hill et al. 1990, Schowalter 1990) y por Gönc (2013) en bosques de *N. antarctica* más al norte (Chubut) donde los bosques sin manejo presentaron mayor cantidad de artrópodos que bosques con perturbaciones (incendios, conversión a pastura, extracción de leña). Sin embargo, los Abiertos mantuvieron valores

altos y similares a otros tratamientos en proporción de lepidópteros y coleópteros. Por otro lado, los artrópodos capturados con pitfalls fueron más abundantes en bosques Muy Cerrados. Si bien la proporción de dos órdenes también varió entre tratamientos, los artrópodos capturados con estas trampas presentaron mayores similitudes entre los bosques Abiertos y Cerrados.

II.6. Conclusión

Los estados del bosque analizados (Muy Cerrado, Cerrado, Abierto y Muy Abierto) presentan diferencias en la estructura forestal, la cobertura del suelo y la oferta alimenticia para las aves, siendo los bosques Muy Abiertos los que más se diferenciaron de los demás tratamientos. En general, los bosques Abiertos (raleados) presentaron más similitudes con los bosques Cerrados que con los demás tratamientos.

CAPÍTULO III ESTRUCTURA Y RASGOS FUNCIONALES DEL ENSAMBLE DE AVES EN BOSQUES DE *NOTHOFAGUS ANTARCTICA*



III.1. Introducción

Se sabe que las especies dependen de elementos estructurales de los bosques y que la pérdida de ciertos componentes de los bosques maduros, como la alta cobertura de copas, los residuos leñosos y los árboles muertos en pie, afectan a las poblaciones de muchas especies que depende de estos elementos del hábitat (Newton 1994, Díaz et al. 2005, Czeszczewik et al. 2013, Balestrieri et al. 2015). Por ejemplo, en Suecia, árboles vivos grandes y maduros, árboles muertos en pie y residuos leñosos son recursos críticos para al menos 26% de los vertebrados e invertebrados en peligro, particularmente aves (Berg et al. 1994). Dichos elementos proveen alimento y refugio a muchas especies raras y en peligro (Whiles y Grubaugh 1996, Walankiewicz et al. 2002, Bobiec et al. 2005). Por ejemplo, para muchas especies de pájaros carpinteros proveen sitios para dormir y nidificar, además de alimento (Walankiewicz et al. 2002). Por otro lado, el incremento del área basal y el volumen de madera muerta se ha asociado positivamente con la abundancia de insectívoros en bosques de hayas (*Abies alba* y *Picea abies*) en Italia (Balestrieri et al. 2015). A su vez, sitios con área basal grande y baja densidad de árboles podrían presentar mayor disponibilidad de huecos para nidificar y mejores hábitats para predadores de

invertebrados (Balestrieri et al. 2015). Muhamad et al. (2013) encontraron que la riqueza de especies especialistas de bosque se asoció positivamente con la cobertura de copas en bosques montanos y tierras bajas dominados por *Schima wallichii*, *Dysoxylum sp.*, y *Sterculia coccinea* (Indonesia). Por otro lado, la oferta alimenticia regula tanto rasgos demográficos (abundancia, supervivencia y éxito reproductivo) como de supervivencia (dispersión, uso del espacio y fidelidad al sitio) de las aves (Martin 1996, Newton 1998). Por ejemplo, Presti et al (2018) al igual que Cueto et al. (2016) encontraron cambios en el comportamiento de alimentación de *E. albiceps* relacionados con la variación en la oferta de frutos en el mismo sitio, concluyendo que los frutos son el principal recurso alimenticio que afecta el éxito reproductivo y la demografía durante la época de nidificación en Patagonia Norte.

Para poder realizar una aproximación integradora es necesario analizar no sólo la estructura, sino también el rol funcional de la biodiversidad (Noss 1990, Vandewalle et al. 2010). Kusch et al. (2016) definen como rasgos funcionales de las especies a los atributos del fenotipo de un individuo asociados con su adecuación biológica y función ecológica, que influyen procesos del ecosistema. Diferentes estudios han demostrado que la diversidad funcional entrega información complementaria a la diversidad taxonómica, debido a que permite entender los rasgos de respuesta de las especies a la variación ambiental y su impacto sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Salgado-Negret 2015). Ciertos gremios tienden a ser más vulnerables que otros a los cambios en la estructura de los bosques (ej. especies insectívoras y especialistas de bosques), lo que las hace ideales para determinar el estado de conservación de los bosques. Por ejemplo, las especies insectívoras pueden ser fisiológicamente intolerantes a los cambios en la temperatura y humedad generados por la reducción del dosel (Felton et al. 2008) y dependen de insectos que, a su vez, presentan requerimientos específicos de hábitat (Silveira et al. 2010). Iongh y Weerd (2006) observaron en bosques neotropicales que las aves insectívoras, en su mayoría de sotobosque, eran el grupo más afectado debido a cambios en las condiciones microclimáticas.

Las perturbaciones antropogénicas intensivas (ej. las cortas, la ganadería, la introducción de pasturas), degradan la composición y la disponibilidad de los atributos estructurales de los bosques como el sotobosque, la cobertura de copas, los residuos leñosos gruesos, la presencia y el estado de descomposición de los tocones, el área basal y la profundidad del suelo, entre otras características (ej. Mishra et al. 2004, Liira et al. 2007, Zamorano-Elgueta et al. 2012, Ibarra y Martin 2015, Menon et al. 2019). Se sabe

que la pérdida de estos atributos afecta la biodiversidad (ej. aves, mamíferos e invertebrados) que dependen de ellos para su supervivencia (Caviedes e Ibarra 2017, Lencinas et al. 2018). Existe una vasta literatura acerca de los efectos que generan los cambios en la estructura y la composición de la vegetación generados por actividades extractivas sobre la estructura de la comunidad de aves. En el este-central de Argentina, Cueto y López de Casenave (2000) observaron que la riqueza y densidad de especies de aves insectívoras fue menor en bosques con tala selectiva de *Celtis tala*, comparado con un área de bosque protegido. Se ha comprobado que el manejo forestal, a través de cambios en la estructura forestal, provoca reducciones en la abundancia y biomasa de invertebrados (Hill et al. 1990, Schowalter 1990, Lencinas et al. 2014) generando efectos cascada negativos para las aves insectívoras (Czeszczewik et al. 2013). A su vez, las aves especialistas de bosque, tienden a ser más sensibles a las actividades extractivas, ya que dependen de la madera muerta y de árboles grandes vivos para anidar o buscar su alimento, los cuales se ven reducidos mediante las extracciones (Vergara y Schlanter 2006, Müller et al. 2007). En bosques deciduos de hoja ancha y puros de coníferas en Canadá, Guénette y Villard (2005) observaron que la mitad de las especies que requieren bosques maduros para nidificar y alimentarse responden negativamente a aperturas del dosel mayores a un 30% y a la reducción de la densidad de árboles y tocones (< 80 individuos o fustes/ha). Sin embargo, las especies frugívoras y nectarívoras pueden incrementar su abundancia luego de una corta debido a incrementos en la disponibilidad de frutos y néctar en áreas donde el dosel fue abierto (Felton et al. 2008). La abundancia de aves granívoras y especialistas de *gaps* también tiende a aumentar significativamente luego de un disturbio (Robinson y Robinson 1999, Gray et al. 2007, Burivarola et al. 2015). Entonces, el tipo de impacto (positivo o negativo) que muestren las aves frente a este tipo de disturbio dependerá del grupo o gremio de aves que se esté considerando (Felton et al. 2008).

En los últimos años se han comenzado a utilizar tratamientos silvícolas de baja intensidad para minimizar los efectos de las extracciones forestales sobre la biodiversidad en los bosques, las cuales han demostrado moderar los impactos de las cortas sobre las aves de bosque, y al mismo tiempo promueven la aparición de especies que requieren disturbios (Fedrowitz et al. 2014). Estos resultados coinciden con la hipótesis del disturbio intermedio propuesta por Hutchinson (1953) y a la cual Connell (1978) describe como uno de los mecanismos que explica la alta diversidad de especies en escalas intermedias

de disturbio. La hipótesis predice que en ambientes poco disturbados dominan las especies más competitivas, mientras que en ambientes muy disturbados solo sobreviven las especies que son capaces de reproducirse y alcanzar la madurez rápidamente. En situaciones intermedia la diversidad aumenta ya que especies de los dos tipos coexisten. Por ejemplo, en la Península Ibérica, bosques de encinas con aclareos completos del sotobosque presentaron ausencia de 3 especies de sotobosque, mientras que aclareos parciales redujeron sus abundancias, pero 2 de estas especies estuvieron presentes (Camprodon y Brotons 2006). En este estudio, dichas especies paseriformes (*Sylvia cantillans*, *Sylvia melanocephala* y *Sylvia borin*) son indicadoras del impacto que generan los aclareos. Ibarra et al. (2017a) estudiaron la respuesta funcional de aves que anidan en huecos en bosques templados mixtos de Canadá (dominados por *Pseudotsuga menziesii*, *Pinus contorta*, *Populus tremuloides*, *Alnus* spp., *Betula papyrifera*, *Salix* spp.) y Chile (a < 700 m s.n.m. con especies como *Nothofagus dombeyi*, *Lophozonia obliqua*, *Persea lingue*, *Gevuina avellana*, *Laurelia sempervirens*; y sitios a > 700 m s.n.m. dominados por *Laureliopsis philippiana*, *Saxegothaea conspicua*, *Araucaria araucana*, *N. pumilio*), y encontraron que, a diferencia de la tala rasa (remoción de 50-90%), sitios cortados parcialmente (remoción de 15-30%) no presentaron disminuciones en la riqueza funcional al compararlos con los sitios sin cortar (> 100 años de edad). Esto sugiere, según los autores, que los bosques con corta parcial pueden conservar niveles de funcionamiento del ecosistema, incluidas las tasas de alimentación y anidación, en comparación con las áreas sin cortar. Por otro lado, se encontró que la estructura de la comunidad de aves que habitan bosques y matorrales de *N. antarctica* en el oeste de la provincia de Río Negro, se mantienen estables si la intensidad de la extracción de leña y pastoreo se mantienen en niveles relativamente bajos (Lantschner y Rusch 2007).

Como mencionamos en el Capítulo I, los raleos son una técnica silvicultural que remueve la regeneración avanzada de diámetros pequeños para acelerar las tasas de crecimiento y mejorar comercialización de árboles retenidos (Daniel et al. 1982). En algunos bosques (ej. coníferas y de *Quercus ilex* del hemisferio norte), los efectos directos de los raleos en la estructura forestal son a corto y largo plazo: a corto plazo reducen la densidad de la vegetación del sotobosque y de árboles pequeños y aumentan la apertura del dosel (ej. de la Montana et al. 2006). A largo plazo, puede incrementar el número de árboles grandes, la complejidad de la estructura y la diversidad de plantas del sotobosque (Eyre et al. 2015). Particularmente en los bosques de *N. antarctica* de Patagonia Sur, los

raleos disminuyen la cobertura, aumentando la producción de forraje que es utilizado para el pastoreo de los animales. De esta manera, mejoran el crecimiento de los árboles remanentes (aumentando el área basal a largo plazo) y su regeneración, y a corto plazo mejoran la producción de forraje y el uso de la cubierta forestal como protección de los animales en invierno (Peri et al. 2005). Los efectos más profundos generados por los raleos sobre las especies podrían estar relacionados con el desarrollo de un sotobosque más complejo debido al incremento de la disponibilidad de luz debajo de las copas (Wilson y Carey 2000, Garman 2001, Homyack et al. 2005). En particular, para las aves los mecanismos propuestos para el incremento de la abundancia y diversidad de las especies en sitios raleados incluye la regeneración y el desarrollo de los arbustos y el sotobosque debido al incremento de la luz a nivel del suelo (Hayes et al. 1997) o el incremento de la variación horizontal y vertical en la estructura forestal (McComb y Noble 1980, Sullivan et al. 2002, Carey 2003). Otros han propuesto que los raleos pueden causar un regreso más rápido a condiciones que simulan etapas seriales más antiguas del bosque, lo que a su vez puede aumentar el número de especies que utilizan hábitats diversificados (Barbour et al. 1997, Bailey y Tappeiner 1998).

En el hemisferio norte (bosques dominados por *Quercus ilex* en España), los raleos han generado incrementos en la riqueza y disminuciones en la densidad de especies de aves dominantes de bosques cerrados. Sin embargo, estas especies continúan estando presentes (de la Montana et al. 2006). Hagar et al. (2004) estudiaron la respuesta de las aves en bosques jóvenes (40 años) de coníferas dominados por *Pseudotsuga menziessi* (Estados Unidos) y lo compararon con bosques control. Encontraron que la riqueza y la densidad de 10 especies incrementaron en los raleos, mientras que la densidad de 5 especies se redujo, pero estuvieron presentes. King et al. (2011) estudiaron parches de bosque de pino y matorral (*Pinus rigida-Quercus ilicifolia*) desde el momento del raleo hasta 4 años después en Estados Unidos, y observaron que las especies de aves de bosque maduro fueron menos abundantes en bosques raleados que en bosques control, mientras que especies de matorral-arbustal que eran escasos en bosques sin ralear, se hicieron presentes en los raleos. Gaines et al. (2010) encontraron que la composición de la comunidad de aves no difirió entre bosques con y sin raleos y quemados en bosque de *Pinus ponderosa* y *Pseudotsuga menziessi* (Estados Unidos). Por otro lado, en el hemisferio sur, Biscarra Alvarado (2018) encontró en bosques secundarios de *Nothofagus dombeyi* y mixtos siempreverde del sur de Chile (39° S) que luego del raleo de densidad variable, la

composición de aves fue similar en términos de abundancia relativa. Sin embargo, los efectos que produzcan las cortas de baja intensidad dependerán de la etapa de crecimiento del rodal, los rasgos ecológicos del sistema y el contexto del paisaje (Verschuyl et al. 2011, Fuller 2013).

Los bosques de *Nothofagus antarctica* fueron y son degradados significativamente en ciertos lugares de la Patagonia (Veblen et al. 1996, 2003, Vettese et al. 2020). A su vez, estos bosques constituyen un recurso económico y una reserva de biodiversidad para Patagonia en su conjunto (Gönc et al. 2015, Rosas 2020) por lo que hace relevante su estudio. Sin embargo, los estudios sobre los efectos de actividades antrópicas sobre aves en bosques de *N. antarctica* (Lantschner y Rusch 2007, Szulkin Dolhatz 2017, Tartara 2018) se han realizado únicamente en Patagonia Norte (Chubut y Río Negro), siendo los estudios para analizar los impactos del manejo forestal sobre las comunidades de aves en TDF llevados a cabo principalmente en bosques de *N. pumilio* (Venegas y Schlatter 1999, Deferrari et al. 2001, Lencinas et al. 2009, Vergara y Schlatter 2006, Lencinas et al. 2018). Por lo tanto, se desconocen aún los efectos del raleo de bosques de *N. antarctica* sobre la estructura y función de la comunidad de aves terrestres, diurnas y residentes estivales (principalmente passeriformes), así como su potencial utilidad como indicadoras de dichos impactos.

III.1.1.1. *Objetivos específicos*

- 1) Analizar las diferencias en la estructura (composición, riqueza específica, diversidad, densidad y biomasa) y algunos rasgos funcionales (grupos tróficos, uso de sustratos, tipo de nidificación, estatus migratorio) de la comunidad de aves terrestres, diurnas y residentes estivales (principalmente passeriformes) entre los distintos estados del bosque de *N. antarctica* de Tierra del Fuego (Argentina) con ganadería integrada. Además, explorar el potencial uso de las aves como indicadoras de impactos para mejorar las propuestas de estrategias de manejo foresto-ganadero existentes.
- 2) Evaluar la influencia de distintas variables ambientales (estructura forestal, cobertura del suelo, y la oferta alimenticia vegetal y de la artropofauna) sobre las variables de estructura y rasgos funcionales de la comunidad de aves.
- 3) Evaluar la susceptibilidad a la depredación de nidos artificiales en forma de copa abierta característicos de seis especies que habitan estos bosques e identificar sus depredadores.

III.1.2. Hipótesis específicas

1) Los distintos estados del bosque de *N. antarctica* de Tierra del Fuego (Argentina) con ganadería integrada presentan diferencias en la estructura (composición, riqueza específica, diversidad, densidad y biomasa) y algunos rasgos funcionales (grupos tróficos, uso de sustratos, tipo de nidificación, estatus migratorio) de las comunidades de aves terrestres, diurnas y residentes estivales (principalmente passeriformes). Existen especies de aves indicadoras de cada uno de estos estados del bosque.

2) De aceptarse la hipótesis anterior, estas diferencias estarán asociadas a las características de la estructura forestal, cobertura del suelo y oferta alimenticia disponible para las aves en cada estado del bosque.

3) La susceptibilidad a la depredación de nidos varía entre estados del bosque.

Predicción 1: Los bosques Abiertos y Muy Abiertos al presentar menores coberturas de copas permiten la presencia de especies de aves que utilizan áreas abiertas y mayor riqueza de especies en comparación con bosques Cerrados y Muy Cerrados.

Predicción 2: La menor abundancia de artrópodos observada en bosques Abiertos se relaciona con una menor densidad de aves insectívoras, respecto a los demás tratamientos.

Predicción 3: La mayor cobertura de sotobosque en bosques Abiertos y Muy Abiertos permite un mayor uso del sustrato bajo por las aves, respecto de los bosques Cerrados y Muy Cerrados.

Predicción 4: La mayor cobertura de copas está asociada a una mayor densidad de aves que nidifican en nidos en forma de copa abierta.

Predicción 5: Especies de aves especialistas o dependientes del bosque serán indicadoras de bosques más cerrados.

Predicción 6: Bosques Abiertos y Muy Abiertos presentan mayor depredación de nidos en forma de copa abierta que bosques Cerrados y Muy Cerrados.

III.2. Materiales y Métodos

III.2.1. Metodología para el muestreo de las comunidades de aves

La caracterización de la estructura (composición, riqueza específica, densidad, biomasa, índices de diversidad) y los rasgos funcionales (grupos tróficos, uso de sustratos, tipo de nidificación y estatus migratorio) de las comunidades de aves terrestres, diurnas y residentes estivales (principalmente passeriformes) de bosques de *N. antarctica* objeto de estudio de esta tesis, se realizó en base a la información obtenida mediante conteos en puntos fijos de observación. En el caso de los grupos tróficos, tipo de nidificación y

estatus migratorio se utilizó la bibliografía existente para clasificar las especies de aves observadas durante los conteos. Se estableció un punto de observación (avistajes y escuchas) en cada uno de los 48 rodales de bosque seleccionados, distanciados por lo menos 100 m unos de otros y de otros tipos de estructura, así como al menos a 50 m del borde, dependiendo del tamaño del parche. Cada punto de observación se re-visitó tres (en Ea. Los Cerros y Rolito) o cuatro (en Ea. Las Hijas y Cabo San Pablo) veces en enero y en febrero durante 2 veranos consecutivos (2017 y 2018 en Ea. Los Cerros; 2018 y 2019 en Ea. Rolito; 2019 y 2020 en Eas. Las Hijas y Cabo San Pablo). Cada re-visita se comenzó por un sitio de muestreo diferente para no muestrear a la misma hora el mismo rodal. Si bien la época reproductiva de la mayoría de las especies estudiadas comienza en octubre y se extiende hasta enero o febrero (Jara et al. 2019, Altamirano et al. 2012), durante estos dos últimos meses se ha observado que las aves se encuentran más activas, ya que se encuentran buscando alimento para las crías (Lencinas 2005, Martínez Pastur et al. 2015). Esto se debe a que son en su mayoría nidícolas, es decir, que las crías requieren de una alimentación y cuidado mayor por parte de los padres, permaneciendo por periodos largos en el nido (Altamirano et al. 2012). Si bien existe bibliografía sobre la época de nidificación de algunas especies a estas latitudes (ej. Jara et al. 2019), la misma es escasa y no existen aún estudios específicos sobre nidificación en bosques de *N. antarctica* en Tierra del Fuego. Por lo tanto, en base a observaciones personales y de los propietarios de las estancias, se tiene conocimiento de que durante enero y febrero las especies aún se encuentran nidificando. A su vez, otros muestreos en la Isla Grande de Tierra del Fuego (ej. Deferrari et al. 2001, Lencinas et al. 2009, 2018, Martínez Pastur et al. 2015) se han llevado a cabo en esta época, siendo los resultados más comparables al haber sido realizados en los mismos meses.

En cada visita se siguió el método descrito en Lencinas et al. (2005, 2009), con una observación de 10 minutos, que consiste en 2 minutos de habituación (tiempo que demoran las aves en volver a su actividad normal) y 8 minutos de registro. La habituación de 2 minutos es adecuada ya que las aves de estos bosques no son evasivas (Deferrari et al. 2001, Lencinas et al. 2005, Martínez Pastur et al. 2015). Los muestreos se llevaron a cabo por dos observadores (**Figura 3.1**) en los momentos de mayor actividad (dentro de las primeras 4 horas luego del amanecer, usualmente entre las 5:30 y 11 am, variando ligeramente según el mes de muestreo) tanto social como de alimentación de las aves objeto de este estudio (Deferrari et al. 2001, Reyes-Arriagada et al. 2015). Cabe

mencionar que los puntos de observación fueron fijos y de radio “infinito”. Se utilizó el radio ilimitado ya que permite mayor detectabilidad de especies raras o escasas en relación al radio fijo (Codesido y Bilenca 2000). El muestreo se llevó a cabo en condiciones climáticas similares, evitando los días con niebla, vientos fuertes o lluvia (Venegas 2000). Durante el tiempo de registro, se contabilizó la cantidad de individuos observados, la especie, y la distancia de los individuos al punto de observación, la cual se midió utilizando un distanciómetro láser TruPulse (Laser Technology, USA). A su vez, de cada individuo identificado se registró el sustrato del bosque en el cual se encontraba en ese momento: sustratos bajos (suelo desnudo u hojarasca, residuos leñosos sobre el suelo o sotobosque con alturas menores o iguales a 1 m), rama (ramificaciones laterales inferiores de los árboles) y fuste (troncos principales de árboles), copa (hojas y ramas de la parte superior de los árboles) o volando.



Figura 3.1 Conteos de aves en bosques de *Nothofagus antarctica* de Ea. Rolito (Tierra del Fuego, Argentina) con Agustina Pellegrinuzzi (estudiante de Biología de la UNTDF realizando una estadía de capacitación en muestreo de aves).

Además, se realizaron ensayos con nidos artificiales para evaluar diferencias en la susceptibilidad a la depredación de nidos en forma de copa abierta entre los cuatro tipos de bosque. Se seleccionó este tipo de nido debido a que las aves que tienen nidos similares a los que se emplearon (tipo taza o copa abierta) representan a la mitad de las passeriformes típicas de estos ambientes boscosos de Patagonia (*Anairetes parulus*, *E. albiceps*, *P. patagonicus*, *S. barbatus*, *T. falcklandii* y *Z. capensis*) (Maley et al. 2011, Altamirano et al. 2012, Tartara 2018). Este ensayo se realizó entre fines de octubre y principio de

noviembre (2017 y 2018), que es cuando coinciden los períodos reproductivos de las especies de aves que nidifican en este tipo de nido en la región (Altamirano et al. 2012). En el 2017 el ensayo se realizó sólo en la Ea. Los Cerros y se tomó como un ensayo preliminar, mientras que en el 2018 se realizaron en ambas estancias (Los Cerros y Rolito) y se incrementó el número de nidos por sitio. Se instalaron 4 (en 2017) u 8 (en 2018) nidos por parche de bosque (128 y 256 nidos en total) a una altura de entre 0,5 y 1,5 m, sobre individuos de *N. antarctica* con porte arbóreo o arbustivo, separados entre sí por al menos 10 m, y lo suficientemente alejados de los bordes como para evitar una influencia del mismo (mínimo 20 m). Los nidos artificiales se construyeron con un recipiente plástico pequeño (10 cm de diámetro y 7 cm de profundidad), que se recubrió con vegetación local (líquenes, musgos y pastos secos, **Figura 3.2**), colocándose en el interior tres huevos de plastilina blanca de 15 mm de ancho y 25 mm de alto (tamaño aproximado al de los huevos de las especies analizadas, De la Peña 2013). Cabe mencionar que el uso de estos tipos de huevos es frecuente en ensayos para estimación de la susceptibilidad a la depredación con nidos artificiales (Sodhi et al. 2003, Beja et al. 2014), especialmente cuando es muy difícil localizar nidos reales. En el 2017, se colocaron cámaras fotográficas automáticas pasivas y con sensores de movimiento infrarrojo en 1 nido, seleccionado al azar, de cada réplica de cada tipo de bosque de la Ea. Los Cerros para monitorear las especies que pudieran depredarlos (16 cámaras en total) (**Figura 3.3**). En el 2018, frente a dos nidos artificiales de cada tratamiento en cada estancia, seleccionados al azar, se colocaron nuevamente las mismas cámaras fotográficas automáticas (8 en cada estancia, siendo en total 16 cámaras), para monitorearlos (Foto 4.2). Cada cámara se programó para tomar 3 fotos una vez detectado el movimiento, con intervalos de 5 segundos durante las 24 horas del día. Los ensayos tuvieron una duración de 15 días y los sitios se visitaron cada 4 días para revisar los nidos, retirar aquellos que fueron depredados y chequear baterías y memoria de las cámaras (**Figura 3.4**). Los nidos se consideraron como depredados si alguno de los huevos presentaba marcas o ante la falta uno o más huevos. Al finalizar los ensayos todas las fotos se observaron para intentar identificar los depredadores.



Figura 3.2 Nidos artificiales en forma de copa abierta contruidos con vegetación nativa, huevos de plastilina y cámara trampa utilizadas en los ensayos de depredación de nidos en bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego, Argentina.



Figura 3.3 Instalación de nidos artificiales y programación de cámaras trampa para el ensayo de evaluación de susceptibilidad a la depredación en bosques de *Nothofagus antarctica* en Tierra del Fuego, Argentina.



Figura 3.4 Revisión de nidos artificiales en bosques de *Nothofagus antarctica* de Ea. Los Cerros (Tierra del Fuego, Argentina) con María Vanessa Lencinas (Investigadora de CONICET, directora de esta tesis).

III.2.2. Análisis de datos

Para el estudio de la comunidad de aves, se calculó la riqueza específica (número de especies), densidad (individuos/ha) y biomasa (gramos/ha) de aves, de acuerdo a la metodología desarrollada por Lencinas et al. (2005) y empleada en Lencinas et al. (2009), Martínez Pastur et al. (2015) y Benitez et al. (2019). La riqueza (S) se obtuvo de la suma de todas las especies identificadas, ya sea por tratamiento para el cálculo de la riqueza total, o por muestreo de cada año (sumando los individuos de las visitas) para el cálculo de la riqueza promedio. Además, se calculó la frecuencia de observación (calculada a partir del número de muestreos en que fue observada) por tratamiento y total de cada especie, como el número de muestreos en los que se registraron. Para el cálculo de la densidad de aves se identificó la distancia máxima de observación (mayor distancia a la que se observó un ave en un determinado tratamiento, medida mediante un distanciómetro láser TruPulse) y se dividió a la mitad (**Figura 3.5**). Para los bosques Muy Abiertos, Abiertos, Cerrados y Muy Cerrados la distancia máxima de observación fueron 80, 70, 64 y 50 m, respectivamente. Por lo tanto, la distancia media fue de 40 m para los Muy Abiertos, 35 m para los Abiertos, 32 para los bosques Cerrados y 25 para los bosques

Muy Cerrados. Esta mitad de la distancia máxima de cada tratamiento representa el radio del círculo interior que se utilizó para el cálculo de la superficie en función de la cual luego se realiza la estimación de la densidad de aves. Se toma la mitad de la distancia máxima bajo el supuesto de que a esa distancia es más probable que se pueda identificar a todos los individuos que efectivamente están presentes durante el conteo. Para cada muestreo (enero y febrero) de cada año se sumaron los individuos de las revisitas que se observaron dentro de este radio únicamente. Esta sumatoria se dividió por el número de revisitas y se relativizó a una hectárea en función de la superficie del círculo interior. Para la estimación de la biomasa (g/ha), se sumó el peso de los individuos de todas las especies (extraído de Dunning 2008, **Tabla 3.1**), observadas dentro del círculo interior para cada muestreo. Cabe aclarar que, tanto para la densidad como para la biomasa, sólo se incluyeron los paseriformes debido a que especies de mayor tamaño utilizan territorios más grandes, y su avistaje en este tipo de muestreos difícilmente pueda vincularse al uso de estos ambientes. Asimismo, se estimaron los índices de diversidad de Shannon-Wiener y de equidad de Pielou (Pielou 1975). El índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') se obtuvo como $H' = -\sum p_i \ln p_i$, donde p_i es la abundancia relativa de la especie i en cada parcela. El índice de equidad de Pielou (J) se obtuvo como $J = H'/H'_{\max}$ donde $H'_{\max} = \ln(S)$, siendo S la riqueza de cada parcela (Pielou 1975). Los grupos tróficos (Granívora-G, Insectívora-I, Omnívora-O o Carnívora-C, Tabla 3.1) fueron asignados según la bibliografía disponible (Humphrey et al. 1970, Lencinas et al. 2005, Pizarro et al. 2012) y las observaciones a campo. El estatus migratorio (Residente-R o Migradora-M, Tabla 2.1) se determinó con la bibliografía más actual y cercana al área de estudio (Humphrey et al. 1970, Ippi et al. 2009) y siguiendo la clasificación utilizada por Deferrari et al. 2001, Lencinas et al. (2005) y Pizarro et al. (2012). El tipo de nido (Copa Abierta-CA, Hueco-H, Plataforma-P, Repisa-R u Olla-O) se determinó con la bibliografía existente (Maley et al. 2011, De la Peña 2015) y las observaciones a campo.

Figura 3.5

Esquema de análisis para el cálculo de riqueza y densidad en base al muestreo de aves con puntos de observación fijos y radio infinito.

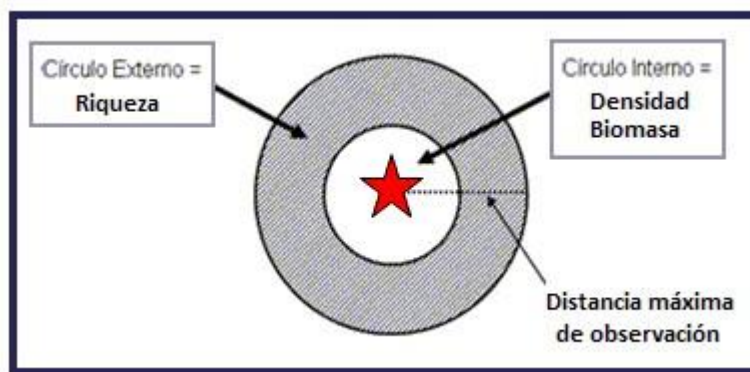


Tabla 3.1 Taxonomía, acrónimo, grupo trófico (GT), tipo de nido (Nido), estatus migratorio (EM) y peso (g) de las especies de aves identificadas en los bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego.

Orden	Familia	Especies	Acrónimo	GT	Nido	EM	Peso (g)
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Accipiter bicolor</i>	ACBI	C	P	R	301,0
Charadriiformes	Charadriidae	<i>Vanellus chilensis</i>	VACH	I	S	M	327,0
Falconiformes	Falconidae	<i>Caracara plancus</i>	CAPL	C	O	R	1072,0
Falconiformes	Falconidae	<i>Falco peregrinus</i>	FAPE	C	R	M	697,5
Falconiformes	Falconidae	<i>Milvago chimango</i>	MICH	C	P	R	296,0
Passeriformes	Emberizidae	<i>Phrygilus patagonicus</i>	PHPA	O	CA	R	23,0
Passeriformes	Emberizidae	<i>Zonotrichia capensis</i>	ZOCA	O	CA	M	23,1
Passeriformes	Fringillidae	<i>Spinus barbatus</i>	SPBA	G	CA	M	15,5
Passeriformes	Hirundinidae	<i>Tachycineta leucopyga</i>	TALE	I	H	M	14,9
Passeriformes	Icteridae	<i>Curaeus curaeus</i>	CUCU	O	CA	R	83,7
Passeriformes	Troglodytidae	<i>Troglodytes aedon</i>	TRAE	I	H	M	10,0
Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus falcklandii</i>	TUFA	O	CA	R	90,6
Passeriformes	Furnariidae	<i>Cinclodes fuscus</i>	CIFU	I	H	R	30,0
Passeriformes	Furnariidae	<i>Aphrastura spinicauda</i>	APSP	I	H	R	12,3
Passeriformes	Furnariidae	<i>Pygarrhichas albogularis</i>	PYAL	I	H	R	24,0
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Anairetes parulus</i>	ANPA	I	CA	R	6,2
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Elaenia albiceps</i>	ELAL	O	CA	M	16,5
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Xolmis pyrope</i>	XOPY	O	CA	M	50,0
Piciformes	Picidae	<i>Campephilus magellanicus</i>	CAMA	I	H	R	324,0
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Enicognathus ferrugineus</i>	ENFE	G	H	R	160,0
Pelecaniformes	Threskiornithidae	<i>Theristicus melanopis</i>	THME	I	P	M	1726,0

Tipo de nido: CA = copa abierta, H = hueco, P = plataforma, O = olla, R = repisa. Grupo trófico: C = carnívora, G = granívora, I = insectívora, O = omnívora. Estatus migratorio: M = migradora, R = residente.

Los valores de peso por especie fueron tomados de Dunning 2008.

Se calcularon las curvas de acumulación de especies observadas y estimadas (rarefacción) para el total de muestras y por estancia. Las curvas de rarefacción se calcularon utilizando el estimador Mao Tau con 50 aleatorizaciones (Gotelli y Colwell

2001). También se calcularon los estimadores de riqueza de especies para cada muestreo y para todos los muestreos juntos. Los estimadores calculados fueron Chao-1, Chao-2, Jack-1, Jack-2 y Bootstrap (Colwell y Coddington 1994). Asimismo, se estudió el índice de similitud de Chao-Sorensen con estimaciones basadas en la abundancia (Gotelli y Colwell 2011, Chao et al. 2005). Este índice, que presenta valores entre 0 y 1, considera la incidencia relativa de especies raras y comunes, y estima la cantidad de especies compartidas teniendo en cuenta las especies compartidas no observadas, basándose en el número de observaciones de especies raras compartidas observadas, entre los tratamientos por estancia. Los tratamientos por estancia se ordenaron de mayor a menor de acuerdo con el valor promedio de similitud, y se realizaron comparaciones intra e inter tratamiento y estancia. Se utilizó el programa EstimateS 9.1 (Colwell 2009) para la estimación de todos estos índices. Luego se compararon promedios y desviaciones estándar para cada tratamiento por estancia.

Para el análisis de la susceptibilidad a la depredación de nidos, se contabilizó el número total de nidos depredados por rodal de bosque y año. Además, se estimó la rapidez con la cual los nidos eran encontrados por los depredadores según el tratamiento contabilizando el número de nidos depredados desde el momento del inicio del experimento.

II.2.3. *Análisis estadísticos*

Las distintas variables relevadas de las comunidades de aves se evaluaron mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) con el objetivo de determinar el efecto de los tratamientos (Muy Cerrado, Cerrado, Abierto y Muy Abierto), y si existían diferencias entre ellos. Como las variables ambientales de los sitios dentro de una misma estancia pueden estar correlacionadas, se incluyó la localización (estancia) y el sitio (anidado dentro de la estancia) como efectos aleatorios. A su vez, como se realizaron visitas a los mismos puntos en dos meses diferentes durante dos años, también se testeó el efecto del año y del mes (anidado dentro del año) como efectos aleatorios. Las variables respuesta fueron: riqueza de especies (S , n° de especies); índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'); densidad de individuos (Densidad, ind/ha); biomasa (Biomasa, g/ha); densidad de Granívoras, Insectívoras y Omnívoras (ind/ha); densidad de aves utilizando los Sustratos bajos, Ramas y Fustes, Copas o Volando (ind/ha); densidad de aves que nidifican en nidos en forma de Copa Abierto o en Huecos (ind/ha); y densidad

de Residentes y Migradoras (ind/ha). Utilizamos la distribución Normal para H' , Poisson para S y la densidad de algunos de los rasgos funcionales (Omnívoras, aves que utilizaron los estratos bajos, copas y que se observaron volando) y Binomial negativa para la densidad de aves, biomasa de aves y algunos rasgos funcionales (granívoras, insectívoras, aves que utilizaron ramas y fustes, aves que nidifican en nidos en forma de copa abierta y huecos, residentes y migradoras) ya que al utilizar la distribución Poisson se observó sobredispersión (cociente entre la desviación relativa y los grados de libertad residuales $> 2,5$). La variable explicatoria (efecto fijo) fue el tratamiento (Muy Cerrado, Cerrado, Abierto y Muy Cerrado).

La influencia de las variables de estructura forestal (CC, HD, DAP, N y AB), cobertura del suelo (Sotobosque, Residuos, Briófitas, Renovales y Suelo) y oferta alimenticia (S plantas, C tot, Gram, Dico, Ab-A, Dip-A, Hime-A, Lepi-A, Cole-A, Ab-P, Dip-P, Hime-P, Acar-P, Cole-P y Larva-P) analizadas en el Capítulo II, sobre la estructura de la comunidad (S, H' , Densidad y Biomasa) se exploró mediante modelos lineales generalizados (GLM) incluyendo a cada una como efecto fijo (**Tabla 3.2 y 3.3**). Cabe aclarar que como la mayoría de las variables del ambiente estuvieron correlacionadas (Tabla 2.2) no se pudieron hacer modelos con varias variables juntas.

Tabla 3.2 Variables de la estructura forestal y la cobertura del suelo que se utilizaron para realizar modelos lineales generalizados (GLM) y explorar su influencia sobre los rasgos funcionales de la comunidad de aves en bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego.

Estructura forestal					
Variable	CC	HD	DAP	N	AB
Riqueza	X	X	X	X	X
Diversidad	X	X	X	X	X
Densidad	X	X	X	X	X
Biomasa	X	X	X	X	X
Granívoras	X	X	X	X	X
Insectívoras	X	X	X	X	X
Omnívoras	X	X	X	X	X
Sustratos bajos	X	X	X	X	X
Fuste-Rama	X	X	X	X	X
Copa	X	X	X	X	X
Volando	X	X	X	X	X
Copa abierta	X	X	X	X	X
Hueco	X	X	X	X	X
Residente	X	X			
Migradora	X	X			
Cobertura del suelo					
Variable	Sotosque	Residuo	Briófitas	Renoval	Suelo
Riqueza	X	X	X	X	X
Diversidad	X	X	X	X	X
Densidad	X	X	X	X	X
Biomasa	X	X	X	X	X
Granívoras					
Insectívoras					
Omnívoras					
Sustratos bajos	X	X	X	X	X
Fuste-Rama					
Copa					
Volando					
Copa abierta				X	
Hueco					
Residente	X	X			
Migradora	X	X			

Para el caso de los rasgos funcionales, solo se evaluaron las variables más claramente asociadas a cada rasgo, como por ejemplo, riqueza de especies de plantas del sotobosque para las granívoras (**Tabla 3.3**). Cabe aclarar que las variables del ambiente se transformaron en categóricas para la mejor comprensión de los resultados. Las

categorías (ej. alta, media y baja) se armaron de acuerdo al rango que presentó la base de datos y buscando equilibrar la cantidad de datos en cada categoría.

Tabla 3.3 Variables de la oferta alimenticia para las aves que se utilizaron para realizar modelos lineales generalizados (GLM) y explorar su influencia sobre los rasgos funcionales de la comunidad de aves en bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego.

Plantas del sotobosque						
Variable	S plantas	C tot	C gram	C dico		
Riqueza	X	X	X	X		
Diversidad	X	X	X	X		
Densidad	X	X	X	X		
Biomasa	X	X	X	X		
Granívoras	X	X	X	X		
Insectívoras						
Omnívoras	X	X	X	X		
Sustratos bajos	X	X	X	X		
Fuste-Rama						
Copa						
Volando						
Copa abierta						
Hueco						
Residente						
Migradora						
Artrópodos capturados con trampas de atracción						
Variable	Ab-A	Dip-A	Hime-A	Lepi-A	Cole-A	
Riqueza	X	X	X	X	X	
Diversidad	X	X	X	X	X	
Densidad	X	X	X	X	X	
Biomasa	X	X	X	X	X	
Granívoras						
Insectívoras	X	X	X	X	X	
Omnívoras	X	X	X	X	X	
Sustratos bajos	X	X	X	X	X	
Fuste-Rama						
Copa						
Volando						
Copa abierta						
Hueco						
Residente						
Migradora						
Artrópodos capturados con pitfalls						
Variable	Ab-P	Dip-P	Hime-P	Acar-P	Cole-P	Larva-P
Riqueza	X	X	X	X	X	X
Diversidad	X	X	X	X	X	X
Densidad	X	X	X	X	X	X
Biomasa	X	X	X	X	X	X

Granívoras						
Insectívoras	X	X	X	X	X	X
Omnívoras	X	X	X	X	X	X
Sustratos bajos	X	X	X	X	X	X
Fuste-Rama						
Copa						
Volando						
Copa abierta						
Hueco						
Residente						
Migradora						

Los GLMM se realizaron en el programa Infostat (Di Rienzo et al. 2020). La importancia del efecto aleatorio se analizó en función de su varianza comparada con la residual (Di Rienzo et al. 2020). Se realizaron pruebas LSD de Fisher a posteriori para determinar diferencias entre los niveles del tratamiento (Di Rienzo et al. 2012, Quinn y Keough 2002). Utilizamos el Criterio de Información de Akaike (AIC, Di Rienzo et al. 2012) para decidir cuál fue el mejor modelo.

El número de nidos depredados se analizó con GLMM con el objetivo de determinar si existían diferencias entre los tipos de bosque para el 2017, 2018 y ambos años juntos.

Se realizaron análisis multivariados para identificar estadísticamente posibles diferencias entre los ensambles de aves de los distintos tratamientos. El Procedimiento de Permutaciones Multi-Respuesta (MRPP) se usó para evaluar el agrupamiento de los ensambles de aves (analiza la composición de especies y sus densidades) en los diferentes tratamientos; según la distancia de BrayCurtis y se usó la prueba de T y el valor p asociado para la evaluación (McCune et al. 2002). Además, se empleó el valor indicador (IV) (Dufrêne y Legendre 1997) para explorar posibles asociaciones (en especificidad y fidelidad) de especies de aves con los tratamientos por separado (comparando los cuatro tipos de bosque y luego los tres tipos de bosque sin corta) o combinándolos (bosques Cerrados + Muy Cerrados se compararon con los Muy Abiertos) (por ejemplo, Terraube et al. 2016). Estos análisis incluyeron un procedimiento de reasignación aleatoria con 4999 permutaciones (prueba de Monte Carlo) para evaluar la importancia de los valores indicadores máximos (IndVal) proporcionados ($p < 0,05$). Para definir a las especies indicadoras, se consideró un IndVal mayor o igual a 40 y p inferior a 0,05 (ej. Borges

2007). Ambos análisis estadísticos multivariados se realizaron utilizando PC-ORD (McCune y Mefford 1999).

Por último, se aplicaron Análisis Canónicos de Correspondencia (CCA, Ter Braak 1986) con el fin de explorar la variación en los distintos factores en torno a la densidad de las especies de aves, respecto a las variables ambientales (estructura forestal, cobertura del suelo, plantas potencialmente consumidas y artrópodos) que mejor expliquen esta variación de acuerdo con su nivel de significancia. En este caso, las variables que mejor explicaron la densidad de especies de aves fueron 16 (área basal, diámetro medio, proporción de coleópteros capturados con pitfalls, cobertura de residuos, cobertura de gramíneas, cobertura de renovales, cobertura de copas, riqueza de plantas, altura dominante, densidad de árboles, proporción de ácaros, cobertura total de plantas, abundancia de artrópodos capturados con pitfalls, cobertura de dicotiledóneas, cobertura de sotobosque y proporción de himenópteros capturados con trampas de atracción), por lo tanto se muestran los resultados incluyendo sólo estas 16 variables. Para estos análisis se utilizó CANOCO versión 4.5 (Ter Braak y Šmilauer 2002), sin ponderación de especies y sin transformación de las variables. El modelo no tuvo restricciones, y se evaluó la significancia de los ejes por Montecarlo con 499 iteraciones.

III.3. Resultados

El análisis de las curvas de rarefacción (**Figura 3.6**) indica que el muestreo, en su conjunto, realizó una buena captura del total de las especies presentes, alcanzando la asíntota con 60 muestras (sobre un total de 175), y observándose un máximo de 13 especies. Este máximo es igual al estimado por CHAO 2. En el análisis por estancia (Figura 3.6), el muestreo alcanzó la asíntota con menos parcelas que el total realizado (49 en Los Cerros y 47 en Rolito), llegándose a un máximo de 13 especies en Los Cerros y 12 en Rolito, valores que coinciden con los estimados por CHAO 2. En Las Hijas y Cabo San Pablo, si bien no se alcanzó la asíntota, las curvas de rarefacción estiman un máximo similar al valor alcanzado por CHAO 2 (11,97 vs. 12,00 para Las Hijas, y 10,97 vs. 11,00 para Cabo San Pablo). Estos resultados indican que la cantidad de parcelas realizadas fue adecuada para capturar la riqueza de especies presentes y que el esfuerzo fue similar para todos los sitios de muestreo.

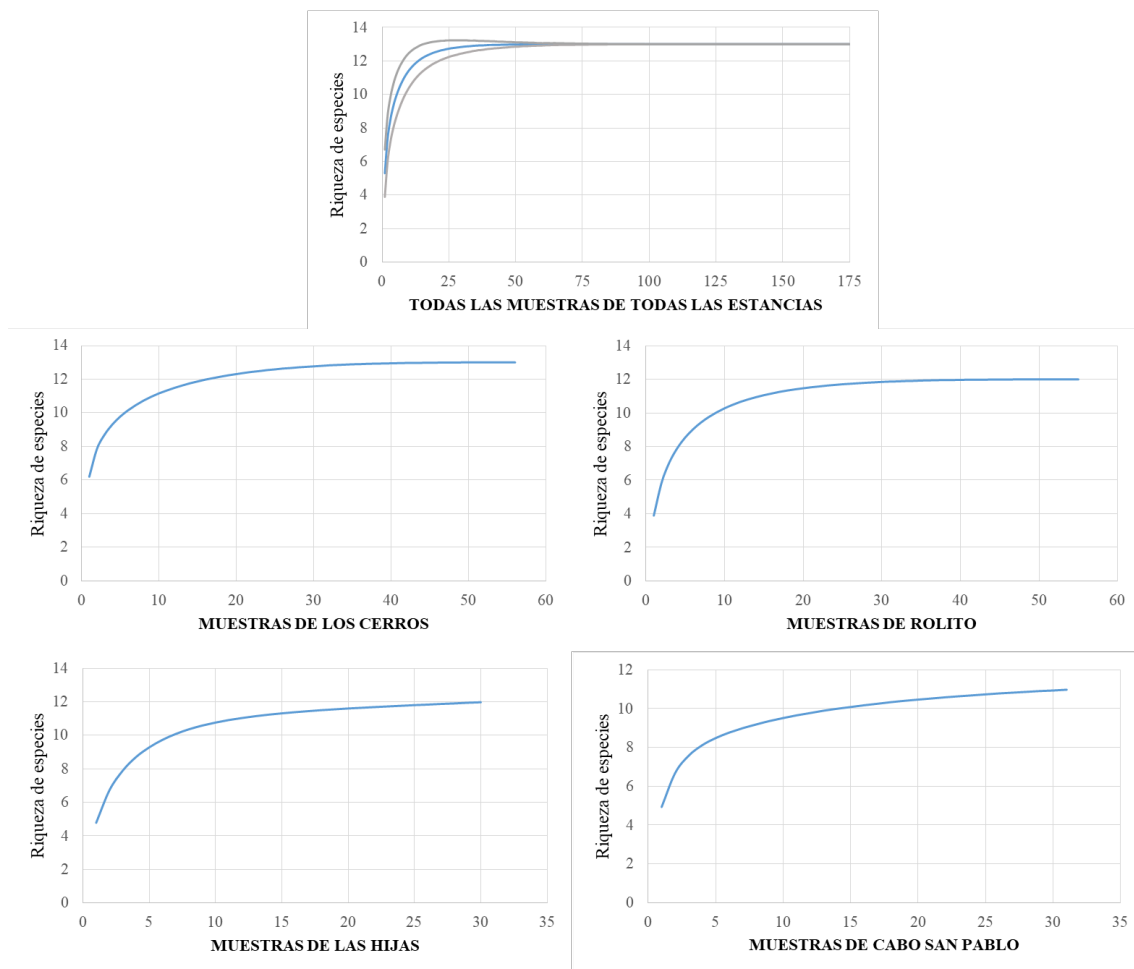


Figura 3.6 Curvas de rarefacción de especies de aves para todas las muestras y para las muestras de cada estancia ubicadas en bosques de *Nothofagus antártica* de Tierra del Fuego. En azul riqueza de especies y en gris (grafico de todas las muestras) límite superior e inferior del IC al 95%.

III.3.1. Estructura y rasgos funcionales de la comunidad de aves

Se registraron 1.747 individuos (781 en Los Cerros, 351 en Rolito, 314 en Las Hijas y 301 en Cabo San Pablo) de 21 especies de aves, pertenecientes a 14 familias y 7 órdenes (Tabla 3.1). De las especies identificadas, 13 son residentes permanentes, mientras que 8 realizan desplazamientos migratorios (Tabla 3.1). El orden más importante fue Paseriforme y las especies con mayor frecuencia de observación fueron *E. albiceps* y *A. spinicauda*, con frecuencias del 78 y 75%, respectivamente (**Tabla 3.3**). Mientras que, de las demás especies, sólo *T. leucopyga*, *T. aedon* y *S. barbatus* presentaron una frecuencia de observación mayor a 30% (Tabla 3.3).

De las 21 especies registradas, sólo 10 (*A. spinicauda*, *C. magellanicus*, *E. albiceps*, *E. ferrugineus*, *P. patagonicus*, *Pygarrhichas albogularis*, *S. barbatus*, *T. aedon*, *T.*

falcklandii y *Z. capensis*) fueron registradas en todos los tipos de bosque analizados (Tabla 3.3). *Accipiter bicolor* sólo se registró en bosques Cerrados, *Falco peregrinus* sólo en bosques Abiertos y *Vanellus chilensis* sólo en Muy Abiertos. Los bosques Abiertos compartieron más especies con Muy Abiertos (17 de 18 especies, Tabla 3.3), luego con Cerrados (15 de 18 especies) y por último con Muy Cerrados (12 de 18 especies).

Tabla 3.3 Frecuencia de observación por especie de ave por tipo de bosque de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego. Además, frecuencia total por especie y riqueza de especies de aves por tipo de bosque.

Especie	Frecuencia (%)				Total
	Muy Cerrado	Cerrado	Abierto	Muy Abierto	
<i>Accipiter bicolor</i>		2			1
<i>Anairetes parulus</i>	2		8	27	9
<i>Aphrastura spinicauda</i>	79	77	88	56	75
<i>Campephilus magellanicus</i>	10	2	6	2	5
<i>Caracara plancus</i>		8	15	10	8
<i>Cinclodes fuscus</i>		2	15	13	7
<i>Curaeus curaeus</i>	2		2	4	2
<i>Elaenia albiceps</i>	85	71	81	73	78
<i>Enicognathus ferrugineus</i>	8	19	15	10	13
<i>Falco peregrinus</i>			2		1
<i>Milvago chimango</i>		2	2	2	2
<i>Phrygilus patagonicus</i>	10	8	6	25	13
<i>Pygarrhichas albogularis</i>	19	21	17	2	15
<i>Spinus barbatus</i>	13	42	63	25	35
<i>Tachycineta leucopyga</i>		35	31	67	33
<i>Theristicus melanopis</i>		2		2	1
<i>Troglodytes aedon</i>	21	27	46	56	38
<i>Turdus falcklandii</i>	10	8	15	23	14
<i>Vanellus chilensis</i>				2	1
<i>Xolmis pyrope</i>			8	19	7
<i>Zonotrichia capensis</i>	4	4	48	48	26
Riqueza	12	16	18	19	21

La riqueza fue de 12 especies en los bosques Muy Cerrados, 16 en los Cerrados, 18 en los Abiertos y 19 especies en los Muy Abiertos (Tabla 3.3). Las especies con mayor densidad en bosques Muy Cerrados y Cerrados fueron *A. spinicauda* y *E. albiceps*, mientras que, en los Abiertos, fueron *A. spinicauda* y *S. barbatus* (Apéndice II). Por otro lado, en los bosques Muy Abiertos, las especies que presentaron mayor densidad fueron *T. leucopyga* y *E. albiceps* (Apendice II). En general, la similaridad entre los tipos de bosque fue alta (0,88 en promedio), siendo la máxima 1 y la mínima 0,50 (**Figura 3.7**). Las mayores diferencias entre tipos de bosque ocurrieron en Las Hijas, entre bosques Muy

Abiertos y Muy Cerrados (0,50), mientras que las mayores diferencias entre estancias se dieron entre Rolito y Los Cerros en los bosques Muy Abiertos (0,72). El MRPP identificó diferencias entre la avifauna que habita diferentes tipos de bosque ($T = -12,6$; $p < 0,01$). En la comparación de a pares, todos los tratamientos se diferenciaron significativamente a excepción de los bosques Muy Cerrados y Cerrados ($T = -0,55$; $p = 0,24$).

De acuerdo a los límites establecidos a priori para la definición de una especie indicadora ($IV > 40$ y $p < 0,05$), no se detectaron especies de esta clase cuando se compararon cuatro o tres tipos de bosque. Sin embargo, en la comparación que incluyó a los raleos se detectaron 6 especies más asociadas a bosques Muy Abiertos que el resto de las que componen el ensamble: *T. leucopyga* ($IV = 32,6$; $p < 0,01$), *Z. capensis* ($IV = 22,2$; $p < 0,01$), *A. parulus* ($IV = 16,3$; $p < 0,01$), *P. patagonicus* ($IV = 12,6$; $p = 0,02$), *T. falcklandii* ($IV = 12,0$; $p = 0,03$) y *Xolmis pyrope* ($IV = 9,9$; $p = 0,02$). Mientras que *S. barbatus* estuvo asociada a bosques Abiertos ($IV = 22,8$; $p < 0,01$). Cuando se compararon tres tipos de bosque (sin incluir a los bosques raleados), 8 especies se asociaron a bosques Muy Abiertos: *T. leucopyga* ($IV = 37,0$; $p < 0,01$), *Z. capensis* ($IV = 32,0$; $p < 0,01$), *T. aedon* ($IV = 28,2$; $p < 0,01$), *A. parulus* ($IV = 18,1$; $p < 0,01$), *X. pyrope* ($IV = 14,6$; $p < 0,01$), *P. patagonicus* ($IV = 14,1$; $p = 0,01$), *T. falcklandii* ($IV = 13,6$; $p = 0,03$) y *Ciclodes fuscus* ($IV = 11,1$; $p = 0,01$). En el análisis combinando los bosques Cerrados con los Muy Cerrados en un solo grupo, que luego se comparó con los Muy Abiertos, se identificó una especie indicadora y otra distintivamente asociada a bosques Cerrados + Muy Cerrados: *A. spinicauda* ($IV = 40,4$; $p = 0,03$) y *P. albogularis* ($IV = 17,2$; $p = 0,01$).

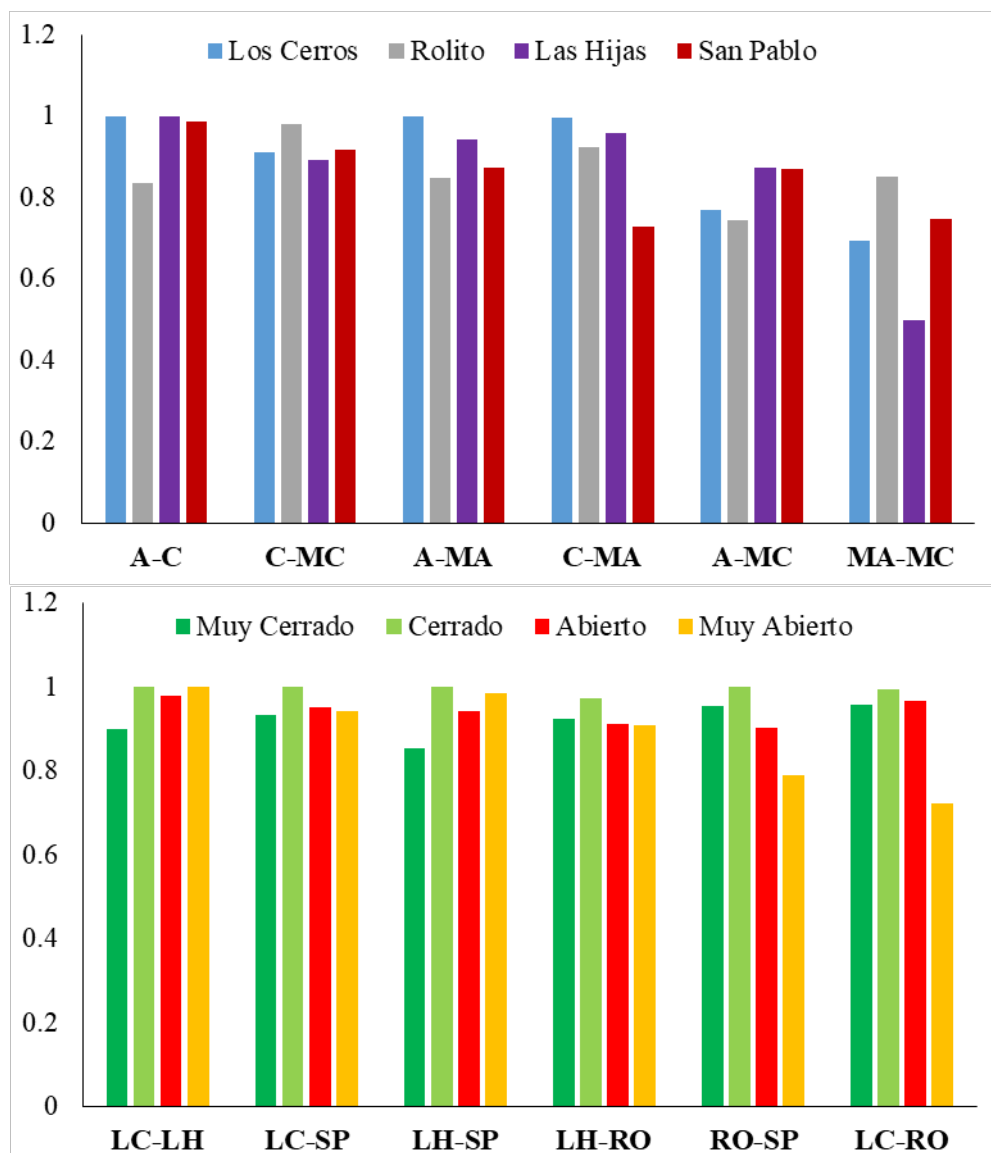


Figura 3.7 Índices de similitud de Chao-Sorensen para los tipos de bosque (arriba) y las estancias (abajo) calculados con la abundancia de aves en bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego. Tipos de bosque: MC = Muy Cerrado, C = Cerrado, A = Abiertos y MA = Muy Abierto. Estancias: LC = Los Cerros, RO = Rolito, LH = Las Hijas y SP = Cabo San Pablo.

Los análisis por GLMM mostraron que la riqueza promedio y el índice de diversidad de Shannon-Wiener fueron mayores en bosques Abiertos y Muy Abiertos (**Tabla 3.4**). La densidad fue mayor en bosques Abiertos, presentando los menores valores en Cerrado y Muy abierto, mientras que los Muy Cerrados no se diferenciaron estadísticamente de los valores altos o bajos. Por otro lado, la biomasa no presentó diferencias entre los tratamientos.

Las granívoras presentaron diferencias significativas entre tipos de bosque, presentando valores mayores en bosques Abiertos, aunque no se diferenciaron

estadísticamente de los Cerrados y Muy Abiertos (Tabla 3.4). La densidad de insectívoras no presentó diferencias entre tratamientos. Mientras que la densidad de omnívoras fue menor en bosques Cerrados comparado con el resto de los tratamientos. Los sustratos bajos fueron más utilizados en bosques Abiertos y Muy Abierto (Tabla 3.4). Las ramas y fustes presentaron menor uso en bosques Muy Abiertos y las copas fueron más utilizadas en bosques Abiertos y Muy Cerrados. Por último, la densidad de aves volando fue mayor en bosques Muy Abiertos y Abiertos (Tabla 3.4).

En cuanto al tipo de nido, la densidad de aves que nidifican en nidos en forma de copa abierta fue mayor en bosques Abiertos, aunque no se diferenció de la de bosques Muy Abiertos y Muy Cerrados (Tabla 3.4). La densidad de aves que nidifican en huecos también fue mayor en bosques Abiertos aunque no se diferenció de la de bosques Cerrados y Muy Cerrados. La proporción de especies residentes y migradoras fue similar entre los tratamientos, siendo mayor la proporción de especies residentes en bosques Cerrados (69%) y menor en bosques Abiertos (61%). Por otro lado, las residentes presentaron mayor densidad en bosques Muy Cerrados y Abiertos, aunque no se diferenciaron de la de bosques Cerrados (Tabla 3.4). Mientras que las migradoras presentaron mayor densidad en bosques Abiertos, sin diferenciarse de la de los bosques Muy Abiertos.

La localización de los sitios de muestreo (estancia) influyó sobre todas las variables de estructura y rasgos funcionales de la comunidad de aves, mientras que el mes influyó en la mayoría (Tabla 3.4). El sitio o punto de muestreo influyó sólo en algunas variables y el año en ninguna de las variables de la comunidad de aves (Tabla 3.4).

Tabla 3.4 Comparación entre tratamientos para las variables de estructura y rasgos funcionales de la comunidad de aves de bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego. Se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) para el análisis. Se muestran las medias, el estadístico asociado (F), la probabilidad (p-valor), y los grados de libertad (gl). Letras diferentes indican diferencias significativas (< 0,050) según pruebas LSD de Fisher a posteriori. Además, se muestran los valores porcentuales de la varianza explicada por el factor aleatorio estancia (Ea), sitio, año y mes.

Variable		Tratamiento					Varianza (%)					
		Muy Cerrado	Cerrado	Abierto	Muy Abierto	F	p-valor	gl	Ea	Sitio	Año	Mes
Estructura	Riqueza (n° especies)	2,0 b	2,6 b	3,6 a	3,6 a	9,9	<0,001	3	10,9	16,0	0,0	12,9
	Diversidad	0,6 b	0,8 b	1,0 a	1,1 a	13,1	<0,001	3	11,4	14,6	0,0	15,4
	Densidad (ind/ha)	6,2 ab	4,9 b	7,4 a	5,2 b	3,4	0,018	3	15,1	0,0	0,0	12,7
	Biomasa (g/ha)	108,5	74,7	129,3	101,2	2,3	0,074	3	16,9	0,0	0,0	7,1
Grupo trófico (ind/ha)	Granívoras	0,1 b	0,2 ab	0,9 a	0,2 ab	2,8	0,045	3	27,4	10,8	0,0	0,0
	Insectívoras	3,3	3,0	4,1	2,6	2,3	0,076	3	10,4	0,0	0,0	7,7
	Omnívoras	2,5 a	1,4 b	2,1 a	2,0 a	4,6	0,004	3	6,8	0,0	0,0	7,3
Uso de sustratos (ind/ha)	Bajos	0,2 b	0,2 b	0,9 a	0,7 a	8,2	<0,001	3	1,0	24,5	0,0	5,9
	Rama-Fuste	3,8 a	3,1 a	3,9 a	1,5 b	9,4	<0,001	3	8,0	5,6	0,0	8,4
	Copa	1,8 ab	1,1 bc	2,0 a	0,9 c	4,4	0,005	3	4,1	4,7	0,0	1,7
	Volando	0,1 b	0,3 b	0,7 a	1,0 a	5,5	0,002	3	5,8	17,8	0,0	9,1
Tipo de nido (ind/ha)	Copa abierta	2,9 ab	2,0 b	3,9 a	2,8 ab	4,1	0,008	3	14,0	1,5	0,0	0,8
	Hueco	3,3 ab	2,9 ab	4,1 a	2,3 b	3,0	0,034	3	10,8	0,0	0,0	7,0
Estatus de migración (ind/ha)	Residentes	3,4 a	2,4 ab	3,2 a	1,6 b	4,8	0,003	3	8,8	0,0	0,0	3,7
	Migradoras	2,6 b	2,3 b	4,1 a	3,2 ab	4,3	0,006	3	21,1	4,8	0,0	12,4

III.3.2. Relación entre la comunidad de aves y las características del ambiente

La cobertura de copas y la altura dominante influyeron significativamente sobre la mayoría de las variables de la estructura y de los rasgos funcionales de las aves (**Tabla 3.5**). El diámetro medio influyó sobre variables de estructura de la comunidad de aves, así como sobre algunos grupos funcionales (granívoros y la densidad de aves que utilizaron los sustratos bajos). Mientras que la densidad de árboles y el área basal influyeron sobre la riqueza, diversidad y algunos grupos funcionales (Tabla 3.5a).

Tabla 3.5 Modelos lineales generalizados (GLM) para evaluar el efecto de las variables del ambiente (estructura forestal) sobre la estructura y rasgos funcionales de la comunidad de aves en bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego. En rojo p-valor < 0,050 (efecto significativo).

Variable	Estructura forestal									
	CC (%)		HD (m)		DAP (cm)		N (ind/ha)		AB (m²/ha)	
	Pr	AIC	Pr	AIC	Pr	AIC	Pr	AIC	Pr	AIC
Riqueza	<0,001	730,6	0,006	753,5	0,001	749,1	<0,001	739,2	<0,001	740,6
Diversidad	<0,001	259,5	0,004	284,4	0,002	283,2	<0,001	274,5	<0,001	271,6
Densidad	0,107	1114,4	0,005	1107,9	0,028	1111,3	0,177	1115,1	0,838	1118,2
Biomasa	0,444	2212,1	0,319	2210,4	0,384	2210,8	0,152	2208,9	0,469	2211,2
Granívoros	<0,001	410,1	0,005	429,7	<0,001	421,1	0,004	429,6	0,001	427,4
Insectívoros	0,237	904,3	0,002	893,5	0,090	901,7	0,649	905,7	0,632	905,6
Omnívoros	0,550	876,4	0,472	875,0	0,081	871,5	0,082	871,3	0,191	873,1
Sustratos bajos	<0,001	462,2	0,025	509,7	<0,001	500,1	<0,001	464,5	<0,001	482,4
Rama-Fuste	0,003	894,4	0,024	898,6	0,098	901,4	0,362	904,1	0,081	901,2
Copa	0,015	774,4	0,018	775,1	0,242	780,1	0,832	783,2	0,017	775,2
Volando	<0,001	501,3	0,048	582,5	0,676	587,8	0,008	577,3	<0,001	538,8
Copa abierta	0,033	893,5	0,312	897,8	0,107	894,3	0,049	894,0	0,098	895,6
Hueco	0,114	892,5	0,001	883,0	0,192	893,0	0,880	898,7	0,371	894,3
Residentes	0,024	822,0	0,056	826,0						
Migradoras	0,002	936,1	0,018	941,7						

Por otro lado, la cobertura del suelo influyó sobre algunas variables de la estructura y sobre la densidad de individuos que utilizaron los sustratos bajos (**Tabla 3.6**). En particular, la cobertura del sotobosque y de renovales influyó sobre la riqueza, diversidad de aves y densidad de aves que utilizaron los sustratos bajos (Tabla 3.5b). La cobertura de residuos leñosos influyó sobre la riqueza, y diversidad de aves, así como sobre la densidad de aves que utilizaron los sustratos bajos (Tabla 3.5b). Mientras que la cobertura de plantas no-vasculares influyó sobre la densidad de aves que utilizaron los sustratos bajos (Tabla 3.5b).

Tabla 3.6 Modelos lineales generalizados (GLM) para evaluar el efecto de las variables del ambiente (cobertura de suelo) sobre la estructura y rasgos funcionales de la comunidad de aves en bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego. En rojo p-valor < 0,050 (efecto significativo).

Variable	Cobertura del suelo (%)									
	Sotobosque		Residuos		Briófitas		Renovales		Suelo	
	Pr	AIC	Pr	AIC	Pr	AIC	Pr	AIC	Pr	AIC
Riqueza	0,002	751,4	0,004	752,7	0,157	760,3	0,017	756,1	0,514	762,8
Diversidad	0,004	284,4	0,025	288,1	0,248	292,8	0,003	284,0	0,342	293,5
Densidad	0,125	1114,4	0,320	1116,3	0,351	1116,5	0,190	1115,1	0,046	1112,4
Biomasa	0,192	2209,4	0,930	2212,6	0,495	2211,4	0,500	2211,4	0,250	2209,9
Sustratos bajos	0,001	501,3	0,004	504,8	0,029	509,3	<0,001	478,2	0,272	514,7
Copa abierta							0,625	899,2		
Residentes	0,153	828,0								
Migradoras	0,147	945,9								

En cuanto a la oferta de recursos alimenticios, las plantas del sotobosque potencialmente consumidas por aves no influyeron sobre la estructura de la comunidad, pero sí sobre los dos grupos tróficos de las aves que consumen semillas o frutos y sobre las aves que utilizaron los sustratos bajos (**Tabla 3.7**).

Tabla 3.7 Modelos lineales generalizados (GLM) para evaluar el efecto de las variables del ambiente (plantas del sotobosque potencialmente consumidas por aves) sobre la estructura y rasgos funcionales de la comunidad de aves en bosques de *N. antarctica* de Tierra del Fuego. En rojo p-valor < 0,050 (efecto significativo).

Variable	Plantas del sotobosque							
	S plantas		C tot (%)		C gram (%)		C dico (%)	
	Pr	AIC	Pr	AIC	Pr	AIC	Pr	AIC
Riqueza	0,933	764,0	0,458	762,6	0,131	760,0	0,411	762,3
Diversidad	0,762	295,1	0,465	294,1	0,208	292,4	0,630	294,7
Densidad	0,408	1116,8	0,533	1117,3	0,294	1116,1	0,577	1117,5
Biomasa	0,154	2209,0	0,783	2212,2	0,798	2212,3	0,915	2212,5
Granívoras	0,011	431,6	0,325	436,0	0,054	432,8	0,795	439,7
Omnívoras	<0,001	852,8	0,026	869,4	0,001	862,8	0,309	874,2
Sustratos bajos	0,023	509,5	0,005	506,1	0,003	504,8	0,001	500,3

Por otro lado, los artrópodos capturados con trampas de atracción y con pitfalls influyeron sobre las variables de estructura, sobre las dos variables de rasgos funcionales asociados a este recurso (densidad de insectívoras y omnívoras), y sobre la densidad de aves que usaron los sustratos bajos (**Tabla 3.8 y 3.9**).

Tabla 3.8 Modelos lineales generalizados (GLM) para evaluar el efecto de las variables del ambiente (artrópodos capturados con trampas de atracción) sobre la estructura y rasgos funcionales de la comunidad de aves en bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego. En rojo p-valor < 0,050 (efecto significativo).

Variable	Ab-A (n° ind)		Dip-A (%)		Hime-A (%)		Lepi-A (%)		Cole-A (%)	
	Pr	AIC	Pr	AIC	Pr	AIC	Pr	AIC	Pr	AIC
Riqueza	0,062	758,4	0,023	756,4	<0,001	734,3	0,343	762,0	0,198	761,5
Diversidad	0,044	298,3	0,009	286,1	<0,001	265,6	0,421	293,9	0,213	293,1
Densidad	0,855	1118,3	0,236	1115,7	<0,001	1095,6	0,213	1115,5	0,253	1116,5
Biomasa	0,555	2211,5	0,347	2210,6	0,002	2201,2	0,976	2212,7	0,114	2208,7
Insectívoras	0,366	904,5	0,899	906,3	<0,001	882,9	0,012	897,7	0,106	902,4
Omnívoras	0,683	875,8	0,166	873	0,002	861,5	0,994	876,5	0,016	867,6
Sustratos bajos	<0,001	492,0	<0,001	496,8	<0,001	789,8	0,446	515,6	0,080	511,5

Tabla 3.9 Modelos lineales generalizados (GLM) para evaluar el efecto de las variables del ambiente (artrópodos capturados con pitfalls) sobre la estructura y rasgos funcionales de la comunidad de aves en bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego. En rojo p-valor < 0,050 (efecto significativo).

Variable	Artrópodos capturados con pitfalls											
	Ab-P		Dip-P		Hime-P		Acar-P		Cole-P		Larva-P	
	Pr	AIC	Pr	AIC	Pr	AIC	Pr	AIC	Pr	AIC	Pr	AIC
Riqueza	0,017	756,0	0,001	750,7	0,315	761,8	0,193	760,8	0,923	764,0	0,093	759,3
Diversidad	0,003	283,6	0,001	282,1	0,213	292,5	0,029	288,4	0,822	295,2	0,047	289,4
Densidad	0,372	1116,6	0,010	1109,4	0,953	1118,5	0,486	1117,1	0,545	1117,4	0,117	1114,2
Biomasa	0,516	2211,4	0,28	2210,2	0,506	2211,3	0,976	2212,7	0,206	2209,6	0,618	2211,8
Insectívoras	0,018	898,4	0,001	892,4	0,387	904,6	0,064	901	0,897	906,3	0,011	897,5
Omnívoras	0,013	867,9	0,003	864,4	<0,001	860,6	0,425	874,8	<0,001	852,7	0,016	868,2
Sustratos bajos	<0,001	492,1	0,023	509,9	<0,001	488,4	0,034	510,6	0,017	508,5	0,751	516,7

La cobertura de copas fue la variable que mejor explicó la riqueza de especies, el índice de diversidad de Shannon-Wiener; la densidad de granívoras, la densidad de aves que utilizaron las ramas y fustes, las copas y que se encontraban volando; la densidad de aves que nidifican en nidos en forma de copa abierta, y la densidad de residentes y migradoras. La altura dominante fue la variable que mejor explicó la densidad de aves que nidifican en huecos, mientras que la cobertura de renovales fue la que mejor explicó la densidad de aves que utilizaron los sustratos bajos. Por otro lado, la proporción de himenópteros capturados con trampas de atracción explicaron mejor la densidad y biomasa de aves, así como la densidad de aves insectívoras. Por último, la proporción de coleópteros en pitalls explicó mejor la densidad de omnívoras.

El análisis de correspondencia canónica (CCA) se realizó incluyendo las 16 variables del ambiente que resultaron significativas (AB con $p = 0,002$; DAP con $p = 0,002$; proporción de coleópteros capturados con pitfalls con $p = 0,002$; cobertura de residuos con $p = 0,002$; cobertura de gramíneas con $p = 0,002$; cobertura de renovales con $p = 0,008$; CC con $p = 0,002$; riqueza de plantas con $p = 0,002$; HD con $p = 0,002$; N con $p = 0,004$; proporción de ácaros con $p = 0,004$; cobertura total de plantas con $p = 0,014$, abundancia de artrópodos capturados con pitfalls con $p = 0,018$; cobertura de dicotiledóneas con $p = 0,026$; cobertura de sotobosque con $p = 0,038$ y proporción de himenópteros capturados con trampas de atracción con $p = 0,040$) para el análisis (3,040 variación total). Los ejes 1 y 2 explicaron el 47,5 % de la variación (valor del eje 1= 28,7% y valor del eje 2= 18,8%) (**Figura 3.8**).

En el diagrama se puede apreciar que los sitios de bosques Muy Abiertos se ubicaron hacia la derecha, los sitios de bosque Abierto por el centro, mientras que los sitios de bosque Cerrados y Muy Cerrados se ubicaron a la izquierda más entre mezclados (Figura 3.8). Los bosques Muy Abiertos se asociaron a valores altos de cobertura de sotobosque y gramíneas consumidas por aves. Los bosques Abiertos se asociaron a valores altos de diámetro medio, proporción de himenópteros capturados con trampas de atracción y cobertura de renovales. Mientras que los bosques Cerrados y Muy Cerrado se asociaron con valores altos de área basal, cobertura de copas, densidad de árboles, alturas dominantes, y cobertura de residuos y de dicotiledóneas consumidas por aves (Figura 3.8). Con respecto a las especies de aves, se dividieron en dos grupos. Por un lado, asociadas a bosques Muy Cerrados y Cerrados, se encontraron las especialistas de bosque (*A. spinicauda*, *P. albogularis*) asociadas a mayor cobertura de copas, área basal, densidad de árboles y mayores coberturas

de residuos y dicotiledóneas; y *E. albiceps* asociada a mayor área basal, altura dominante, y riqueza y cobertura de plantas consumidas por aves. Por otro lado, asociadas a bosques Muy Abiertos se encontraron una insectívora (*A. parulus*) y dos omnívoras (*X. pyrope*, *Z. capensis*) asociadas a mayores coberturas de renovales y mayores proporciones de himenópteros; y especies asociadas a ambientes abiertos (*T. leucopyga*, *C. fuscus*, *P. patagonicus*) asociadas a mayores valores de cobertura de sotobosque. *S. barbatus*, *T. aedon* y *Curaeus curaeus* se ubicaron en medio de los dos grupos y se asociaron a bosques Abiertos (Figura 3.8).

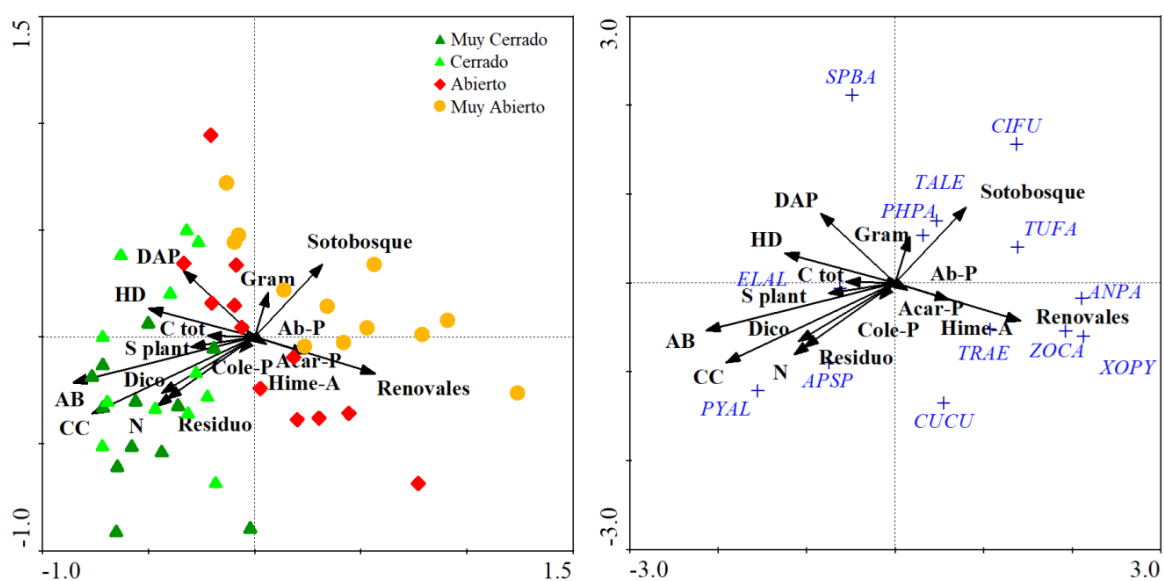


Figura 3.8 Análisis de correspondencia canónica (CCA) utilizando las variables ambientales: CC = cobertura de copas, AB = área basal, DAP = diámetro medio, HD = altura dominante, N = densidad de árboles; cobertura de Sotobosque, Residuos, Renovales; S plant = riqueza de plantas, C toto = cobertura de plantas, Gram = cobertura de gramíneas, Dico = cobertura de dicotiledóneas, Hime-A = proporción de himenópteros capturados en trampas de atracción, Ab-P = abundancia de artrópodos capturados con pitfalls, Cole-P = proporción de coleópteros capturados con pitfalls y Acar-P = proporción de ácaros capturados con pitfalls; en bosques Muy Cerrados, Cerrados, Abiertos y Muy Abiertos de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego, Argentina. El acrónimo de las especies se muestra en la Tabla 3.1.

III.3.3. Susceptibilidad a la depredación de nidos artificiales

En la primavera del 2017, de los 64 nidos instalados, 10 fueron depredados (tasa potencial de depredación = 15,6%). Por otro lado, de los 256 nidos artificiales instalados en el 2018, 24 fueron depredados (tasa potencial de depredación = 9,4%). Los nidos depredados presentaron marcas en los huevos de picos y garras, mientras que otros presentaron ausencia de alguno de los huevos (**Figura 3.9**). En el 2017, el 50% de los nidos depredados se encontraban en bosques Muy Abiertos, el 40% en Abiertos y un 10% en Cerrados. En

el 2018, nuevamente el 50% del total de nidos depredados se encontraban en bosques Muy Abiertos, el 21% en Cerrados, 17% en Abiertos y un 13% en Muy Cerrados. Si bien el número de nidos depredados promedio fue mayor en bosques Muy Abiertos, los tratamientos no presentaron diferencias significativas en ninguno de los dos años ni en su conjunto (**Tabla 3.10**). En el gráfico (**Figura 3.10**) se puede observar que los nidos de bosques Muy Abiertos fueron predados al comienzo del ensayo, mientras que los de los demás tratamientos tardaron más en ser predados.



Figura 3.9 Huevos artificiales con signos de depredación, tal como fueron encontrados en el ensayo de nidos artificiales durante octubre-noviembre (2017 y 2018) en bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego, Argentina.

Tabla 3.10 Comparación entre tipos de bosque para el número de nidos artificiales depredados en bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego durante la primavera del 2017, 2018 y en ambos periodos juntos. Se utilizaron modelos lineales generalizados y se muestran las medias, la probabilidad, el estadístico asociado y los grados de libertad. Letras diferentes indican diferencias significativas ($< 0,05$) según pruebas LSD de Fisher a posteriori.

Año	Muy Cerrado	Cerrado	Abierto	Muy Abierto	F	p-valor	gl
2017	0,4 b	0,6 ab	0,5 ab	1,5 a	2,5	0,08	3
2018	0,0	0,3	1,0	1,3	0,7	0,59	3
2017-2018	0,1	0,6	0,8	0,8	1,0	0,41	3

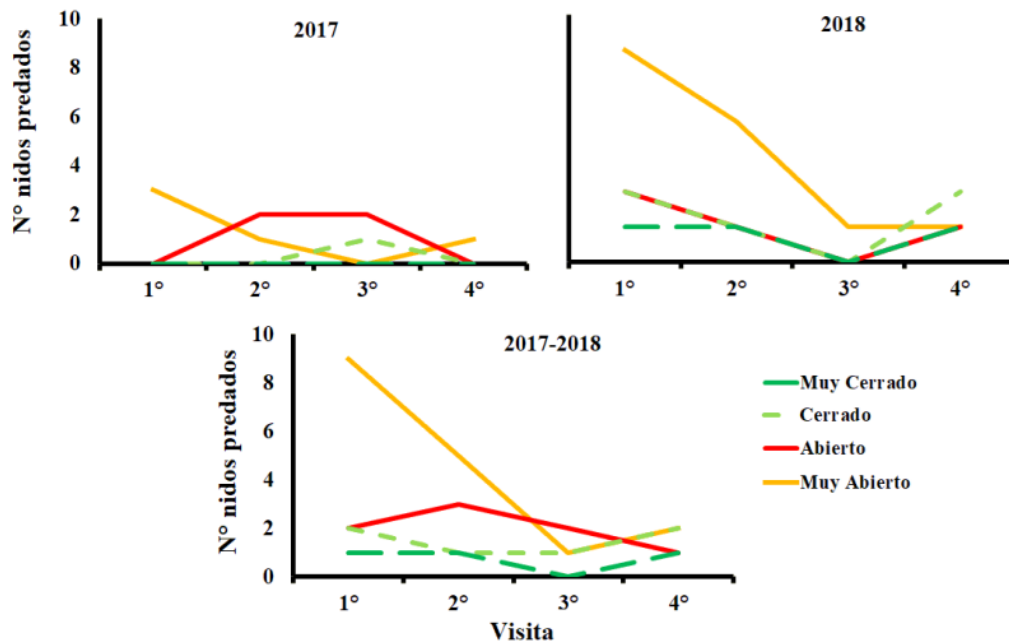


Figura 3.10 Número de nidos artificiales predados por visita (n°) y tipo de bosque durante la primavera del 2017, 2018 y ambos periodos juntos en bosques de *Nothofagus antártica* en Tierra del Fuego, Argentina.

Si bien se observaron aves cercanas e incluso posadas sobre los nidos artificiales (*A. spinicauda* y *T. aedon*) en las fotografías tomadas, la única especie fotografiada tomando un huevo de plastilina fue *X. pyrope* en Ea. Rolito (**Figura 3.11**). Si bien, durante el estudio del 2017 en Ea. Los Cerros, también se observaron rapaces (*M. chimango*) y zorros (*Pseudalopex* sp.) en las cercanías a los nidos artificiales, las cámaras no las capturaron depredando los nidos instalados.



Figura 3.11 Nido artificial predado por *Xolmis pyrope* (diucón) en bosque Cerrado de *Nothofagus antarctica* en la Ea. Rolito, Tierra del Fuego, Argentina.

III.4. Discusión

III.4.1. *Cambios en la comunidad de aves entre tipos de bosque y su relación con características del ambiente*

Según las curvas de rarefacción, los conteos realizados en esta tesis fueron suficientes para alcanzar la riqueza de especies de aves estimada, mientras que el esfuerzo de muestreo fue similar entre sitios. Se observó una similitud alta entre todos los tipos de bosque, excepto entre los bosques Muy Abiertos y los Muy Cerrados que fue menor (en promedio de las 4 estancias = 0,70). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas entre los ensambles (MRPP) y el CCA logró agruparlos. Además, utilizando los GLMM se lograron encontrar diferencias significativas en la estructura y los rasgos funcionales del ensamble de aves, y estas diferencias se lograron asociar a variables del ambiente, tanto de la estructura forestal, como de cobertura del suelo y oferta alimenticia como se hipotetizó. La riqueza total, la densidad y la diversidad observadas en estos bosques de *N. antarctica*, incluidos los bosques con raleos, tuvieron similares valores a los estimados en otros bosques de *Nothofagus* de Tierra del Fuego (Deferrari et al. 2001, Lencinas et al. 2005, Martínez Pastur et al. 2015) y en la región (Venegas y Schlatter 1999, Anderson y Rozzi 2000, Benitez et al. 2019). Sin embargo, la riqueza fue menor a la registrada en bosques de *N. antarctica* de Patagonia Norte (Szulkin Dolhatz 2017), lo que estaría asociado a la mayor latitud. La densidad y la biomasa de aves en los bosques

Abiertos fueron similares a la de los bosques sin cortar, al igual de lo observado en el hemisferio norte (Heltzel y Leberg 2006), aunque se observó mayor riqueza y diversidad de aves en bosques Abiertos y Muy Abiertos. Estos mayores valores de riqueza y diversidad de especies en bosques con raleos coinciden con lo observado por Lencinas et al. (2009) en bosques de *N. pumilio* con retención variable en TDF y en bosques con raleo de otras partes del mundo (ej. Hagar et al. 2004, de la Montana et al. 2006). En este caso, este incremento se debe a la aparición de una rapaz que presenta una distribución muy amplia y suele utilizar áreas abiertas (*F. peregrinus*, Bellati 2000, Saggese et al 2019), una especie de ambientes abiertos (*V. chilensis*) y una especie típica de bordes de bosque (*X. pyrope*) (Marín 2013), las cuales se ven favorecidas con la menor cobertura de copas, densidad de árboles y área basal.

Todas las especies registradas en los bosques Cerrados fueron observadas en los Abiertos (raleados), a excepción de *Accipiter bicolor*, una rapaz rara que habita principalmente bosques (Jaksic y Jiménez 1986). Un hallazgo importante fue que dos especialistas de bosque (*P. albogularis* y *A. spinicauda*) presentaron frecuencias de ocurrencia similares en ambos tipos de bosque. Sin embargo, sus mayores densidades estuvieron asociadas a bosques Cerrados y Muy Cerrados y a mayores valores de área basal, cobertura de copas y densidad de árboles (según el CCA). Esto coincide con otros estudios en diferentes regiones del mundo (Lambert y Collar 2002, Stratford y Stouffer 2015) y lo encontrado por Szulki Dolhatz (2017) en bosques de *N. antarctica* de Patagonia Norte, donde las especialistas de bosques prefieren bosques sin manejo. *P. albogularis* es una especie endémica de los bosques templados de Sudamérica que usualmente obtiene las larvas de las cuales se alimentan de debajo de la corteza de los troncos (Becerra Serial y Grigera 2005, Gantz et al. 2015) y ya se ha identificado como especie sensible a la apertura del bosque (Vergara y Schlanter 2006, Lencinas et al. 2009). *A. spinicauda* se alimenta de artrópodos fitófagos sobre el follaje, troncos y ramas que ya se ha visto asociado a bosques con altas coberturas de copas (Vergara y Schlanter 2006, de la Maza Musalem 2013, 2021). Por lo anterior, bosques con raleos estarían permitiendo la presencia de especialistas de bosque. Sin embargo, es necesario que se conserven parches o rodales con coberturas de copas, densidad de árboles y área basal no muy diferente a la de bosques Cerrados o Muy Cerrados, para asegurar mayor disponibilidad de alimento y protección ante predadores durante su alimentación.

Por otro lado, especies con hábitos más generalistas (*A. parulus* y *T. aedon*), que se alimentan del sotobosque (*Z. capensis*, *P. patagonicus*, Vergara y Schlanter 2006), y que utilizan ambientes abiertos para capturar su alimento (*T. leucopyga*, Muñoz et al. 2017), presentaron mayores frecuencias de ocurrencia y densidad (Apendice II) en bosques Abiertos y Muy abiertos. Todas estas especies, a excepción de *T. aedon*, y junto con *T. falcklandii* se asociaron según su especificidad y fidelidad (IndVal) a bosques Muy Abiertos. *T. leucopyga* a diferencia de otras especies que nidifican en huecos, la beneficia la menor cobertura de copas, densidad de árboles y área basal observada en bosques Muy Abiertos, ya que le permite alimentarse más fácilmente. Por otro lado, la asociación de estas especies a mayores coberturas de sotobosque ha sido observada también en otros estudios (Díaz et al. 2005, Martínez Pastur et al. 2015). Mientras que la asociación con mayores coberturas de renovales de ñire podría estar relacionado a mejores sitios de nidificación (vegetación más densa) para las especies que anidan en nidos en forma de copa abierta (*A. parulus*, *P. patagonicus*, *Z. capensis*, *T. falcklandii*).

Si bien el IV a partir del cual se había propuesto identificar especies indicadoras fue 40, dicho valor resultó demasiado elevado para la abundancia y frecuencia con la que se observan aves en bosques de *N. antarctica* de Tierra del Fuego. Algo similar ha sido observado en otros estudios de aves como indicadoras (ej. Paquet et al. 2006, Mohd-Azlan et al. 2012), o incluso sobre otros tipos de organismos (ej. Toro Manríquez et al. 2021, sobre musgos y hepáticas), pudiendo tomar valores de 10 o 20. En este estudio, se detectaron especies con un IV importante respecto a las otras especies, que en algunos casos fue mayor a 20 (ej. *S. barbatus* para Abiertos) o incluso a 30 (*T. leucopyga* para Muy Abiertos). Únicamente *A. spinicauda* presentó un $IV > 40$ cuando se combinaron los bosques Cerrados y Muy Cerrados y se compararon con los bosques Muy Abiertos. Sin embargo, *P. albogularis* también presentó una asociación significativa con estos bosques, tal como otras especies estuvieron asociadas a los Muy Abiertos. Es por ello que se considera que un $IV > 40$ para identificar especies indicadoras en estos bosques es demasiado elevado, y se sugiere el uso de un valor indicador menor (por ej. $IV > 15$), siempre que la probabilidad asociada sea significativa ($p < 0,05$). Por otra parte, algunos autores consideran como especies indicadoras a todas aquellas que presentan significancia estadística ($p < 0,05$) como, por ejemplo, en los estudios de Birkhofer et al. (2018) y Hayes et al. (2019). Bajo este otro criterio, este estudio definiría como indicadoras a *A. spinicauda* y *P. albogularis* de bosques Cerrados y Muy Cerrados, a *S. barbatus* de

bosques Abiertos, y a *T. leucopyga*, *Z. capensis*, *T. aedon*, *A. parulus*, *X. pyrope*, *P. patagonicus*, *T. falcklandii* y *C. fuscus* de bosques Muy Abiertos. Independientemente del criterio que se considere para la definición de especies indicadoras, el monitoreo de la densidad y frecuencia de ocurrencia de estas especies más asociadas a determinado tipo de bosque puede ayudar a detectar cambios producidos por las cortas en estos bosques (ej. el aumento en la densidad/frecuencia de *T. leucopyga* indicaría que las condiciones del hábitat en bosques raleados se están pareciendo a las de un bosque Muy Abierto, mientras que la disminución de la densidad/frecuencia de *A. spinicauda* o *P. albogularis* indicarían una diferenciación significativa de los bosques raleados respecto a los Cerrados o Muy Cerrados).

Los grupos tróficos insectívoro y omnívoro fueron los que presentaron mayor densidad de individuos, al igual que en otros estudios en la región (Lencinas et al. 2005, Pizarro et al. 2012, Szulki Dolhatz 2017). En los bosques raleados (Abiertos) si bien se registró una menor abundancia de artrópodos, al igual que en otros trabajos (Cueto y López de Casenave 2000, Silveira et al. 2010), esta disminución en la oferta alimenticia no se trasladó a las aves insectívoras. Esto podría deberse a que el resto de los órdenes de artrópodos no presentaron diferencias entre los Abiertos y los demás tratamientos y que incluso el orden que mejor se asoció a las aves insectívoras (himenópteros) fue el que incrementó en bosques Abiertos. Por otro lado, este grupo funcional se asoció también con la proporción de lepidópteros y larvas, los cuales son recursos importantes para especies como *A. spinicauda* (de la Masa Musalem 2021), *X. pyrope*, *P. albogularis* y *T. leucopyga* (Humphrey et al. 1970, Muñoz et al. 2017). Otra alternativa a la falta de disminución en las insectívoras en bosques raleados es que la menor abundancia de artrópodos no llegó a afectar la disponibilidad de este recurso para las aves o que dicha reducción es compensada por artrópodos que viven en la madera, corteza o copas, los cuales no se midieron. Sin embargo, los resultados aquí obtenidos indicarían que los bosques con raleos de Tierra del Fuego, a pesar de las disminuciones observadas en los artrópodos estudiados, aún pueden mantener las densidades de insectívoras. En el caso de las omnívoras, la menor densidad observada en bosques Cerrados estuvo asociada a menores coberturas de sotobosque, renovales y suelo sin vegetación observada en este tratamiento, sustratos donde estas especies se alimentan (Vergara y Schlatter 2006, Lencinas et al. 2018). A su vez, la fuerte influencia de artrópodos capturados con pitfalls (ej. coleópteros) hacia este gremio apoya la idea de que utilizan estos sustratos bajos para

su alimentación. Las granívoras suele estar positivamente influenciadas por la apertura del dosel (Canterbury et al. 2000), debido al incremento en semillas y granos de plantas del sotobosque. En este estudio, *S. barbatus* presentó mayores frecuencias de ocurrencia y densidad en los bosques Abiertos pero su densidad difirió sólo de la de los bosques Muy Cerrados. Esto podría deberse a que fue influenciada por la riqueza de plantas del sotobosque potencialmente consumidas por aves las cuales presentaron valores menores en bosques Muy Cerrados. Por otro lado, su densidad se asoció más fuertemente a características de la estructura forestal (coberturas de copas intermedias, alturas dominantes mayores, diámetros medios grandes, densidades de árboles y áreas basales bajas o medias, según los GLM), las cuales fueron reunidas por los bosques Abiertos. Entonces, el conjunto de estas características ambientales provocadas por los raleos explicarías la asociación de *S. barbatus* ($IV = 22,8$, $p\text{-valor} < 0,01$) a estos bosques. Esta mayor abundancia de *S. barbatus* en bosques con ganadería y cortas también ha sido documentada por Ibarra et al. (2017b) en bosques de *Nothofagus dombeyi* y *Lophozonia obliqua* del sur de Chile ($39^{\circ}15' S$), aunque en ese caso sólo durante el otoño, el invierno y la primavera.

El uso de sustratos difirió entre tipos de bosque y, en algunos casos se relacionó con la disponibilidad de los mismos. Los sustratos bajos fueron más utilizados en los Abiertos y Muy Abiertos donde su cobertura fue mayor (Tabla 2.1). Dichos sustratos son utilizados comúnmente por especies como *C. fuscus*, *Z. capensis*, *P. patagonicus* y *T. aedon* (Becerra Serial y Grigera 2005, Vergara y Schlantter 2006, Lencinas et al. 2018), especies que mostraron estar influenciadas por la cobertura de sotobosque y de renovales (según el CCA). Además, los residuos leñosos o necromasa, proveen sustrato para cortejos, nidificación y alimentación (artrópodos), por lo que son utilizados también por otras especies (ej. *A. spinicauda*, Lencinas et al. 2018). Únicamente los bosques Muy Abiertos presentaron menor uso de ramas y fustes, lo cual se asoció a la menor altura dominante y cobertura de copas (Tabla 2.1 y 3.5) presente en ese tratamiento. Estos sustratos son típicamente utilizados por las especies que realizan desplazamientos verticales como *C. magellanicus*, *A. spinicauda*, *P. albogularis* y *T. aedon* (Becerra Serial y Grigera 2005, Vergara y Schlantter 2006), de las cuales 2 de las 3 estudiadas se asociaron a mayores coberturas de copas, áreas basales y densidades de árboles (*A. spinicauda*, *P. albogularis*, según el CCA). Esto indicaría que bosques con coberturas de copa media o alta ($>50\%$) podría proteger a estas especies ante depredadores, y mayores áreas basales y densidad de

árboles les brindarían mayor sustrato para su desplazamiento. El uso de las copas se relacionó con la mayor disponibilidad del sustrato (cobertura de copa), mayor altura dominante y áreas basales medias o altas. Las especies que más utilizaron este sustrato fueron *E. albiceps* y *S. barbatus*, dos especies que también prefirieron este sustrato en bosques de *N. pumilio* (Lencina et al. 2018). A diferencia de lo observado en Patagonia Norte (Szulkin Dolhatz 2017), este sustrato fue menos utilizado que las ramas y fustes. Los individuos volando fueron más comunes en bosques Muy Abiertos, siendo *T. leucopyga* la especie con mayor cantidad de registros volando. Esta especie suele cazar al vuelo insectos (Muñoz et al. 2017), lo que explica su asociación con valores bajos de cobertura de copas, densidad de árboles y área basal (según los GLM, Tabla 3.5) características que le brindarían mayor comodidad para sus desplazamientos.

La densidad de las aves que nidifican en huecos (*A. spinicauda*, *T. aedon*, *C. fuscus*, *T. leucopyga* y *P. albogularis*) se asoció únicamente a la altura dominante del rodal. Hay estudios que han identificado a la altura del árbol como una de las variables que influye en la selección de cavidades para nidificar (ej. Cockle et al. 2011), esto se debe a que los nidos con entradas más altas generalmente son menos accesibles a los depredadores terrestres (Li y Martin, 1991; Cockle et al. 2015). Sin embargo, estos resultados llaman la atención debido a la falta de depredadores terrestres en Tierra del Fuego. Por otro lado, el momento de los muestreos (enero-febrero) podría estar influyendo en la densidad de este grupo ya que especies que terminan de incubar más temprano podrían estarse desplazando a mayores distancias del nido. Los nidificadores de cavidades secundarias, que son la mayoría de las especies en estos bosques (5 de las 7 especies nidificadoras de cavidades), dependen de los huecos excavados por el *C. magellanicus*, *P. albogularis* o de huecos naturales (producidos por la caída de ramas y posterior colonización de hongos degradadores de madera). Lo anterior destaca la importancia de *C. magellanicus* y *P. albogularis* como especies claves (excavadoras de huecos), ya que su presencia ayuda a que otras especies puedan nidificar y reproducirse (Ojeda et al. 2011). Por otro lado, que la densidad de nidificadoras de huecos no haya sido menor en bosques con raleos estaría indicando que este tipo de corta permite mantener la presencia de este grupo.

La densidad de nidificadoras de nidos en forma de copa abierta fue menor únicamente en bosques Cerrados, y estuvo asociada con coberturas de copas medias y bajas (según el GLM). Esto coincide con lo observado en las yungas al norte de Argentina,

donde Politi et al. (2012) observaron mayores densidades de este grupo en bosques con tala selectiva. En este grupo, tres especies (*A. parulus*, *P. patagonicus* y *Z. capensis*) nidifican a baja altura sobre árboles o arbustos (Altamirano et al. 2012, De la Peña 2013, Tartara 2018), por lo que sitios con baja cobertura de copas y alta cobertura de sotobosque y renovales (Abiertos y Muy Abiertos) proveerían la vegetación baja densa apropiada para la construcción de este tipo de nido más expuesto. Si bien no se realizó una búsqueda exhaustiva de nidos durante los muestreos, dos especies de este grupo (*A. parulus* y *E. albiceps*) fueron observadas nidificando en renovales de ñire a 1 m de altura aproximadamente (**Figura 3.6**), en bosques Muy Abiertos. Si bien en el ensayo de nidos artificiales se observó en general una mayor susceptibilidad y más rápida depredación en este tipo de bosque, los resultados no fueron contundentes, variando entre años por lo que se deberían hacerse más estudios. Por otro lado, las especies que nidifican en nidos en forma de copa abierta también presentaron mayores densidades en bosques Muy Cerrados. Esto podría relacionarse con la alta frecuencia de ocurrencia de *E. albiceps*, especie que, suele nidificar a mayores alturas (entre 0,5 hasta 15 m del suelo, Altamirano et al. 2012), por lo que la mayor cobertura de copas en bosques Muy Cerrados podría proveerle mayor protección ante predadores aéreos (Tartara 2018).



Figura 3.12 Arriba: nido con dos pichones de *Elaenia albiceps* y su ubicación; **abajo** nido con pichones de *Anairetes parulus* y la flecha indica su ubicación; ambos sobre renovales de *N. antarctica* en bosques Muy Abiertos en Ea. Cabo San Pablo en enero del 2020.

En el mundo, la mitad de las especies conocidas de aves realizan desplazamientos migratorios (Cueto et al. 2015). En nuestro estudio, el número de individuos registrados de especies migratorias y residentes fue muy similar, siendo la riqueza de aves residentes levemente mayor (57% de las especies) a la de migradoras (42% de las especies). Si bien ambas presentaron densidades mayores en bosques Abiertos, coincidiendo con otros estudios donde el raleo no afectó a las especies residentes (ej. Bayne y Nielsen 2011), las residentes se relacionaron con coberturas de copas altas o medias, mientras que las migradoras con coberturas de copas medias o bajas. A diferencia de lo observado por Szulkin Dolhatz (2017), la proporción de residentes y migradoras fue similar entre bosques con y sin cortas. A su vez, la menor densidad de residentes en bosques Muy Abiertos y de migradoras en bosques Cerrados y Muy Cerrados, podría explicarse con la frecuencia de

ocurrencia de las especies más abundantes de cada grupo. La residente más abundante fue *A. spinicauda*, un furnárido endémico de los bosques del centro-sur de Argentina y Chile, el cual, como se mencionó anteriormente, prefiere bosques con alta cobertura de copas. Por otro lado, las dos migratorias más abundantes (*E. albiceps* y *T. aedon*) presentan una distribución muy amplia y tienen un nicho muy diverso. Esta migradora es una especie que migra desde los bosques tropicales de América hasta estas latitudes, presentando una alimentación muy plástica (come frutos, semillas y una gran variedad de artrópodos) y un nicho muy diverso (Brown et al. 2007). Mientras que *T. aedon* presenta la mayor distribución latitudinal dentro de los passeriformes occidentales (desde Canadá hasta TDF, Dos Santos et al. 2015).

III.4.2. *Implicancia en el ensamble de aves de la aplicación de raleos en bosques de N. antarctica*

Los bosques de *N. antarctica* raleados presentaron valores mayores o iguales en distintas variables de estructura de los ensambles de aves y de sus rasgos funcionales comparados con los otros tipos de bosque. A su vez, la similitud entre los bosques raleados y los otros tipos de bosque analizados fue alta. Esto indicaría que la mayoría de las especies que habitan estos bosques son bastante plásticas y que los raleos aplicados logran mantener la mayoría de las características del ensamble de aves, al menos a este nivel de disturbio y en el período de tiempo analizado. A diferencia de lo observado en otros bosques del mundo (Azevedo Ramos et al. 2006, Muhamad et al. 2013), las especies especialistas de bosque y sensibles a las perturbaciones que fueron identificadas como indicadoras de bosques Cerrados y Muy Cerrados (*A. spinicauda* y *P. albogularis*) cuando se los comparó con otro tipo de bosque naturales (Muy Abiertos), no disminuyeron en densidad/frecuencia en bosques con raleos. Por otro lado, especies granívoras, generalistas o típicas de borde de bosque (ej. *S. barbatus*, *X. pyrope*, *Z. capensis*) se vieron beneficiadas por los raleados. Esto ha sido también documentado en bosques de *N. pumilio* de Tierra del Fuego (Lencinas et al. 2009) y en otras regiones (ej. Burivarola et al. 2015).

Las áreas donde se encuentran los bosques de *N. antarctica* poseen una gran heterogeneidad en la estructural del paisaje, lo cual brinda nichos para una gran variedad de avifauna, en contraste con otros bosques de la zona. Debido a esto, conservar estas

diferentes estructuras (bosque primario, zonas de vegetación baja y densa, pero también bosques abiertos) o ciertos elementos claves/legados biológicos (ej. árboles de grandes dimensiones, residuos, renovales) en áreas manejadas pueden ayudar a conservar mejor la diversidad de estos bosques (Czeszczewik et al. 2013; Lindenmayer et al. 2012; Fedrowitz et al. 2014).

A su vez, la baja diversidad de especies de aves en comparación con bosques templados de otras latitudes, sugiere que cada especie tiene una importancia relativamente mayor, debido a la baja redundancia ecológica (Mouchet et al. 2010). Entre los roles ecológicos claves que pueden cumplir las aves en estos bosques se pueden mencionar la dispersión de semillas (*E. albiceps*, *T. falklandii*), control de artrópodos que puedan generar daño por herbivoría (*A. spinicauda*, *E. albiceps*), excavadores de cavidades (*C. magellanicus*), y saneamiento ambiental (especies rapaces como *M. chimango*, *C. plancus*). Es por ello que adecuar el manejo de los bosques de *N. antarctica* a generar hábitats adecuados para todas las especies, incluso con diferentes requerimientos ecológicos, aumentaría su resiliencia y la sustentabilidad de las prácticas implementadas.

III.5. Conclusiones

Bosques de *Nothofagus antarctica* con raleos presentaron diferencias en algunas características de la estructura forestal (ej. menor cobertura de copas, densidad de árboles y área basal), cobertura del suelo (mayor cobertura de sotobosque y renovales) y la oferta alimenticia (ej. menor abundancia de artrópodos, mayor proporción de himenópteros) comparado con bosques sin cortas. Estas diferencias en las condiciones ambientales estuvieron relacionadas con algunas diferencias en la estructura y algunos rasgos funcionales (mayor riqueza de especies, mayor uso del estrato bajo, mayor densidad de migradoras) del ensamble de aves en bosques Abiertos respecto de bosques Cerrados y Muy Cerrados. Sin embargo, la mayoría de los rasgos se mantuvieron similares a los de bosques Cerrados. Se pudieron identificar especies indicadoras de los estados del bosque estudiados, las cuales podrían ser utilizadas para el monitoreo de estos bosques.

CAPÍTULO IV INFLUENCIA DEL PAISAJE SOBRE LOS ENSAMBLES DE AVES EN BOSQUES DE *NOTHOFAGUS ANTARCTICA*



IV.1. Introducción

En los capítulos anteriores se analizaron características del ambiente como la estructura forestal, la cobertura del suelo y la oferta de recursos alimenticios que son aspectos locales que operan a nivel de rodal e influyen en la comunidad de aves. Sin embargo, los procesos que afectan la composición de la comunidad y la distribución de las especies, como por ejemplo las interacciones biológicas y la selección del hábitat, operan simultáneamente a diferentes escalas espaciales (Brandolin y Blendinger 2015). En este sentido, la composición, estructura y función del paisaje puede influir en la abundancia, movimiento y dispersión de las aves (Mazerolle y Villard 1999, Zurita y Bellocq 2007, Prugh et al. 2008). Por ejemplo, en la Península Ibérica (Europa) la ocurrencia de especialistas de pastizal, como *Melanocorypha calandra*, se ha visto que incrementa con el área total del hábitat y disminuye con el número de parches y la densidad de bordes (Reino et al. 2013). En sabanas del sur de África, Ke et al. (2018) encontraron un efecto positivo de la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad taxonómica de especies de aves no reproductoras. Entendiéndose configuración como el arreglo espacial dado por los usos de la tierra y la clase de cobertura (ej. número de parches de bosque y densidad de bordes); y composición como tipo y proporción de las diferentes formas de cobertura de tierra (ej.

% de cobertura de bosque y composición de la matriz) (Dunning et al. 1992), se observó en bosques templados, en estudios que evaluaron el efecto independiente de la composición y configuración del paisaje, que la configuración del paisaje muestra efectos más variables y débiles en la biodiversidad que la composición (Carrara et al. 2015). Por otro lado, en dos mosaicos de paisaje agropecuario con distintos grados de fragmentación del monte nativo de Entre Ríos, Calamari y Zaccagnini (2007) encontraron que la estructura del paisaje fue un predictor importante de la distribución de las aves; tanto la cobertura como la configuración del monte fueron predictores importantes de la presencia de especies; y las respuestas fueron específicas, no todas las especies respondieron de la misma manera.

Algunos autores han evaluado y observado que la estructura de la vegetación y los atributos del paisaje influyen en la abundancia y diversidad local de las aves (ej. Polis et al. 2004, Brandolin y Blendinger 2015). En bosques ribereños de *Populus angustifolia* de Estados Unidos, Saab (1999) evaluó el uso del hábitat en diferentes escalas espaciales y encontró que uno de los mejores predictores de altos valores de riqueza de aves fueron: los parches de bosque grandes, y a nivel de microhábitats: la cobertura de copas relativamente abierta. En bosques templados de roble, nogal y pino de Estados Unidos, Klingbeil y Willig (2016) encontraron que la diversidad funcional del ensamble de aves estuvo positivamente relacionada con la proporción de bordes de bosque y la diversidad de tipos de vegetación. En el bosque atlántico de Brasil, Uezu y Metzger (2011) encontraron que el área del parche fue la variable con mayor importancia relativa para la riqueza de especies y la abundancia de las especies de aves más afectadas. En el Espinal, provincia de Entre Ríos (Argentina), Calamari et al. (2018) encontraron que la densidad de árboles dentro del parche, el área de bosque y parches grandes más próximos fueron los mejores predictores de la abundancia de aves. Horlent et al. (2003) en bosques de *Celtis tala* de Buenos Aires, encontraron que el principal eje de variación en la composición de la comunidad de aves estuvo asociado al área de bosque.

Además, se ha observado que diferentes especies responden a diferentes escalas espaciales. Bhakti et al. (2018) observaron que si bien algunas especies estuvieron más influenciadas por características del microhábitat (altura y diámetro de los árboles), otras se relacionaron más con variables del paisaje (área total de bosque, área del parche o conectividad). Estas diferencias en la respuesta a las características del hábitat podrían estar relacionadas a diferentes rasgos funcionales de las aves, como por ejemplo su

tamaño corporal, su estrategia de búsqueda de alimento o su dieta. Uezu y Metzger (2011) observaron que algunos grupos funcionales eran más afectados que otros, como por ejemplo las insectívoras endémicas y de sotobosque, y especies que se encuentran en el límite de su distribución geográfica. Klingbeil y Willig (2016) estudiaron bosques deciduos (roble, nogal) y de coníferas (pino) en Estados Unidos y observaron que la diversidad de aves migradoras presentan asociaciones débiles con la estructura del paisaje, lo que estaría relacionado a su adaptación a hacer frente en una amplia gama de hábitat y recursos alimenticios durante la migración. Por lo que estas especies podrían responder a escalas > 5 km. Mientras que las residentes estuvieron positivamente asociadas con el porcentaje de borde de bosque y negativamente asociadas con la diversidad del paisaje. En bosques de Jamaica, Kennedy et al. (2011) encontraron que la estructura de la vegetación y el tipo de matriz dentro de la cual se ubican los parches, son más importantes que el área y aislamiento del parche en determinar la colonización y la probabilidad de extinción local de aves insectívoras residentes.

En bosques templados (ej. Smith et al. 2011) y tropicales (ej. Carrara et al. 2015) se observó que especies de aves especialistas de bosque se ven fuertemente asociadas a la superficie de bosque primario. A su vez, en bosques tropicales de México, Carranza et al. (2015), también encontraron que la diversidad de especies especialistas de bosque se relacionó positivamente con la densidad de bordes de bosque, y que la fuerza de todas las asociaciones fue mayor para las especialistas de bosques que para las generalistas de hábitat. Las generalistas de estos bosques se vieron favorecidas por la disminución del área de bosque y el aumento del número de parches (Carranza et al. 2015). Bhakti et al. (2018) estudiaron el efecto del tamaño y la configuración del hábitat sobre especies de aves del sotobosque, en su mayoría insectívoros, en un mosaico de tipos de vegetación natural (pastizales, afloramientos rocosos y bosques semideciduos con dominio del bosque atlántico) en el sudeste de Brasil y observaron que la altura de árboles fue la mejor predictora de la ocurrencia de 5 especies, la proporción de bosque fue la mejor para otras 2 especies, y el área, el centro y la conectividad influenciaron la ocurrencia de 6 especies. Más al sur, en la región pampeana y el espinal de Argentina, González et al. (2014) encontraron que la riqueza de aves insectívoras aumentó con la mayor superficie de bordes arbustivos-arbóreos y parches de monte. En bosques templados australes (40-41° S, Chile), Vergara et al. (2021) observaron que las aves insectívoras estaban afectadas por algunos índices de degradación (ej. los rayaditos estuvieron positivamente asociados a

campos con vegetación continua), el tamaño del bosque y la cobertura del sotobosque y del dosel.

Por lo tanto, estudios que abarquen simultáneamente los aspectos locales y a nivel paisaje pueden contribuir a la comprensión de la composición de la comunidad al nivel multi-escala (Cornell y Karlson 1997). Si bien se han realizado muchos estudios acerca del efecto de variables del paisaje sobre la comunidad de aves en bosques fragmentados rodeados por tierras agrícolas (Estades y Temple 1999) o urbanización (Mörtberg 2001), menos se han desarrollado en bosques poco disturbados. A su vez, pocos estudios han teniendo en cuenta los efectos del paisaje y los locales sobre la biodiversidad, estudiando la mayoría los efectos a la escala de parche.

IV.1.1. *Objetivos específicos*

- 1) Determinar qué variables del paisaje influyen en el ensamble de aves terrestres, diurnas y residentes estivales (principalmente passeriformes) de los bosques de *N. antarctica* de Tierra del Fuego (Argentina).
- 2) Analizar la importancia relativa de las características del paisaje comparadas con las características locales del ambiente (estructura forestal, coberturas del suelo, oferta alimenticia de plantas del sotobosque y de la artropofauna) para los distintos grupos funcionales o especies de aves.

IV.1.2. *Hipótesis específica*

- 1) La composición (superficie total de bosque y áreas abiertas) y la configuración del paisaje (área, perímetro y forma del parche; número de parches, índice del parche más grande, conectividad; y longitud y densidad de bordes) influyen sobre el ensamble de aves terrestres, diurnas y residentes estivales (principalmente passeriformes) de los bosques de *N. antarctica* de Tierra del Fuego (Argentina), pero de manera diferencial según el grupo funcional o especie.
- 2) Tanto las variables ambientales locales como del paisaje influyen sobre el ensamble de aves terrestres, diurnas y residentes estivales (principalmente passeriformes) de los bosques de *N. antarctica* de Tierra del Fuego (Argentina), pero de manera diferencial según el grupo funcional o especie.

Predicción 1: Grupos más especializados de aves (ej. insectívoras, especialistas de bosque, residentes) serán más influenciados por las variables del paisaje y el ambiente,

que grupos que utilizan mayor variedad de recursos (ej. omnívoras, generalistas de hábitat, migradoras).

Predicción 1: Especies insectívoras y que utilizan el sotobosque estarán más asociadas a variables del paisaje que especies generalistas de hábitat.

Predicción 2: Especies migradoras estarán poco asociadas a variables de la estructura del paisaje, mientras que especies residentes estarán fuertemente asociadas a variables de configuración del paisaje.

IV.2. Materiales y Métodos

IV.2.1. Forma y diseño de muestreo

Utilizamos datos provenientes de los censos de aves (3 o 4 re-visitas/mes durante enero y febrero) de dos años consecutivos en los 48 sitios distribuidos en las 4 estancias estudiadas en esta tesis (**Figura 4.1**), donde se caracterizó la composición y configuración del paisaje. A partir de estos datos de los censos de aves se obtuvo el número de individuos por especie utilizados en el anterior capítulo para el cálculo de la densidad. Para obtener las variables del paisaje (**Tabla 4.1**) se utilizaron imágenes Sentinel 2 (05/12/2016 para Los Cerros y 13/02/2017 para las otras tres estancias), con un pixel de 10x10m que nos permite realizar el análisis con una mayor resolución espacial. A partir de estas imágenes (**Figura 4.2**) se creó un *buffer* o área circular de 1 kilómetro de radio alrededor de cada sitio de muestreo con el programa ArcGIS (ESRI 2011), sobre el que se realizó una clasificación supervisada identificando las dos coberturas más importantes (bosque y áreas abiertas). Sobre las coberturas determinadas en los *buffers* se analizaron las variables de composición y configuración del paisaje. Para este análisis se utilizó Fragstats 4 (McGarigal et al. 2012) y se obtuvieron características del paisaje considerando 3 niveles de análisis: 1) Parche de bosque (área-AREA, perímetro-PERIM y forma-FORMA), 2) Clase bosque y áreas abiertas (área total-CA, número de parches-NP, índice del parche más grande-IPG y conectividad-CONNECT), y 3) Paisaje (longitud total-TB y densidad de bordes-DB). Se consideraron como variables de composición del paisaje a la superficie total de las coberturas o clases bosque (BCA) y áreas abiertas (ACA), y variables de configuración del paisaje al área, perímetro y forma del parche, al número de parches, índice del parche más grande y conectividad calculada para cada tipo de cobertura, y a la longitud total y densidad de bordes en el paisaje. Además, se utilizaron las variables del ambiente obtenidas y analizadas en capítulos anteriores (estructura

forestal, cobertura del suelo y recursos alimenticios) para determinar la importancia relativa de las características del paisaje comparadas con las características locales del hábitat.



Figura 4.1 Imágenes satelitales de las áreas de estudio dentro de las 4 estancias (Eas. Los Cerros, Las Hijas, Rolito y Cabo San Pablo).

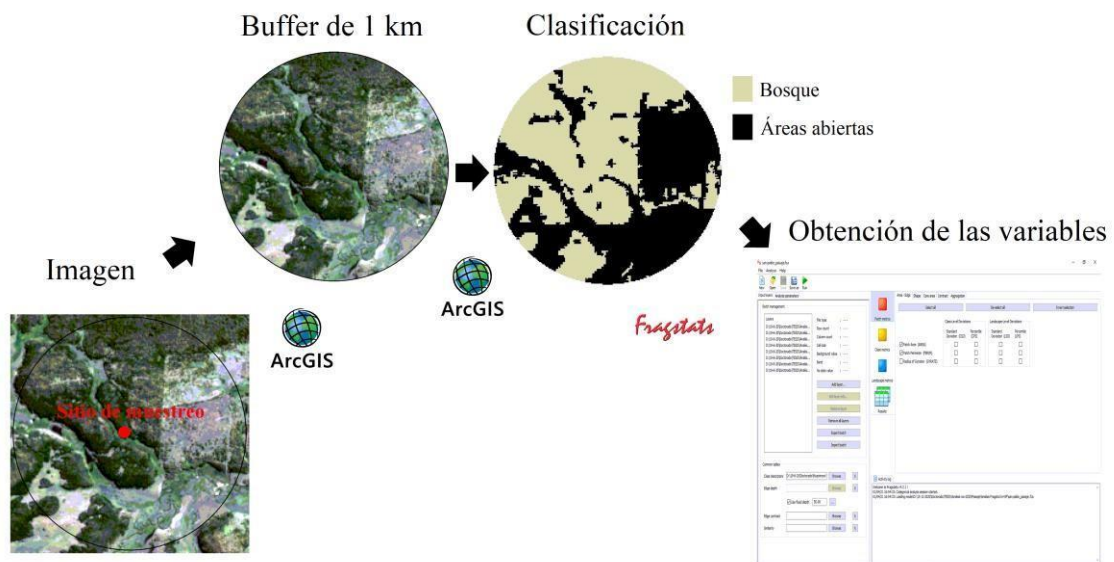


Figura 4.2 Esquema del procesamiento para obtener las variables del paisaje.

Tabla 4.1 Descripción de las variables del paisaje correspondientes a los 3 niveles analizados para los bosques de *N. antarctica* de Tierra del Fuego (Argentina).

Nivel	Variable	Abreviatura	Descripción
Parche de bosque	Área	AREA	Área total del parche de bosque (ha).
	Perímetro	PERIM	Longitud del perímetro de cada parche (m).
	Forma	FORMA	Perímetro del parche dividido por la raíz cuadrada del área del parche, ajustado por una constante para ajustarse a un cuadrado estándar.
Bosque	Área total	BCA	Suma de las áreas de todos los parches de bosque, dividido por 10.000 (ha).
	Número de parches	BNP	Número de parches de bosque.
	Área del parche más grande	BIPG	Área del parche más grande de bosque dividido el área total del paisaje, multiplicado por 100 (%).
	Conectividad	BCONECT	Número de uniones funcionales entre los parches de bosque, dividido por el número total de posibles uniones entre todos los parches de bosque, multiplicado por 100 (%).
Clase	Área total	ACA	Suma de áreas de todos los parches de áreas abiertas, dividido por 10.000 para expresarlo en hectáreas (ha).
	Número de parches	ANP	Número de parches de áreas abiertas.
	Área del parche más grande	AIPG	Área del parche más grande de áreas abiertas dividido el área total del paisaje, multiplicado por 100 (%).
	Conectividad	ACONECT	Número de uniones funcionales entre los parches de áreas abiertas, dividido por el número total de posibles uniones entre todos los parches de áreas abiertas, multiplicado por 100 (%).
Paisaje	Longitud total de bordes	TB	Suma de las longitudes de todos los bordes de los segmentos en el paisaje (m).
	Densidad de bordes	DB	Suma de las longitudes de todos los bordes de los segmentos en el paisaje, dividido por el área total del paisaje y multiplicado por 10.000 (m/ha).

IV.2.2. Análisis estadísticos

La potencialidad de las variables del paisaje como posibles explicatorias de los ensambles de aves en bosques de ñire se evaluó mediante análisis de correspondencia canónico (CCA), utilizando una matriz de densidad con todas las especies (13 especies), que se contrastó contra las 13 variables del paisaje calculadas (Tabla 4.1). En este caso las variables que mejor explicaron la densidad de especies de aves fueron 9 (forma del parche, número de parches de bosque, densidad de bordes, perímetro del parche, bordes totales, área total de áreas abiertas, índice del parche más grande de área abierta, número de parches de áreas abiertas y área del parche de bosque). Posteriormente, se analizó mediante CCA la importancia relativa de las variables del paisaje respecto de las otras

características locales del ambiente, considerando las variables analizadas (estructura forestal, coberturas del suelo, y oferta alimenticia, utilizando como *proxies* la cobertura de plantas del sotobosque consumidas por aves y la artropofauna) que resultaron significativas en el capítulo anterior, y del paisaje que resultaron significativas en el análisis anterior. En este caso las variables que mejor explicaron la densidad de especies de aves fueron 13 (forma del parche, número de parches de áreas abiertas, área del parche de bosque, índice del parche más grande de áreas abiertas, número de parches de bosque, área basal, cobertura de copas, altura dominante, cobertura de renovales, cobertura total de plantas del sotobosque potencialmente consumidas por aves, proporción himenópteros capturados con trampas de atracción, abundancia artrópodos capturados con pitfalls, proporción de coleópteros capturados con pitfalls). Los sitios se clasificaron por el tipo de bosque: Muy Cerrados, Cerrados, Abiertos y Muy Abiertos; utilizando como co-variable la estancia.

IV.3. Resultados

Con respecto a los parches de bosque donde se encontraban los sitios de muestreo, el área varió entre 0,92 y 203,88 ha, el perímetro del parche entre 80 y 23.040 m, y la forma entre 1,00 y 6,87, los que se asocian a formas cuadrada y más irregulares, respectivamente. En cuanto a la clase Bosque, el área total varió entre 34,81 y 229,27 ha, el número de parches entre 5 y 76, el índice del parche más grande entre 2,7 y 64,6%, mientras que la conectividad entre 3,9 y 40,0%. Para la clase Áreas abiertas, la superficie tomó valores entre 86,46 y 281,43 ha, el número de parches entre 5 y 57, el índice del parche más grande entre 10,4 y 72,9%, y la conectividad entre 4,8 y 40,0%. En cuanto al paisaje, el largo total de los bordes varió entre 18.850 y 43.860 m, mientras que la densidad de los bordes entre 59,6 y 138,6 m/ha. Los valores promedio junto con sus densvíos se muestran en la **Tabla 4.2**.

Tabla 4.2 Media y desvío estándar de las variables del paisaje analizadas para todos los sitios de muestreo (AREA = área del parche, PERIM = perímetro del parche, FORMA = forma del parche, BA = área total de bosque, BNP = número de parches de bosque, BIPG = índice del parche de bosque más grande, BCONNECT = conectividad del bosque, AA = área total de áreas abiertas, ANP = número de parches de áreas abiertas, AIPG = índice del parche más grande de área abierta, ACONNECT = conectividad de áreas abiertas, TB = total de bordes, DB = densidad de bordes).

Nivel	Variable	Media	DS
Parche	AREA (ha)	87,1	60,6
	PERIM (m)	14262,1	7497,4
	FORMA	3,9	1,4
Clase Bosque	BCA (ha)	146,8	52,0
	BNP	26,2	17,2
	BIPG (%)	31,1	16,3
	BCONNECT (%)	12,5	8,4
Clase Área Abierta	ACA (ha)	169,0	52,2
	ANP	17,5	13,3
	AIPG (5)	46,6	16,6
	ACONNECT (%)	17,7	9,6
Paisaje	TB (m)	29325,6	5430,6
	DB (m/ha)	92,9	17,2

IV.3.1. Influencia del paisaje sobre los ensambles de aves

El análisis de correspondencia canónica (CCA) incorporando todos los muestreos de aves, detectó una variación total de 3,040, tal como se mencionó en el Cap. III. Luego de explorar el comportamiento de las 13 variables del paisaje detalladas en la Tabla 4.1 como potenciales explicatorias de composición y densidad de especies de aves, se detectaron 9 variables significativas (forma del parche con $p = 0,002$; número de parches de bosque con $p = 0,002$; densidad de bordes con $p = 0,002$; perímetro del parche con $p = 0,002$; bordes totales con $p = 0,002$; área total de áreas abiertas con $p = 0,002$; índice del parche más grande de área abierta con $p = 0,004$; número de parches de áreas abiertas con $p = 0,004$; y área del parche de bosque con $p = 0,006$), por lo que se presentan los resultados utilizando únicamente estas variables como explicatorias. Los ejes 1 y 2 explicaron el 62,9% de la variación (valor del eje 1= 33,7% y valor del eje 2= 29,2%) (**Figura 4.3**). En el diagrama se puede apreciar que los sitios de todos los tratamientos estuvieron dispersos. Con respecto a las especies de aves, una especialista de bosque (*P. albogularis*) y una insectívora (*A. parulus*) se asociaron a parches de bosque más grandes. Por otro lado, especies más generalistas (*C. fuscus*, *T. aedon*, *Z. capensis*) y que utilizan los bordes de bosque (*X. pyrope*) se asociaron con valores más grandes de perímetro, forma del parche,

densidad de bordes, bordes totales, y número de parches de áreas abiertas. Una migradora (*S. barbatus*) y una residente (*P. patagonicus*) estuvieron asociadas a mayores superficies de áreas abiertas, mientras que otras dos migradoras (*E. albiceps* y *T. leucopyga*) no se asociaron a ninguna variable del paisaje.

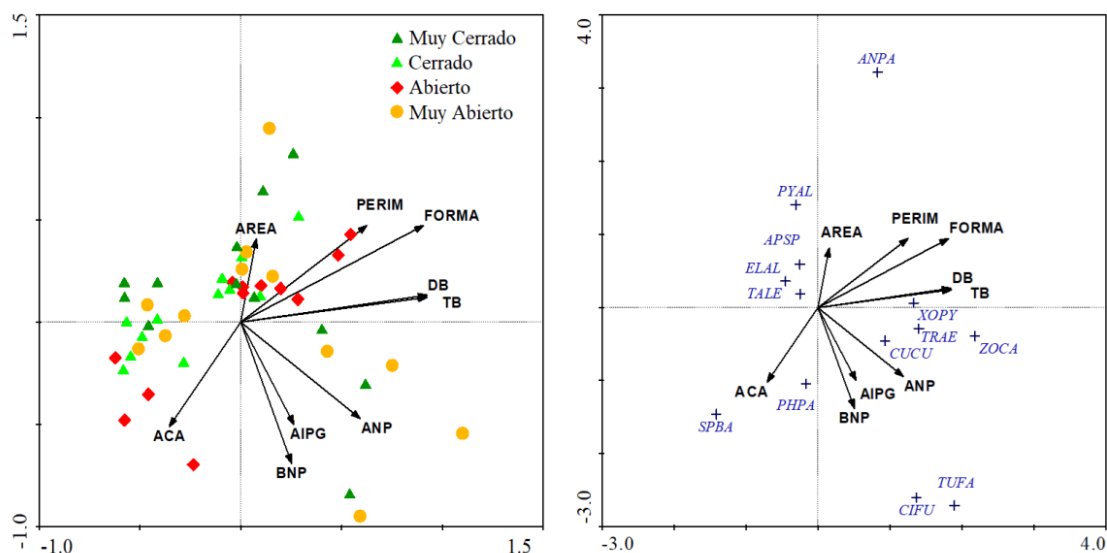


Figura 4.3 Analisis de correspondencia canónica (CCA) utilizando las variables del paisaje: AREA = área del parche de bosque, PERIM = perímetro del parche de bosque, FORMA = forma del parche de bosque, BNP = número de parches de bosque, ACA = superficie de áreas abiertas, ANP = número de parches de áreas abiertas, AIPG = índice del parche más grande de áreas abiertas, TB = bordes totales, DB = densidad de bordes; en bosques Muy Cerrados, Cerrados, Abiertos y Muy Abiertos de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego, Argentina. El acrónimo de las especies se muestra en la Tabla 3.1.

IV.3.2. Influencia del paisaje y las características locales del ambiente sobre los ensambles de aves

El CCA de todos los sitios juntos para explicar los ensambles de aves respecto de los tipos de bosque, incluyó una variación total de 3,040. Luego de analizar como potenciales explicatorias a las 9 variables del paisaje que resultaron significativas (Figura 4.3) y a las 15 variables locales del ambiente que resultaron significativas (Figura 3.8), se detectaron 13 variables significativas para el análisis: 5 de paisaje (forma del parche con $p = 0,002$; número de parches de áreas abiertas con $p = 0,002$; área del parche de bosque con $p = 0,002$; índice del parche más grande de áreas abiertas con $p = 0,002$; y número de parches de bosque con $p = 0,028$); 3 de estructura forestal (área basal con $p = 0,002$; cobertura de copas con $p = 0,002$; y altura dominante con $p = 0,016$); 1 vinculada a la cobertura del suelo (cobertura de renovales con $p = 0,004$); 1 vinculada a las plantas del sotobosque potencialmente consumidas por aves (cobertura total con $p = 0,002$); y 3 vinculadas a la

artropofauna (proporción himenópteros capturados con trampas de atracción con $p = 0,002$; abundancia artrópodos capturados con pitfalls con $p = 0,008$; proporción de coleópteros capturados con pitfalls con $p = 0,004$). Los ejes 1 y 2 explicaron 50,5% de la variación (valor del eje 1 = 28,9% y valor del eje 2 = 21,6%) (**Figura 4.5**). Los bosques Cerrados se agruparon con los Muy Cerrados hacia un lado, los bosques Abiertos estuvieron ubicados en el centro, mientras que los Muy Abiertos se ubicaron hacia el otro lado. Con respecto a las especies de aves, se observa que se separaron en 2 grupos. Las especies generalistas de hábitat (*A. parulus*, *C. fuscus*, *Z. capensis*, *T. falcklandii*) y especies utilizan el borde (*X. pyrope*) se asociaron a bosques Muy Abiertos y se relacionaron con valores altos de cobertura de renovales, proporción de himenópteros, parches más irregulares y mayor número de parches de bosque y de áreas abiertas. Las dos especialistas de bosque (*P. albogularis* y *A. spinicauda*) estuvieron asociadas a bosques Cerrados y Muy Cerrados, y se relacionaron con valores altos de área basal, cobertura de copas, área del parche de bosque, cobertura de plantas y proporción de coleópteros capturados con pitfalls.

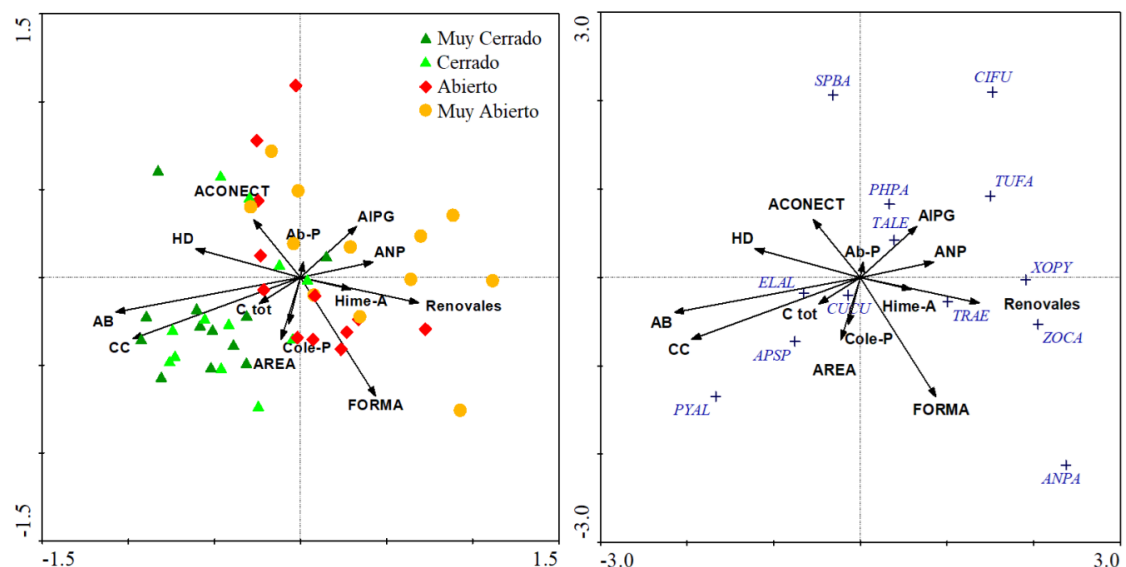


Figura 4.4 Análisis de correspondencia canónica (CCA) utilizando las variables del paisaje y ambiente: FORMA = forma del parche, APN = número de parches de áreas abiertas, AIPG = índice del parche más grande de áreas abiertas, AB = área basal, CC = cobertura de copas, HD = altura dominante, Renov = cobertura de renovales, C tot = cobertura de plantas, Hime-A = proporción de himenópteros capturados con trampas de atracción, Ab-P = abundancia de artrópodos capturados con pitfalls, Cole-P = proporción de coleópteros capturados con pitfalls; en bosques Muy Cerrados, Cerrados, Abiertos y Muy Abiertos de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego, Argentina. El acrónimo de las especies se muestra en la Tabla 3.1.

IV.4. Discusión

IV.4.1. Influencia del paisaje sobre los ensambles de aves

Se encontró que variables de configuración (área, perímetro y forma del parche, número de parches, índice del parche más grande) y una de composición (superficie de áreas abiertas) del paisaje influyeron significativamente sobre el ensamble de aves de estos bosques, confirmando la hipótesis planteada y coincidiendo con lo observado por Calamari y Zaccagnini (2007). Al igual que otros estudios (ej. Haddad et al. 2017), nuestros resultados rechazan la hipótesis del tamaño del hábitat planteada por Fahrig (2013) ya que se observó que no sólo la composición sino también la configuración del paisaje influyó sobre el ensamble de aves. Al igual que lo observado por Klingbeil y Willig (2016), dos especies de aves migradoras (*E. albiceps* y *T. leucopyga*) no estuvieron asociadas a variables del paisaje. Sin embargo, *S. barbatus*, una migradora parcial, estuvo asociada a valores altos de superficie total de áreas abiertas, mientras que *Z. capensis* y *T. aedon*, otras dos migradoras, se asociaron a bosques con más bordes y a mayor número de parches de áreas abiertas. Esto podría deberse a que estas especies utilizan áreas abiertas para alimentarse.

Las especies que presentaron mayor influencia de las variables del paisaje fueron 3 residentes que utilizan bosques y áreas abiertas (*A. parulus*, *C. fuscus* y *T. falcklandii*). Las últimas dos estuvieron asociadas a mayor número de parches como también observaron Carranza et al. (2015) con otras especies generalistas. Al igual de lo observados en bosques de otras regiones (ej. Smith et al. 2011, Carrara et al. 2015), una especialista de bosque (*P. albogularis*) se asoció a parches de bosque más grandes. Como se mencionó anteriormente, se trata de una especie sensible a la apertura del bosque (Vergara y Schlantter 2006, Lencinas et al. 2009). Si bien *A. spinicauda*, también estuvo influenciada por el tamaño del parche de bosque, esta asociación fue más débil.

IV.4.2. Influencia del paisaje y las características locales del hábitat sobre los ensambles de aves

Cuando evaluamos la influencia de variables del paisaje junto con las características locales del ambiente, ambas influyeron sobre los ensambles de aves coincidiendo con lo hipotetizado. A diferencia de lo observado por Carrara et al. (2015), la configuración del

paisaje (ej. forma del parche de bosque) influyó más que la composición, y junto con variables de estructura forestal (área basal, cobertura de copas, altura dominante) y la cobertura del suelo (renovales) fueron las que más se asociaron a la composición y densidad de aves. Las indicatoras de bosques Cerrados y Muy Cerrados (*P. albogularis* y *A. spinicauda*) se asociaron a mayores áreas basales, coberturas de copas y parche de bosque más grandes, características que proverían mejores sitios para nidificar y alimentarse. Esto difiere de lo observado por Smith et al. (2011), quienes encontraron que las especialistas de bosque se ven fuertemente asociadas con la superficie total de bosque. Sin embargo, podría ser que la superficie de bosque alrededor de la mayoría de los sitios de muestreo aquí estudiados esté por encima del umbral a partir del cual no se observan efectos de la pérdida de hábitat. A nivel de paisaje, el umbral sucede cuando no es lineal la respuesta de una especie o grupo de especies a la pérdida de hábitat, sino que esta respuesta cambia abruptamente a cierto nivel de pérdida (Toms y Lesperance 2003). Realizar estudios donde se incluyan muestreos en más zonas con menor proporción de áreas abiertas podría ayudar a determinar si existe un umbral a partir del cual las especies que prefieren el bosque se ven afectadas, como sugiere la teoría de los umbrales.

Por otro lado, las especies que utilizan los sustratos bajos para nidificar y alimentarse (*C. fuscus*, *T. falcklandii*, *A. parulus*, *Z. capensis*), se asociaron a variables de configuración del paisaje como número de parches, forma del parche y cobertura de renovales. Áreas con mayor número de parches y parches más irregulares generarían un paisaje más heterogéneo que les proveería mayor diversidad de recursos. En cuanto a las migradoras y residentes, no se observó una tendencia muy clara. Algunas residentes se asociaron a variables del paisaje (ej. *A. parulus*, *P. albogularis*) mientras que otras no (*C. curaeus*). En el caso de las migradoras algunas se asociaron más a variables del ambiente (ej. *E. albiceps*) mientras que otras se asociaron a variable del paisaje (ej. *Z. capensis*). La inclusión de variables como la heterogeneidad del paisaje o índices de degradación utilizados en otros estudios (ej. Klingbeil y Willig 2016, Vergara et al. 2021), al igual que estudios en zonas con menor proporción de bosque, podrían ayudar a encontrar que otras variables podrían influir sobre estos grupos de especies o umbrales críticos.

IV.4.3. Implicancias del uso de diferentes escalas espaciales en el análisis de los ensambles de aves

Los resultados observados sugieren que las diferentes especies de aves responden a características del ambiente de diferentes escalas espaciales (local, paisaje), y se manifiestan según patrones que se resaltan cuando se analizan los ensambles por tipo de bosque. Esta influencia de variables de distintas escalas también ha sido observada en ensambles de aves de bosque por otros autores (Bhakti et al. 2018). Dado que, en general, algunas especialistas de bosques estuvieron relacionadas a variables de estructura forestal (ej. área basal) y otras características del hábitat a nivel local (plantas del sotobosque y artropofauna), estas especies podrían ser más sensibles al manejo de los bosques que impliquen cambios en la estructura forestal (ej. reducción del área basal) y los recursos alimenticios (ej. disminución en la cobertura de plantas o proporción de coleópteros). Pero también, la reducción del tamaño de los parches de bosque podría afectarlas. Por otro lado, las especies que utilizan áreas abiertas estuvieron más asociadas a variables de configuración del paisaje (ej. parches más irregulares, mayor número de parches o áreas abiertas más grandes), aunque también a variables a nivel local como la artropofauna (ej. himenópteros) y coberturas de estratos intermedios (renovales). Entonces, estas especies serían más influenciadas por cambios a nivel paisaje como, por ejemplo, actividades que modifiquen el número de parches de bosque o su forma, aunque también por cambios locales.

IV.5. Conclusiones

Si bien se encontró que variables de configuración y composición del paisaje influyeron significativamente sobre el ensamble de aves de los bosques de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego, cuando se analizaron junto con las variables del ambiente local, la mayoría de estas variables influyentes del paisaje fueron de configuración. En este último análisis, una gran variedad de variables incluyendo características del paisaje, estructura forestal, cobertura del suelo y disponibilidad de recursos alimenticios influyeron en el ensamble de aves, demostrando la complejidad del sistema. Se pudo observar que variables de diferentes escalas espaciales influyeron a diferentes grupos de especies, demostrando la importancia de utilizar múltiples escalas espaciales para comprender mejor qué variables del hábitat están asociadas al ensamble y a los diferentes grupos funcionales de aves, así como qué modificaciones a nivel de parche y paisaje podrían afectarlos.

CAPÍTULO V CONCLUSIONES, RECOMENDACIONES, LIMITACIONES DEL ESTUDIO Y DESAFÍOS A FUTURO



V.1. Conclusiones generales

Los diferentes estados del bosque de *N. antarctica* de Tierra del Fuego presentaron diferencias en las características ambientales (estructura forestal, cobertura del suelo y oferta alimenticia) que afectaron tanto la estructura como los rasgos funcionales de la comunidad de aves terrestres, diurnas y residentes estivales que utilizan estos bosques. Si bien los cuatro estados estudiados presentaron similitudes, los bosques Muy Abiertos fueron los que más se diferenciaron del resto. Los bosques con raleos, presentaron algunas diferencias con los bosques Cerrados y Muy Cerrados (mayor riqueza de especies, diversidad, uso de sustratos bajos, densidad de aves volando y de migradoras). Sin embargo, en otros rasgos no se diferenciaron (ej. densidad de aves que utilizan ramas y copas o que nidifican en huecos).

Se pudieron identificar especies de aves indicadoras de los 4 tipos de bosque estudiados (*A. spinicauda* para bosques Cerrados y Muy Cerrados, *S. barbatus* para bosques Abiertos y por ejemplo *T. leucopyga* para Muy Abiertos). Por lo tanto, consideramos que estas especies se pueden utilizar para el monitoreo de los bosques de *N. antarctica* de Tierra del Fuego, permitiendo identificar posibles cambios en los estados de estos bosques.

Tanto la composición (superficie de áreas abiertas) como la configuración (ej. área del parche de bosque) del paisaje influyeron sobre el ensamble de aves. Sin embargo, cuando se combinan con variables del ambiente local, la mayoría de estas variables influyentes del paisaje fueron de configuración. La gran variedad de características del ambiente a escala local y del paisaje que se asociaron al ensamble de aves demostró la complejidad del sistema y la necesidad de considerar múltiples escalas espaciales para entender mejor el sistema y su influencia sobre el ensamble de aves.

V.2. Recomendaciones de manejo y conservación de comunidades de aves en bosques de *N. antarctica*

De este estudio podemos concluir que los raleos realizados en bosques de *N. antarctica* de Tierra del Fuego (Argentina) afectan algunos rasgos de las comunidades de aves diurnas y residentes estivales que los utilizan. Por ejemplo, incrementando su riqueza y diversidad, y alterando la composición de especies incluyendo especies de áreas abiertas o bordes de bosque. A su vez, algunos rasgos funcionales del ensamble de aves presentaron diferencias, mostrando incrementos de algunos grupos (individuos que utilizaron sustratos bajos, individuos volando y migradoras). De los bosques aquí analizados concluimos que, la implementación de los raleos en estos bosques favorece a algunas especies (*S. barbatus*, *Z. capensis*, *T. aedon*), pero permite mantener la presencia de indicadores de bosque Cerrados (*A. spinicauda*) y sensibles a disturbios (*P. albogularis*). Si bien los raleos estudiados presentaron distinta antigüedad, y permitieron analizar efectos en el corto, mediano y largo plazo, existen pocas réplicas de cada uno, lo que podría haber influido en la escasa diferencia entre ellos. El monitoreo de la densidad y frecuencia de ocurrencia de determinadas especies de aves (ej. indicadores) en los establecimientos donde haya bosques de *N. antarctica* con cortas, tanto bajo aprovechamiento forestal como para favorecer la producción del forraje para el ganado, permitiría evaluar los cambios en el hábitat y si las comunidades de aves se mantienen en buen estado de conservación. Esto podría incorporarse como herramienta práctica habitual en la implementación de un manejo adaptativo, tanto en planes de manejo en el marco del PNMBGI como en los desarrollados por otros organismos de control (ej. autoridades de aplicación de los gobiernos). Esto permitiría adecuar las actividades de

manejo forestal o silvopastoril en función de la respuesta del ambiente (mayor o menor diferencia con los estados naturales), y tender hacia estados del bosque más resilientes.

La existencia de ciertas características ambientales locales en los parches, como: grandes valores de área basal, cobertura de copas, cobertura de renovales, cobertura de plantas consumidas por las aves, la abundancia de artropofauna y la proporción de ciertos órdenes (ej. himenópteros); así como a nivel de paisaje: parches grandes de bosque, conectividad entre áreas abiertas y parches más irregulares, favorecería a una mayor diversidad de aves en los bosques de *N. antarctica* de Tierra del Fuego. El desarrollo de propuestas de manejo forestales y silvopastoriles que preserven o favorezcan la presencia de paisajes y parches de bosque con estas características contribuiría a que el manejo de estos bosques sea más sustentable. A su vez, dependiendo del gremio de aves que se quiere beneficiar, se deberían considerar diferentes elementos del paisaje y del hábitat local. Mantener parches de bosque grandes, bosques con un área basal de al menos 40 m²/ha y cobertura de copas > 70% podría mejorar la conservación de aves especialistas de bosque. Por otro lado, se debe tener en cuenta que, si los parches de bosque se vuelven más irregulares, aumenta el número de parches de áreas abiertas (> 40 parches en un área circular de 1 km de radio) y aumenta la cobertura de renovales (entre 5 y 15%), podrían aumentar las aves indicadoras de bosques Muy Abiertos, lo cuál podría afectar a las especialistas de bosques. El análisis de la interacción entre especialistas de bosques Cerrados y Muy Abiertos en distintos tipos de bosque y/o paisajes, requeriría estudios más específicos (por ejemplo, de comportamiento) que aún no se han desarrollado. Por otro lado, aperturas del dosel parciales que modifican la estructura del bosque (coberturas de copas intermedias, alturas dominantes mayores, diámetros medios grandes, densidades de árboles y áreas basales bajas o medias) beneficiarán a especies de aves granívoras. Sin embargo, hacen falta más estudios para determinar si existen umbrales críticos a partir de los cuales estas variables beneficiarían a los diferentes grupos de especies. Por ejemplo, qué tan grandes deben ser los parches de bosque para mantener una alta densidad de indicadoras de bosques Cerrados.

V.3. Limitaciones de este estudio

- No fue posible estudiar aisladamente el efecto del ganado, ni de la intensidad de uso/sobreuso, debido a que no se pudieron localizar sitios control que no contaran con presión ganadera, accesibles y comparables (por localización geográfica y estructura) a

los estudiados en esta tesis, los cuales presentaron en todos los casos, un grado variable de uso ganadero presente y pasado.

- La selección de los sitios con raleo estuvo condicionada por la disponibilidad, accesibilidad y tamaño de las áreas para la realización de los muestreos.
- La distancia entre los sitios de muestreo estuvo influenciada por la accesibilidad y disponibilidad de tiempo para la realización de los censos de las aves.
- La cantidad de sitios de muestreo y visitas a cada sitio estuvo influenciada por la distancia entre las áreas de estudio y la corta duración de la época post-reproductiva de las aves en estas latitudes.
- Si bien todos los sitios presentaron uso ganadero, este uso varió en intensidad y tipo de ganado, lo cual podría condicionar la respuesta de las aves al tipo de bosque.
- La cantidad de nidos artificiales instalados por sitio en el ensayo de susceptibilidad a la depredación estuvo condicionada por la poca información disponible de las especies en cuestión.

V.4. Desafíos a futuro

- Estudiar a largo plazo y en otras zonas geográficas los efectos que generan los raleos en bosques de *Nothofagus antarctica* sobre las aves, incluyendo análisis de los factores ambientales a diferentes escalas espaciales.
- Evaluar el impacto de la dominancia en el sotobosque de plantas indicadoras de degradación productiva (exóticas) o ambiental (nativas invasoras) sobre la oferta alimenticia para las comunidades de aves.
- Estudiar a largo plazo e incorporar más sitios donde desarrollar el ensayo de susceptibilidad a la depredación de nidos, ya que se observaron diferencias en los resultados entre los dos años estudiados.
- La búsqueda de nidos naturales y su seguimiento durante la época reproductiva podría brindar información acerca de posibles depredadores, causas del fracaso reproductivo y del uso que realizan de los diferentes estados del bosque para la nidificación. A su vez, realizar censos de aves durante el ensayo de nidos artificiales podría ayudar a identificar a los depredadores.
- Identificar cambios en el ensamble de aves y el uso que las especies realizan de los ambientes adyacentes a los bosques como pastizales, vegas, arbustales y turbales. Esto

brindaría mayor información sobre el comportamiento de las especies de aves y grupos funcionales en este ambiente donde se entremezclan diferentes estructuras vegetales.

- Evaluar la heterogeneidad a escala local y del paisaje con el objetivo de identificar otras variables que podrían influir sobre la comunidad de aves, y explicar la selección del ambiente por diferentes grupos como por ejemplo residentes y migradoras.
- Explorar la influencia de gradientes latitudinales, altitudinales y de la cercanía al mar sobre el ensamble de aves de bosques de *Nothofagus antarctica*.
- Profundizar el estudio sobre la autoecología de las especies de aves, con especial énfasis en las nativas especialistas de bosque, y en las exóticas y potenciales invasoras, para identificar amenazas y oportunidades puntuales sobre su conservación.

Bibliografía

- Alberdi M. 1995. Ecofisiología de especies leñosas de los bosques hidrófilos templados de Chile: Resistencia a la sequía y bajas temperaturas. En: Ecología de los Bosques Nativos de Chile. J. Armesto, C. Villagrán, & M.K. Arroyo. Ed. Universidad de Chile. Santiago. 477 pp.
- Altamirano TA, Ibarra JT, Hernández F, Rojas I, Laker J, Bonacic C. 2012. Hábitos de nidificación de las aves del bosque templado andino de Chile. Ed. Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago. 113 pp.
- Amico GC, Aizen MA. 2005. Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién? Ecología austral, 15(1), 89-100.
- Anderson C, Rozzi R. 2000. Bird assemblages in the southernmost forests of the world: methodological variations for determining species composition. Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Cs. Nat. 28, 89-100.
- Archuby D, Marti L, Montalti D, Soave G, Camperi A, Arambarri A, Darrieu CA. 2007. Alimentación del cabecitanegra austral (*Carduelis barbata*) durante el otoño. El Hornero, 22, 65-8.
- Arena ME, Zuleta A, Dyer L, Constenla D, Ceci L, Curvetto N. 2013. *Berberis buxifolia* fruit growth and ripening: evolution in carbohydrate and organic acid contents. Scientia Horticulturae, 158, 52-58.
- Armesto JJ, Villagrán C, Arroyo MK. 1996. Ecología de los bosques nativos de Chile. Ed. Universidad de Chile. Santiago. 477 pp.
- Azevedo-Ramos C, de Carvalho Jr O, do Amaral BD. 2006. Short-term effects of reduced impact logging on eastern Amazon fauna. Forest Ecology and Management, 232(1-3), 2635.
- Bailey JD, Tappeiner JC. 1998. Effects of thinning on structural development in 40- to 100- year-old Douglas-fir stands in western Oregon. Forest Ecology and Management, 108, 99-113.
- Balestrieri R, Basile M, Posillico M, Altea T, De Cinti B, Matteucci G. 2015. A guild-based approach to assessing the influence of beech forest structure on bird communities. Forest Ecology and Management, 356, 216-223.
- Barber HS. 1931. Traps for cave inhabiting insects. Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society, 46, 259-266.
- Barbour RJ, Johnston S, Hayes JP, Tucker GF. 1997. Simulated stand characteristics and wood product yields from Douglas-fir plantations managed for ecosystem objectives. Forest Ecology and Management, 91, 205-219.
- Bastos R, D'Amen M, Vicente J, Santos M, Yu H, Eitelberg D, Goncalves J, Civantos E, Honrado J, Cabral JA. 2016. A multi-scale looping approach to predict spatially dynamic patterns of functional species richness in changing landscapes. Ecological Indicators, 64, 92-104.
- Bayne E, Nielsen B. 2011. Temporal trends in bird abundance in response to thinning of lodgepole pine (*Pinus contorta*). Canadian journal of forest research, 41(10), 1917-1927.
- Becerra Serial R, Grigera D. 2005. Dinámica estacional del ensamble de aves de un bosque norpatagónico de lenga (*Nothofagus pumilio*) y su relación con la disponibilidad de sustratos de alimentación. El Hornero 20, 131-139.
- Beja P, Schindler S, Santana J, Porto M, Morgado R, Moreira F, Pita R, Mira A, Reino L. 2014. Predators and livestock reduce bird nest survival in intensive Mediterranean farmland. European Journal of Wildlife Research, 60(2), 249-258.
- Bellati J. 2000. Comportamiento y abundancia relativa de rapaces de la Patagonia extraandina Argentina. Ornitología neotropical, 11, 207-222.
- Benítez J, Huertas Herrera A, Martínez Pastur GJ, Pizarro JC, Lencinas MV. 2017. Estimación de la función ambiental de los paisajes boscosos y esteparios de Tierra del Fuego a través de la caracterización de su avifauna usando datos de eBIRD. Revista de Ciencia e Investigación Forestal, 23(3), 7-20.
- Benítez J, Lencinas MV, Huertas Herrera A, Martínez Pastur G. 2019. Assessing the conservation value of nature reserves: terrestrial birds in Isla de los Estados (Staten Island) Provincial Reserve, Tierra del Fuego, Argentina. Community Ecology, 20(2), 181-193.

- Bhakti T, Goulart F, de Azevedo CS, Antonini Y. 2018. Does scale matter? The influence of three-level spatial scales on forest bird occurrence in a tropical landscape. *PloS ONE*, 13(6), e0198732.
- BirdLife International. 2018. El Estado de conservación de las aves del mundo: tomando el pulso de nuestro planeta. Ed. BirdLife International. Cambridge. 76 pp.
- Birkhofer K, Rusch A, Andersson GK, Bommarco R, Dänhardt J, Ekbom B, Jönsson A, Lindborg R, Olsson O, Rader R, Stjernman M, Williams A, Hedlund K, Smith HG. 2018. A framework to identify indicator species for ecosystem services in agricultural landscapes. *Ecological Indicators*, 91, 278-286.
- Biscarra Alvarado GV. 2018. Evaluación de la respuesta temprana de dos especies de aves al raleo de densidad variable en bosques templados secundarios del hemisferio austral. M. C. Tesis. Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. 44 pp.
- Bitterlich W. 1948 Die Winkelzählprobe. *AFHZ*, S.4-5.
- Bobiec A, Gutowski JM, Zub K, Pawlaczyk P, Laudenslayes WF. 2005. The afterlife of a tree. Warszawa – Hajnówka: WWF-Poland.
- Borges SH. 2007. Bird assemblages in secondary forests developing after slash-and-burn agriculture in the Brazilian Amazon. *Journal of tropical ecology*, 23, 469-477.
- Bourque J, Villard MA. 2001. Effects of selection cutting and landscape-scale harvesting on the reproductive success of two Neotropical migrant bird species. *Conservation Biology*, 15(1), 184-195.
- Brandolin PG, Blendinger PG. 2015. Effect of habitat and landscape structure on waterbird abundance in wetlands of central Argentina. *Wetlands ecology and management*, 24(1), 93105.
- Briske DD, Fuhlendorf SD, Smeins FE. 2005. State and transition models, thresholds and rangeland health: a synthesis of ecological concepts and perspectives. *Rangeland Ecology and Management*, 58, 1–10.
- Braun-Blanquet J. 1979. Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales. H. Blume. Ed. Madrid. 820 pp.
- Briske DD, Fuhlendorf SD, Smeins FE. 2006. A unified framework for assessment and application of ecological thresholds. *Rangeland Ecology and Management*, 59, 225–236.
- Brockhoff EG, Jactel H, Parrotta JA, Ferraz SF. 2013. Role of eucalypt and other planted forests in biodiversity conservation and the provision of biodiversity-related ecosystem services. *Forest Ecology and Management*, 301, 43-50.
- Brown CE, Anderson CB, Ippi S, Sherriffs MF, McGehee S, Rozzi R. 2007. Autoecología del Fío-Fío (*Elaenia albiceps* Lafresnaye & D'Orbigny) en los Bosques Subantárticos de la Reserva de Biosfera Cabo de Hornos, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 35(2), 2940.
- Burgos JJ. 1985. Clima del extremo sur de Sudamérica. En: Transecta botánica de la Patagonia Austral. O Boelcke, DM Moore & FA Roig. Ed. CONICET (Argentina) - Royal Society (Gran Bretaña) - Instituto de la Patagonia (Chile). Buenos Aires. pp: 10-40.
- Burivalova Z, Lee TM, Giam X, Şekercioğlu ÇH, Wilcove DS, Koh LP. 2015. Avian responses to selective logging shaped by species traits and logging practices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1808), 20150164.
- Butt N, Beyer HL, Bennett JR, Biggs D, Maggini R, Mills M, Renwick AR, Seabrook LM, Possingham HP. 2013. Biodiversity risks from fossil fuel extraction. *Science*, 342(6157), 425-426.
- Cabrera A. 1957. Catálogo de los Mamíferos de América del Sur. Parte I. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*. Zoología, 4(1), 1-307.
- Calamari NC, Zaccagnini ME. 2007. Respuesta de las aves a la fragmentación del monte nativo entrerriano: implicancias para la conservación y la agricultura sustentable. En: Agricultura Sustentable en Entre Ríos. OP Caviglia, OF Paparotti & MC Sasal. Ed. Ediciones INTA. Buenos Aires pp: 119-125.
- Calamari NC, Vilella FJ, Sica YV, Mercuri PA. 2018. Patch and landscape responses of bird abundance to fragmentation in agroecosystems of east-central Argentina. *Avian Conservation & Ecology*, 13(3), 3.

- Calles JA. 2007. Bioindicadores terrestres y acuáticos para las microcuencas de los ríos Illangama y Alumbre, provincia Bolívar. EcoCiencia. Quito-Ecuador. 30 pp.
- Camprodon J, Brotons L. 2006. Effects of undergrowth clearing on the bird communities of the Northwestern Mediterranean Coppice Holm oak forests. *Forest ecology and management*, 221(1-3), 72-82.
- Canterbury GE, Martin TE, Petit DR, Petit LJ, Bradford DF. 2000. Bird communities and habitat as ecological indicators of forest condition in regional monitoring. *Conservation Biology*, 14(2), 544-558.
- Carey AB. 2003. Biocomplexity and restoration of biodiversity in temperate coniferous forest: Inducing spatial heterogeneity with variable-density thinning. *Forestry*, 76, 127-136.
- Carranza C, Daniele G, Cabello MJ, Peri PL. 2015. Indicadores para el monitoreo a escala predial en el marco del Manejo de Bosques con Ganadería Integrada (MBGI). Ed. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca (MAGyP)-Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable (SAyDS) de la Nación-INTA. 18 pp.
- Carrara E, Arroyo-Rodríguez V, Vega-Rivera JH, Schondube JE, de Freitas SM, Fahrig L. 2015. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*, 184, 117-126.
- Caviedes J, Ibarra JT. 2017. Influence of Anthropogenic Disturbances on Stand Structural Complexity in Andean Temperate Forests: Implications for Managing Key Habitat for Biodiversity. *PLoS ONE*, 12(1), e0169450. doi:10.1371/journal.pone.0169450
- Chao A, Chazdon RL, Colwell RK, Shen TJ. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecol Lett*, 8, 148–159. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00707.x>
- Cheli GH, Corley JC. 2010. Efficient sampling of ground-dwelling arthropods using pitfall traps in arid steppes. *Neotropical entomology*, 39(6), 912-917.
- Chust L, Cueto V, Guerra Navarro CI, Bravo SP. 2012. Comportamiento de alimentación y selección de microhábitats por el Fiofio Silbón (*Elaenia albiceps chilensis*) en bosques de la Patagonia.
- Clutter JL, Forston JC, Pienaar LV, Brister GH, Bailey RL. 1983 *Tiember management: a qualitative approach*. New York. J. Wiley. 333 pp.
- Cockle K, Martin K, Wiebe K. 2011. Selection of nest trees by cavity-nesting birds in the Neotropical Atlantic forest. *Biotropica*, 43(2), 228-236.
- Cockle KL, Bodrati A, Lammertink M, Martin K. 2015. Cavity characteristics, but not habitat, influence nest survival of cavity-nesting birds along a gradient of human impact in the subtropical Atlantic Forest. *Biological Conservation*, 184, 193-200.
- Codesido M, Bilenca DN. 2000. Comparación de los métodos de transecta de faja y de conteo de puntos de radio fijo en una comunidad de aves del bosque semiarido santiaguino. *El Hornero*, 15(02), 085-091.
- Collado L. 2001. Los bosques de Tierra del Fuego. Análisis de su estratificación mediante imágenes satelitales para el inventario forestal de la provincia. *Multequina*, 10(1), 15.
- Collado L. 2007. La vegetación de Tierra del Fuego: de la estepa a la selva. En: *Patagonia Total, Antártida e Islas Malvinas*. C Godoy Martínez. Ed. Barcelbaires. Buenos Aires pp: 755-772.
- Colwell RK, Coddington JA. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 345, 101-118.
- Colwell RK. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2. User's Guide and application. <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Connell JH 1978. Diversity in Tropical Rain Forest and Coral Reefs. *Science*, 199(4335), 1302–1310.
- Cornell HV, Karlson RH. 1997. Local and regional processes as controls of species richness. En: *Spacial Ecology: The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. D Tilman, P Kareiva. Ed. Princeton University Press. Princeton pp: 250-268
- Correa MN. 1969-1998. *Flora Patagónica*. Colección Científica Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Vol. 8. Parte II, III, IVb, V, VI & VII. Buenos Aires, Argentina.

- Correa P, Roa A. 2005. Relaciones tróficas entre *Oncifelis guigna*, *Lycalopex culpaeus*, *Lycalopex griseus* y *Tyto alba* en un ambiente fragmentado de la zona central de Chile. *Mastozoología neotropical*, 12(1), 57-60.
- Cueto VR, Lopez de Casenave J. 2000. Bird assemblages of protected and exploited coastal woodlands in east-central Argentina. *The Wilson Journal of Ornithology*, 112(3), 395-402.
- Cueto V, Jahn AE, Tuero DT, Guaraldo AC, Sarasola JH, Bravo SP, Gómez V, Giraldo JI, Masson DA, MacPherson M, Jiménez JE. 2015. Las aves migratorias de América del Sur. Nuevas técnicas revelan información sobre su comportamiento. *Ciencia Hoy*, 24 (124), 19-25.
- Cueto VR, Chust L, Bravo SP. 2016. Interannual variation in foraging behavior of White-crested Elaenia (*Elaenia albiceps chilensis*) in a northern Patagonian forest. *Wilson Journal of Ornithology*, 128, 804-810.
- Czeszczewik D, Walankiewicz W, Mitrus C, Tumiel T, Stanski T, Sahel M, Bednarczyk G. 2013. Importance of dead wood resources for woodpeckers in coniferous stands of the Białowieża Forest. *Bird Conservation International*, 23(4), 414-425.
- Daniel TW, Helms JA, Baker FS. 1982. Principios de silvicultura. Ed. McGraw-Hill. México. 492 pp.
- Deferrari G, Camilión C, Martínez Pastur GM, Peri PL. 2001. Changes in *Nothofagus pumilio* forest biodiversity during the forest management cycle. 2. Birds. *Biodiversity & Conservation*, 10(12), 2093-2108.
- De la Maza Musalem MA. 2013. Ecología trófica, conducta de forrajeo y éxito reproductivo del rayadito (*Aphrastura spinicauda*) en el bosque templado andino de Chile. M. R. N. Tesis. Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 71 pp.
- De la Montana E, Rey-Benayas JM, Carrascal LM. 2006. Response of bird communities to silvicultural thinning of Mediterranean maquis. *Journal of applied ecology*, 43(4), 651-659.
- De la Peña MR. 2013. Nidos y reproducción de las aves argentinas. Ed. Ediciones Biológica. Serie Naturaleza, Conservación y Sociedad N° 8. Santa Fe. 590 pp.
- De la Peña MR. 2015. Aves Argentinas: huevos y nidos. Ed. Eudeba-Ediciones UNL. Buenos Aires. 82 pp.
- Del Valle HF. 1998. Patagonian soils: a regional synthesis. *Ecología Austral*, 8(02), 103-123.
- Di Rienzo J A, Casanoves F, Balzarini M G, González L, Tablada M y Robledo C W 2012 InfoStat. version 2012, [Windows], Universidad Nacional de Córdoba, Argentina: Grupo InfoStat, Available: <http://www.infostat.com.ar/>
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW. InfoStat versión 2020. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Dias Gaui T, Capellotto Costa FR, Coelho de Souza F, Mota Amaral MR, Costa de Carvalho D, Reis FQ, Higuchi N. 2019. Long-term effect of selective logging on floristic composition: A 25 year experiment in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 440, 258-266.
- Díaz IA, Armesto JJ, Reid S, Sieving KE, Willson MF. 2005. Linking forest structure and composition: avian diversity in successional forests of Chiloé Island, Chile. *Biological Conservation*, 123(1), 91-101.
- Díaz S. 2012. Biología y conservación de la cachaña (*Enicognathus ferrugineus*) en Argentina. *El Hornero*, 27(1), 17-25.
- Díaz MM, Ossa G, Barquez RM. 2019. *Histiotus magellanicus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammalian Species*, 51(973), 18-25.
- Donoso C. 1975. Distribución ecológica de las especies de *Nothofagus* en la zona mesomórfica. Boletín técnico nro 33, Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Chile. 39 pp.
- dos Santos EB, Llambías PE, Rendall D. 2015. The structure and organization of song in Southern House Wrens (*Troglodytes aedon chilensis*). *Journal of Ornithology*, 157(1), 289-301.
- Drapeau P, Leduc A, Giroux JF, Savard JPL, Bergeron Y, Vickery WL. 2000. Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs*, 70(3), 423-444.
- Dufrêne M, Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3), 345-366.

- Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 169-175.
- Dunning Jr JB. 2008. CRC handbook of avian body masses. Second edition. Ed. CRC press. Florida. 655 pp.
- Estades CF, Temple SA. 1999. Deciduous-forest bird communities in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations. *Ecological Applications*, 9(2), 573-585.
- Eyre TJ, Ferguson DJ, Kennedy M, Rowland J, Maron M. 2015. Long term thinning and logging in Australian cypress pine forest: changes in habitat attributes and response of fauna. *Biological Conservation*, 186, 83-96.
- Fahrig L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40(9), 1649-1663.
- FAO. 2009. Situación de los bosques del mundo 2009. FAO, Roma, Italia.
- FAO. 2015. Evaluación de los recursos forestales mundiales. Compendio de datos. Ed. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. Roma. 253 pp.
- FAO. 2016. El Estado de los bosques del mundo. Los bosques y la agricultura: desafíos y oportunidades en relación con el uso de la tierra. Ed. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. Roma. 119 pp.
- Fedrowitz K, Koricheva J, Baker SC, Lindenmayer DB, Palik B, Rosenvald R, Beese W, Franklin JF, Kouki J, Macdonald E, Messier C, Sverdrup-Thygeson A, Gustafsson, L. 2014. Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 51(6), 1669-1679.
- Felton A, Wood J, Felton AM, Hennessey B, Lindenmayer DB. 2008. Bird community responses to reduced-impact logging in a certified forestry concession in lowland Bolivia. *Biological Conservation*, 141(2), 545-555.
- Frangi JL, Richter L. 1994. Balances hídricos de bosques de *Nothofagus* de Tierra del Fuego, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata*, 70, 65-79.
- Frangi JL, Barrera MD, Puigdefábregas J, Yapura PF, Arambarri AM, Richter L. 2004. Ecología de los bosques de Tierra del Fuego. En: *Ecología y Manejo de los Bosques de Argentina*. MF Arturi, JL Frangi & JF Goya. Ed. Universidad Nacional de La Plata. La Plata pp: 1-88.
- Fuller RJ. 2013. Searching for biodiversity gains through woodfuel and forest management. *Journal of Applied Ecology*, 50(6), 1295-1300.
- Gaines W, Haggard M, Begley J, Lehmkuhl J, Lyons A. 2010. Short-term effects of thinning and burning restoration treatments on avian community composition, density, and nest survival in the eastern Cascades dry forests, Washington. *Forest Science*, 56(1), 88-99.
- Gallo E, Lencinas MV, Peri PL. 2004. Desarrollo de sistemas silvopastoriles en bosques de *Nothofagus antarctica*. Capítulo 2: Biodiversidad en los ñirantales. Informe PIARFON BAP. 24 pp.
- Gamondès Moyano IM, Morgan RK, Martínez Pastur G. 2016. Reshaping forest management in southern Patagonia: a qualitative assessment. *Journal of Sustainable Forestry* 35(1), 37-59.
- Gantz A, Yañez M, Orellana JI, Sade S, Valdivia CE. 2015. Use of tree species by Whitethroated treerunner (*Pygarrhichas albogularis* King) in a secondary native forest of southern Chile. *Iheringia. Série Zoologia*, 105(2), 193-198.
- Garman SL. 2001. Response of ground-dwelling vertebrates to thinning young stands: The young stand thinning and diversity study. Corvallis, OR: Oregon State University, Department of Forest Science. 28 pp.
- Gerlach J, Samways M, Pryke J. 2013. Terrestrial invertebrates as bioindicators: an overview of available taxonomic groups. *Journal of insect conservation*, 17(4), 831-850.
- Gray MA, Baldauf SL, Mayhew PJ, Hill JK. 2007. The response of avian feeding guilds to tropical forest disturbance. *Conservation Biology*, 21(1), 133-141.
- Gönc RL. 2013. Estudio de la Estructura de las Comunidades de Artrópodos asociados a Ñirantales (*Nothofagus antarctica*) del centro-oeste de la Provincia del Chubut, Patagonia Argentina, sometidos a diferentes tipos de impacto ambiental (Doctoral dissertation, Universidad Nacional de la Plata).

- Gönc RL, Casaux RJ, Szulkin-Dolhatz D. 2015. Effects of disturbances generated by different management strategies on the vegetation strata of *Nothofagus antarctica* forests of Chubut, Argentina. *Ecología austral*, 25(3), 231-241.
- González DA, Solari LM, Cerezo A, Zaccagnini ME, Gavier-Pizarro G. 2014. Conservación en agroecosistemas: importancia de remanentes de vegetación de escala espacial fina para aves insectívoras de la región pampeana y espinal. *Jornadas Nacionales de Ambiente*.
- Gotelli NJ, Colwell RK. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4, 379-391.
- Gotelli NJ, Colwell RK. 2011. Estimating Species Richness. En: *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*, Oxford University Press, United Kingdom. pp. 39-54.
- Guénette JS, Villard MA. 2005. Thresholds in forest bird response to habitat alteration as quantitative targets for conservation. *Conservation Biology*, 19(4), 1168-1180.
- Haddad NM, Gonzalez A, Brudvig LA, Burt MA, Levey DJ, Damschen EI. 2017. Experimental evidence does not support the Habitat Amount Hypothesis. *Ecography*, 40(1), 48-55.
- Hagar J, Howlin S, Ganio L. 2004. Short-term response of songbirds to experimental thinning of young Douglas-fir forests in the Oregon Cascades. *Forest Ecology and Management*, 199(2-3), 333-347.
- Hayes JP, Chan SS, Emmingham WH, Tappeiner JC, Kellogg LD, Bailey JD. 1997. Wildlife response to thinning young forests in the Pacific Northwest. *Journal of Forestry* 95:28- 33.
- Hayes WM, Fisher JC, Pierre MA, Bicknell JE, Davies ZG. 2020. Bird communities across varying landcover types in a Neotropical city. *Biotropica*, 52(1), 151-164.
- Heenan PB, Smissen RD. 2013. Revised circumscription of *Nothofagus* and recognition of the segregate genera *Fuscospora*, *Lophozonia*, and *Trisyngyne* (Nothofagaceae). *Phytotaxa*, 146(1), 1-31.
- Heltzel JM, Leberg PL. 2006. Effects of selective logging on breeding bird communities in bottomland hardwood forests in Louisiana. *The Journal of wildlife management*, 70(5), 1416-1424.
- Herrando S, Brotons L, Llacuna S. 2005. Post-fire dynamics in Mediterranean shrublands: are bird communities structured by arthropod availability? *Revista Catalana d'Ornitologia*, 21, 17- 28.
- Hill D, Roberts P, Stork N. 1990. Densities and biomass of invertebrates in stands of rotationally managed coppice woodland. *Biol. Conserv.* 51, 167-176. [http://dx.doi.org/10.1016/0006-3207\(90\)90149-J](http://dx.doi.org/10.1016/0006-3207(90)90149-J).
- Hill RS, Jordan GJ. 1993. The evolutionary history of *Nothofagus* (Nothofagaceae). *Australian systematic botany*, 6(2), 111-126.
- Holt EA, Miller SW. 2011. Bioindicators: using organisms to measure environmental impacts. *Nature Education Knowledge*, 3(10), 8.
- Homyack JA, Harrison DJ, Krohn WB. 2005. Long-term effects of precommercial thinning on small mammals in northern Maine. *Forest Ecology and Management* 205:43-57.
- Horlent N, Juárez MC, Arturi M. 2003. Incidencia de la estructura del paisaje sobre la composición de especies de aves de los talaes del noreste de la provincia de Buenos Aires. *Ecología austral*, 13(2), 173-182.
- Humphrey PS, Peterson D, Reynolds RT, Humphrey PW. 1970. Preliminary Smithsonian manual: birds of Isla Grande (Tierra del Fuego). Ed. Smithsonian Institution Press. Washington. University of Kansas Museum of Natural History. Lawrence. 441 pp.
- Hutchinson E. 1953. The concept of pattern in ecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences in Philadelphia*, 105, 1-12.
- Ibarra JT, Martin K. 2015. Biotic homogenization: loss of avian functional richness and habitat specialists in disturbed Andean temperate forests. *Biological Conservation*, 192, 418-427.
- Ibarra JT, Martin M, Cockle KL, Martin K. 2017a. Maintaining ecosystem resilience: functional responses of tree cavity nesters to logging in temperate forests of the Americas. *Scientific Reports*, 7(1), 1-9.
- Ibarra JT, Gálvez N, Altamirano TA, Caviedes J, Rojas IM, Bonacic C, Martin K. 2017b. Seasonal dynamics of avian guilds inside and outside core protected areas in an Andean Biosphere Reserve of southern Chile, *Bird Study*, 64:3, 410-420. DOI: 10.1080/00063657.2017.1368447

- Iglesias de Cuello A. 1981. Atlas Total de la República Argentina. Atlas Físico. Centro Editor de América Latina, Buenos Aires, Argentina. 382 pp.
- Iongh HH, van Weerd M. 2006. The use of avian guilds for the monitoring of tropical forest disturbance by logging. Ed. Tropenbos International. Wageningen. 34 pp.
- Ippi S, Anderson CB, Rozzi R, Elphick CS. 2009. Annual variation of abundance and composition in forest bird assemblages on Navarino Island, Cape Horn Biosphere Reserve, Chile. *Ornitología Neotropical*, 20, 231-245.
- Ivancich H, Martínez Pastur G, Peri PL. 2011a. Modelos forzados y no forzados para el cálculo del índice de sitio en bosques de *Nothofagus antarctica* en Patagonia Sur. *Bosque*, 32, 135- 145.
- Ivancich HS. 2013 Relaciones entre la estructura forestal y el crecimiento del bosque de *Nothofagus antarctica* en gradientes de edad y calidad de sitio. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata.
- Jaksic FM, Jiménez JE. 1986. The conservation status of raptors in Chile. *Birds of prey bulletin*, 3, 95-104.
- Kardong KV. 2006. Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution (No. QL805 K35 2006). Ed. McGraw-Hill. New York.
- Ke A, Sibiya MD, Reynolds C, McCleery RA, Monadjem A, Fletcher RJ. 2018. Landscape heterogeneity shapes taxonomic diversity of non-breeding birds across fragmented savanna landscapes. *Biodiversity and Conservation*, 27(10), 2681-2698.
- Kennedy CM, Campbell Grant EH, Neel MC, Fagan WF, Marra PP. 2011. Landscape matrix mediates occupancy dynamics of Neotropical avian insectivores. *Ecological Applications*, 21(5), 1837-1850.
- King DI, Schlossberg S, Brooks RT, Akresh ME. 2011. Effects of fuel reduction on birds in pitch pine–scrub oak barrens of the United States. *Forest ecology and management*, 261(1), 10-18.
- Klingbeil BT, Willig MR. 2016. Matrix composition and landscape heterogeneity structure multiple dimensions of biodiversity in temperate forest birds. *Biodiversity and conservation*, 25(13), 2687-2708.
- Kreps G, Martínez Pastur G, Peri PL. 2012. Cambio climático en Patagonia Sur: Escenarios futuros en el manejo de los recursos naturales. Ed. Ediciones INTA. Buenos Aires. 100 pp.
- Kusch A, Vidal O, Henríquez JM. 2016. Remoción de matorrales semi-áridos en Magallanes: efectos sobre la composición, estructura y rasgos funcionales de los ensambles de aves. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 44(2), 35-48.
- Lambert FR, Collar NJ. 2002. The future for Sundaic lowland forest birds: long-term effects of commercial logging and fragmentation. *Forktail*, 127-146.
- Lantschner MV, Rusch V. 2007. Impacto de diferentes disturbios antrópicos sobre las comunidades de aves de bosques y matorrales de *Nothofagus antarctica* en el NO Patagónico. *Ecología Austral*, 17(1), 99-112.
- Lemmon PE. 1957. A new instrument for measuring forest overstory density. *J For*, 55, 667-668.
- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Cellini JM, Vukasovic R, Peri PL, Fernández C. 2002. Incorporación de la altura dominante y la calidad de sitio a ecuaciones estándar de volumen para *Nothofagus antarctica* (Forster f.) Oersted. *Bosque*, 23, 5-17.
- Lencinas MV. 2005. Biodiversidad en el bosque productivo de *Nothofagus pumilio* y sus ambientes asociados en Tierra del Fuego. Ph thesis. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.
- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Medina M, Busso C. 2005. Richness and density of birds in timber *Nothofagus pumilio* forests and their unproductive associated environments. *Biodiversity & Conservation*, 14(10), 2299-2320.
- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Gallo E, Moretto A, Busso C, Peri P. 2007. Mitigation of biodiversity loss in *Nothofagus pumilio* managed forests of South Patagonia. En: Understanding biodiversity loss: an overview of forest fragmentation in South America Part III: Landscape ecology for conservation, management and restoration. MJ Pacha, S Luque, L Galetto, L Iverson. Ed. International Association of Landscape Ecology. Grenoble pp. 112–120.

- Lencinas MV, Pastur GM, Anderson CB, Busso C. 2008. The value of timber quality forests for insect conservation on Tierra del Fuego Island compared to associated non-timber quality stands. *Journal of Insect Conservation*, 12(5), 461.
- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Gallo E, Cellini JM. 2009. Alternative silvicultural practices with variable retention improve bird conservation in managed South Patagonian forests. *Forest Ecology and Management*, 258, 472-480.
- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Gallo E, Cellini JM. 2011. Alternative silvicultural practices with variable retention to improve understory plant diversity conservation in southern Patagonian forests. *Forest Ecology and Management*, 262, 1236-1250.
- Lencinas MV, Martinez Pastur G, Cellini JM, Busso C. 2012. Improvement in conservation value of insect communities in South Patagonian forests managed with variable retention. *Frontiers in Biodiversity Studies*. (Thangadurai, D., C. Busso, LG Abarca Arenas & S. Jayabalan, eds.). IK International Publishing House Pvt. Ltd. New Delhi, Bangalore, 118-130.
- Lencinas MV, Martínez Pastur G, Gallo E, Cellini JM. 2014. Decreasing negative impacts of harvesting over insect diversity using variable retention silviculture in southern Patagonian forests. *Journal of Insect Conservation*, 18, 479-495.
- Lencinas MV, Huertas Herrera A, Rosas YM, Benitez J, Soler R, Peri PL, Martínez Pastur G. 2017. Propuesta teórica de estados y transiciones para bosques de ñire (*Nothofagus antarctica*) sometidos a uso ganadero en Tierra del Fuego, Argentina. IX Congreso Internacional de Sistemas Silvopastoriles.
- Lencinas MV, Cellini JM, Benitez J, Peri PL, Martínez Pastur G. 2018. Variable retention forestry conserves habitat of bird species in Patagonian *Nothofagus pumilio* forests. *Annals of Forest Research*, 61(2), 147-160.
- Lende SG. 2018. Destrucción de bosques nativos y deforestación ilegal: el caso argentino (1998-2016). *Papeles de Geografía*, (64), 154-180.
- Li P, Martin T. 1991 Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. *Auk* 108:405-418
- Liira J, Sepp T, Parrest O. 2007. The forest structure and ecosystem quality in conditions of anthropogenic disturbance along productivity gradient. *Forest Ecology and Management*, 250(1-2), 34-46.
- Liljeström M, Fasola L, Valenzuela A, Rey AR, Schiavini A. 2014. Nest predators of flightless steamer-ducks (*Tachyeres pteneres*) and flying steamer-ducks (*Tachyeres patachonicus*). *Waterbirds*, 37(2), 210-215.
- Lindenmayer DB, Burton PJ, Franklin JF. 2012. Salvage logging and its ecological consequences. Ed. Island Press. Washington.
- Lizarralde M, Escobar J. 2000. Mamíferos exóticos en la Tierra del Fuego. *Ciencia Hoy*, 10, 5263.
- Luck GW, Lavorel S, McIntyre S, Lumb K. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology*, 81: 1065–1076.
- Luque S, Martínez Pastur G, Echeverría C, Pacha MJ. 2010. Overview of biodiversity loss in South America: a landscape perspective for sustainable forest management and conservation in temperate forests. En: Li, C., Laforteza, R., Chen, J. (Eds.), *Landscape ecology and forest management: challenges and solutions in a changing globe*, HEP-Springer, Berlin, pp. 352-379.
- Maley BM, Anderson CB, Stodola K, Rosemond AD. 2011. Identificando los depredadores nativos y exóticos sobre los passeriformes que nidifican en el suelo de los bosques subantárticos en el sur de Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 39(1), 51-57.
- Marín M. 2013. Historia natural del Diucón (*Xolmis pyrope*) en Chile central, con énfasis en su biología reproductiva. *Ornitología Neotropical*, 24, 345-357.
- Mariottini Y, Lencinas MV, Massaccesi G, Gallo E, Gamondès I, Larralde L, Martínez Pastur G. 2002. Cambios en la diversidad del sotobosque de *Nothofagus pumilio* debido a la aplicación de una corta de protección a lo largo del gradiente de calidades de sitio. Primer Congreso Chileno de Ciencias Forestales. Santiago, Chile.
- Martin TE. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology* 27: 263–272.

- Martínez Pastur G, Fernández C, Peri P. 1994. Variación de parámetros estructurales y de composición del sotobosque para bosques de *Nothofagus pumilio* en relación a gradientes ambientales indirectos. *Ciencias Forestales*, 9(1-2), 11-22.
- Martínez Pastur G, Peri P, Fernández C, Staffieri G, Lencinas MV. 2002. Changes in understory species diversity during the *Nothofagus pumilio* forest management cycle. *Journal of Forest Research*, 7(3), 165-174.
- Martínez Pastur G, Lencinas MV, Escobar J, Quiroga P, Malmierca L, Lizzaralde M. 2006. Understorey succession in *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego (Argentina) affected by *Castor canadensis*. *Applied Vegetation Science*, 9(1), 143-154.
- Martínez Pastur GJ, Lencinas MV, Gallo E, de Cruz M, Borla ML, Soler R, Anderson CB. 2015. Habitat-specific vegetation and seasonal drivers of bird community structure and function in southern Patagonian forests. *Community Ecology*, 16(1), 55-65.
- Mason WH, de Bello F. 2013. Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science* 24:777-780.
- Mazerolle MJ, Villard MA. 1999. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: A review. *Ecoscience*, 6(1), 117-124.
- McComb WC, Noble RE. 1980. Small mammal and bird use of some unmanaged and managed forest stands in the Mid-South. *Proceedings of the Annual Conference - Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies* 34:482-491.
- McCune B, Mefford MJ. 1999. PC-ORD: multivariate analysis of ecological data; Version 4 for Windows; [User's Guide]. MjM software design.
- McCune B, Grace JB, Urban DL. 2002. *Analysis of ecological communities* (Vol. 28). Glenden Beach, OR: MjM software design.
- McGarigal K, Cushman SA, Ene E. 2012. FRAGSTATS v4: spatial pattern analysis program for categorical and continuous maps Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- McGehee SM, Eitner JC. 2007. Diet of the patagonian Sierra-finch (*Phrygilus patagonicus*) on Navarino island, Chile. *Ornitología Neotropical*, 18, 449-452.
- McGeoch MA. 2007. Insects and bioindication: theory and progress. En: *Insect conservation biology*. AJA Stewart, TR New & OT Lewis. Ed. CABI. Londres pp: 144-174.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 178-185.
- McQuillan P. 1993. *Nothofagus* (Fagaceae) and its invertebrate fauna: an overview and preliminary synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 49, 317-354.
- Menéndez JL, La Rocca SM. 2007. *Primer inventario nacional de bosques nativos: informe regional bosque andino patagónico*. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación.
- Menon T, Sridhar H, Shahabuddin G. 2019. Effects of extractive use on forest birds in Western Himalayas: Role of local and landscape factors. *Forest Ecology and Management*, 448, 457-465.
- Mishra BP, Tripathi OP, Tripathi RS, Pandey HN. 2004. Effects of anthropogenic disturbance on plant diversity and community structure of a sacred grove in Meghalaya, northeast India. *Biodiversity & Conservation*, 13(2), 421-436.
- Mohd-Azlan J, Noske RA, Lawes MJ. 2012. Avian species-assemblage structure and indicator bird species of mangroves in the Australian monsoon tropics. *Emu-Austral Ornithology*, 112(4), 287-297.
- Monteverde M, Piudo L, González-Iltig RE, Provencal MC, Formoso AE, Andrade A. 2019. *Oligoryzomys longicaudatus*. En: SAyDS-SAREM (eds.) *Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción*. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Moore D. 1983. *Flora of Tierra del Fuego*. Ed. Missouri Botanical Garden. Londres. 395 pp.
- Mörtberg UM. 2001. Resident bird species in urban forest remnants; landscape and habitat perspectives. *Landscape ecology*, 16(3), 193-203.

- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867–876.
- Muhamad D, Okubo S, Miyashita T, Takeuchi K. 2013. Effects of habitat type, vegetation structure, and proximity to forests on bird species richness in a forest–agricultural landscape of West Java, Indonesia. *Agroforestry systems*, 87(6), 1247–1260.
- Müller J, Hothorn T, Pretzsch H. 2007. Long-term effects of logging intensity on structures, birds, saproxylic beetles and wood-inhabiting fungi in stands of European beech *Fagus sylvatica* L. *Forest Ecology and Management*, 242(2-3), 297–305.
- Muñoz CE, Ippi SG, Celis Diez JL, Salinas D, Armesto JJ. 2017. Arthropods in the diet of the bird assemblage from a forested rural landscape in northern Chiloé Island, Chile: A quantitative study. *Ornitología Neotropical*, 28, 191–199.
- Nadkarni NM, Schaefer D, Matelson TJ, Solano R. 2004. Biomass and nutrient pools of canopy and terrestrial components in a primary and a secondary montane cloud forest, Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 198, 223–236.
- Newton I. 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biological Conservation*, 70, 265–276.
- Newton I. 1998. *Population limitation in birds*. London: Academic Press Limited.
- Noss RF. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation biology*, 4(4), 355–364.
- Noss R, Cooperrider AY. 1994. Saving nature's legacy. *Defenders of Wildlife*. Ed. Island Press. Washington. 416 pp.
- Novoa FF, Veloso C, López-Calleja MV, Bozinovic F. 1996. Seasonal changes in diet, digestive morphology and digestive efficiency in the rufous-collared sparrow (*Zonotrichia capensis*) in central Chile. *Condor*, 873–876.
- Ojeda VS, Chazarreta ML. 2006. Provisioning of Magellanic Woodpecker (*Campephilus magellanicus*) nestlings with vertebrate prey. *The Wilson Journal of Ornithology*, 118(2), 251–254.
- Ojeda VS, Chazarreta MA, Pozzi CM. 2011. El carpintero gigante: especie clave del bosque andino patagónico. Desde la Patagonia Difundiendo saberes, 8(11), 8–19.
- Ormaechea SG, Peri PL, Molina R, Mayo JP. 2009. Situación y manejo actual del sector ganadero en establecimientos con bosque de ñire (*Nothofagus antarctica*) de Patagonia sur. I Congreso Nacional Sistemas Silvopastoriles.
- Ossa G, Rodríguez-San Pedro A. 2015. *Myotis chiloensis* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammalian Species*, 47(922), 51–56.
- Paquet JY, Vandevyvre X, Delahaye L, Rondeux J. 2006. Bird assemblages in a mixed woodland–farmland landscape: the conservation value of silviculture-dependant open areas in plantation forest. *Forest Ecology and Management*, 227(1-2), 59–70.
- Peña CL, Navidad BM, Bueno JLL. 2015. Determinación del área basimétrica mediante el muestreo angular relascópico. Criterio para la elección del Factor de Proporcionalidad (BAF). *Foresta*, (63), 32–37.
- Peri PL, Martínez Pastur G, Monelos L, Livraghi E, Allogia M, Christiansen R, Sturzenbaum MV. 2005. Sistemas silvopastoriles en bosques nativos de ñire: una estrategia para el desarrollo sustentable en la Patagonia Sur. En: *Dinámicas Mundiales, Integración Regional y Patrimonio en Espacios Periféricos* (1ª edición). Zárate R & Artesi L. Ed. Universidad Nacional de la Patagonia Austral. Río Gallegos pp: 251–259.
- Peri PL, Collado L. 2009. Relevamiento de los bosques nativos de ñire (*Nothofagus antarctica*) de Tierra del Fuego (Argentina) como herramienta para el manejo sustentable. Primera Edición. Ed. Ediciones INTA. Buenos Aires. 54 pp.
- Peri PL, Heinz E, Ferro M, Rial P, Salazar L. 2009. Ordenamiento Territorial de los Bosques Nativos de la provincia de Santa Cruz. Documento elaborado en el marco de la Ley Nacional de N° 26331 sobre Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos y Ley Provincial de adhesión N° 3031. Resoluciones del Consejo Agrario Provincial N° 166/09 y N° 470/09, 24 pp

- Peri PL. 2011. Sistemas silvopastoriles en bosques de *Nothofagus antarctica*. Revisión del conocimiento actual en Patagonia Sur, Argentina. Ciencia e Investigación Forestal, 17 (2), 217-242.
- Peri PL, Ormaechea S. 2013. Relevamiento de los bosques nativos de ñire (*Nothofagus antarctica*) en Santa Cruz: base para su conservación y manejo. Ed. Ediciones INTA. Buenos Aires. 88 pp.
- Peri PL, Lencinas MV, Martínez Pastur G, Lasagno R, Soler R, Bahamonde H. 2014. Red PEBANPA: Parcelas de Ecología y Biodiversidad de ambientes naturales en Patagonia Austral. XXVI Reunión Argentina de Ecología.
- Perkins AJ, Maggs HE, Watson A, Wilson JD. 2011. Adaptive management and targeting of agri-environment schemes does benefit biodiversity: a case study of the corn bunting *Emberiza calandra*. Journal of Applied Ecology, 48(3), 514-522.
- Petchey OL, Gaston KJ. 2002. Extinction and the loss of functional diversity. Proceedings of the Royal Society of London, Series B 269:1721-1727.
- Pielou EC. 1975. Ecological diversity. Ed. Wiley Interscience. New York.
- Pizarro JC, Anderson CB, Rozzi R. 2012. Birds as marine-terrestrial linkages in sub-polar archipelagic systems: avian community composition, function and seasonal dynamics in the Cape Horn Biosphere Reserve (54–55 S), Chile. Polar biology, 35(1), 39-51.
- Polis GA, Power ME, Huxel GR. 2004. Food webs at the landscape level. Ed. University of Chicago Press. Chicago.
- Politi N, Hunter M, Rivera L. 2012. Assessing the effects of selective logging on birds in Neotropical piedmont and cloud montane forests. Biodiversity and Conservation, 21(12), 3131-3155.
- Premoli A. 1991. Morfología y capacidad germinativa en poblaciones de *Nothofagus antarctica* (Forster) Oerst del noroeste andino patagónico. Bosque, 12, 53-59.
- Presti PM, Amico GC, Bravo SP, Cueto VR. 2018. Demography of the Neotropical austral migrant *Elaenia albiceps chilensis* (Tyrannidae) on its breeding grounds: climate and food offer effects. Revista Brasileira de Ornitologia, 26(4), 240-250.
- Prodan M. 1997. Mensura forestal (No. 1). Agroamerica.
- Prugh LR, Hodges KE, Sinclair AR, Brashares JS. 2008. Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105(52), 20770-20775.
- Quinn GP, Keough MJ. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, New York, EE.UU. 537 pp.
- Quinteros P, Hansen N, Kutschker A. 2010. Composición y diversidad del sotobosque de ñire (*Nothofagus antarctica*) en función de la estructura del bosque. Ecología Austral, 20, 225-234.
- Ramírez C, Correa M, Figueroa H, San Martín J. 1985. Variación del hábito y del hábitat de *Nothofagus antarctica* en el centro sur de Chile. Bosque, 6, 55-73.
- Ravazzi G. 2017. El gran libro de las rapaces diurnas. Parkstone International.
- Reid S, Díaz IA, Armesto JJ, Willson MF. 2004. Importance of native bamboo for understory birds in Chilean temperate forests. The Auk, 121, 515–525.
- Reino L, Beja P, Araujo MB, Dray S, Segurado P. 2013. Does local habitat fragmentation affect large-scale distributions? The case of a specialist grassland bird. Diversity and Distributions, 19(4), 423-432.
- Regos A, D'Amen M, Herrando S, Guisan A, Brotons L. 2015. Fire management, climate change and their interacting effects on birds in complex Mediterranean landscapes: dynamic distribution modelling of an early-successional species – the near-threatened Dartford Warbler (*Sylvia undata*). Journal of Ornithology, 156(1), 275-286. <http://dx.doi.org/10.1007/s10336-015-1174-9>.
- Reyes-Arriagada R, Jiménez JE, Rozzi R. 2015. Daily patterns of activity of passerine birds in a Magellanic sub-Antarctic forest at Omora Park (55 S), Cape Horn Biosphere Reserve, Chile. Polar Biology, 38(3), 401-411.
- Robinson WD, Robinson SK. 1999. Effects of selective logging on forest bird populations in a fragmented landscape. Conservation biology, 13(1), 58-66.

- Rodríguez Cabal M, Núñez M, Martínez A. 2008. Quantity vs quality: endemism and protected areas in the temperate forest of South America. *Austral Ecology*, 33, 730–733.
- Rosas YM. 2020. Correlación espacial entre las diferentes estrategias de uso en Patagonia Sur, la provisión de los servicios ecosistémicos y la conservación de la biodiversidad. D. Tesis. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de la Plata, La Plata, Argentina. 236 pp.
- Rozzi R, Martínez D, Willson MF, Sabag C. 1996. Avifauna de los bosques templados de Sudamérica. En: *Ecología de los bosques nativos de Chile*. JJ Armesto, C Villagran & MT Kalin. Ed. Editorial Universitaria. Santiago pp: 135-152.
- Rusch V, Sarasola M, Schlichter T. 2005. Indicadores de biodiversidad en bosques *Nothofagus*. IDIA, 8, 8-14.
- Saab V. 1999. Importance of spatial scale to habitat use by breeding birds in riparian forests: a hierarchical analysis. *Ecological applications*, 9(1), 135-151.
- Saggese MD, Ellis DH, Trejo A, Nelson RW, Quaglia AI, Caballero IC, Ellis CH, Amoros MB. 2019. Avian prey remains at eyries of the Austral Peregrine Falcon (*Falco peregrinus cassini*) in southern Atlantic Argentine Patagonia during the breeding season. *Journal of Raptor Research*, 53(2), 207-211.
- Salgado-Negret B. 2015. La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Ed. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. 236 pp.
- Sánchez J, Lizarralde MS. 2019. *Ctenomys magellanicus*. En: SAyDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Santos T, Teller JL, Carbonell R. 2002. Bird conservation in fragmented Mediterranean forests of Spain: effects of geographical location, habitat and landscape degradation. *Biological Conservation*, 105(1), 113-125.
- Santos Biloni J. 1990. Árboles autóctonos Argentinos. Ed. Tipográfica Editora Argentina. Buenos Aires. 335 pp.
- Schmidt H, Urzúa A. 1982. Transformación y manejo de los bosques de Lenga en Magallanes. Universidad de Chile, Ciencias Agrícolas, Chile. 62 p.
- Schowalter TD. 1990. Invertebrate diversity in old-growth versus regenerating forest canopies. *Northwest Environ. J.* 6, 403–404
- Sekercioglu CH. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in ecology & evolution*, 21(8), 464-471.
- Silveira JM, Barlow J, Louzada J, Moutinho P. 2010. Factors affecting the abundance of leaf litter arthropods in unburned and thrice-burned seasonally-dry Amazonian forests. *PLoS One*, 5(9), e12877.
- Smith-Ramírez C, Armesto JJ. 1998. Nectarivoría y polinización por aves en *Embothrium coccineum* (Proteaceae) en el bosque templado del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71(1), 51-63.
- Smith AC, Fahrig L, Francis CM. 2011. Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography*, 34(1), 103-113.
- Sodhi NS, Peh KSH, Lee TM, Turner IM, Tan HT, Prawiradilaga DM. 2003. Artificial nest and seed predation experiments on tropical southeast Asian islands. *Biodiversity & Conservation*, 12(12), 2415-2433.
- Soler Esteban R. 2011. Regeneración natural de *Nothofagus antarctica* en bosques primarios, secundarios y bajo uso silvopastoril. Tesis
- Soler Esteban R, Martínez Pastur G, Lencinas MV, Borrelli L. 2012. Differential forage use between large native and domestic herbivores in Southern Patagonian *Nothofagus* forests. *Agroforestry Systems*, 85(3), 397-409.
- Stratford JA, Stouffer PC. 2015. Forest fragmentation alters microhabitat availability for Neotropical terrestrial insectivorous birds. *Biological Conservation*, 188, 109-115.

- Sullivan TP, Sullivan DS, Lindgren PMF, Boateng JO. 2002. Influence of conventional and chemical thinning on stand structure and diversity of plant and mammal communities in young lodgepole pine forest. *Forest Ecology and Management* 170:173-187.
- Sullivan J, Burrows C, Dugdale J. 1995. Insect predation of seeds of native New Zealand woody plants in some central South Island localities. *New Zealand Journal of Botany*, 33, 355-364.
- Swenson U, Hill RS, McLoughlin S. 2001. Biogeography of *Nothofagus* supports the sequence of Gondwana break-up. *Taxon*, 50 (4), 1025-1041.
- Szulkin Dolhatz DE. 2017. Estudio de las estructuras de las comunidades de aves asociadas a ñirantales (*Nothofagus antártica*) del centro-oeste de la Provincia de Chubut, Patagonia Argentina, sometidos a diferentes tipos de impacto ambiental. D. Tesis. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina. 298 pp.
- Tartara MA. 2018. Estrategias reproductivas de aves asociadas a ñirantales (*Nothofagus antarctica*) del centro-oeste de Chubut, Patagonia, sometidos a diferentes tipos de impacto ambiental. D. Tesis. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina. 304 pp.
- Taylor BW, Flecker AS, Hall Jr RO. 2006. Loss of a harvested fish species disrupts carbon flow in a diverse tropical river. *Science* 313, 833-836.
- Ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector method for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67, 1167-1179.
- Ter Braak C.J.F., Šmilauer P. 2002. CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Ed. Ithaca (MicrocomputerPower). New York. 500 pp.
- Terraube J, Archaux F, Deconchat M, Van Halder I, Jactel H, Barbaro L. 2016. Forest edges have high conservation value for bird communities in mosaic landscapes. *Ecology and evolution*, 6(15), 5178-5189.
- Teta P, D'Elía G. 2019a. *Abrothrix hirta*. En: SAyDS-SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Teta P, D'Elía G. 2019b. *Abrothrix olivacea*. En: SAyDS-SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Thompson ID, Okabe K, Tylanakis JM, Kumar P, Brockerhoff EG, Schellhorn NA, Parrotta JA, Nasi R. 2011. Forest biodiversity and the delivery of ecosystem goods and services: translating science into policy. *BioScience*, 61, 972-981.
- Toms JD, Lesperance ML. 2003. Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. *Ecology*, 84, 2034-2041.
- Toro Manríquez MD, Ardiles V, Promis Á, Huertas Herrera A, Soler R, Lencinas MV, Martínez Pastur G. 2020. Forest canopy-cover composition and landscape influence on bryophyte communities in *Nothofagus* forests of southern Patagonia. *PloS one*, 15(11), e0232922.
- Tuhkanen S. 1992. The climate of Tierra del Fuego from a vegetation geographical point of view and its ecoclimatic counterparts elsewhere. *Acta Botanica Fennica*, 145, 1-64.
- Uezu A, Metzger JP. 2011. Vanishing bird species in the Atlantic Forest: relative importance of landscape configuration, forest structure and species characteristics. *Biodiversity and Conservation*, 20(14), 3627-3643.
- Vandewalle M, De Bello F, Berg MP, Bolger T, Doledéc S, Dubs F, Feld CK, Harrington PA, Lavorel S, da Silva PM, Moretti M, Niemela J, Santos P, Sattler T, Sousa, JP, Sykes MT, Vanbergen AJ, Woodcock BA. 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2921-2947.
- Veblen TT, Donoso C, Kitzberger T, Rebertus AJ. 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. En: *Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. TT Veblen, RS Hill & J Read. Ed. Yale University Press. Londres pp: 293-353.
- Veblen TT, Kitzberger T, Raffaele E, Lorenz DC. 2003. Fire history and vegetation changes in northern Patagonia, Argentina. En: *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western*

- Americas. TT Veblen, WL Baker, G Montenegro & TW Swetnam. Ed. Springer. New York pp: 265-295.
- Venegas C, Schlatter R. 1999. Efecto de la intervención silvícola en bosques de *Nothofagus pumilio* sobre ensambles avifaunísticos estivales en Tierra del Fuego (Chile). *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Naturales*, 27, 41-50.
- Venegas C. 2000. Avifauna de un bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*) intervenido y de uno no intervenido en Magallanes continental, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Naturales* 28, 101–106.
- Vergara PM, Schlatter RP. 2006. Aggregate retention in two Tierra del Fuego *Nothofagus* forests: short-term effects on bird abundance. *Forest Ecology and Management*, 225(1), 213-224.
- Vergara PM, Fierro A, Alaniz AJ, Carvajal MA, Lizama M, Llanos JL. 2021. Landscape-scale effects of forest degradation on insectivorous birds and invertebrates in austral temperate forests. *Landscape Ecology*, 36(1), 191-208.
- Verschuyt J, Riffell S, Miller D, Wigley TB. 2011. Biodiversity response to intensive biomass production from forest thinning in North American forests—a meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 261(2), 221-232.
- Vettese ES, Villalba R, Orellana Ibáñez IA, Peri PL. 2020. Tree-growth variations of *Nothofagus antarctica* related to climate and land use changes in Southern Patagonia, Argentina. En: *Latin American Dendroecology*. M Pompa-García & JJ Camarero. Ed. Springer. Cham pp: 331-354.
- Vielma A, Medrano F. 2015. Identificación y ecología de los Churretes (*Cinclodes*) de Chile. *La Chiricoca*, 19, 28-35.
- Walankiewicz W, Czeszczewik D, Mitrus C, Bida E. 2002. Snag importance for woodpeckers in deciduous stands of the Białowieża Forest. *Notatki Orn.*, 43, 61–71.
- Weiher E, Freund D, Bunton T, Stefanski A, Lee T, Bentivenga S. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366, 2403–2413.
- Westoby M, Walker B, Noy –Meir I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Rangeland Management*, 42, 266–274.
- Whelan CJ, Wenny DG, Marquis RJ. 2008. Ecosystem services provided by birds. *Annals of the New York academy of sciences*, 1134(1), 25-60.
- Whiles MR, Grubaugh JW. 1996. Importance of coarse woody debris to southern forest herpetofauna. En *Biodiversity and coarse woody debris in southern forests*. Proceedings of the Workshop on Coarse Woody Debris in Southern Forests: Effects on Biodiversity. JW McMin, JrDA Crossley. Ed. Washington DC: USDA Forest Service. (General Technical Report SE-94) pp: 94–100.
- Wilson SM, Carey AB. 2000. Legacy retention versus thinning: influences on small mammals. *Northwest Science* 74(2): 131-145.
- Wunderle Jr JM, Pinto Henriques LM, Willig MR. 2006. Short-Term Responses of Birds to Forest Gaps and Understory: An Assessment of Reduced-Impact Logging in a Lowland Amazon Forest 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 38(2), 235-255.
- Zaccagnini ME, Thompson JJ, Bernardos J, Calamari N, Goijman A, Canavelli, S. 2011. Riqueza, ocupación y roles funcionales potenciales de las aves en relación a los usos de la tierra y la productividad de los agroecosistemas: un ejemplo en la ecorregión pampeana. En: *Valoración de servicios ecosistémicos. Conceptos, herramientas, y aplicaciones para el ordenamiento territorial*. P Laterra, EG Jobbagy & JM Paruelo. Ed. Ediciones INTA. Bueno Aires pp: 185-219.
- Zamorano-Elgueta C, Cayuela L, González-Espinosa M, Lara A, Parra-Vázquez MR. 2012. Impacts of cattle on the South American temperate forests: Challenges for the conservation of the endangered monkey puzzle tree (*Araucaria araucana*) in Chile. *Biological Conservation*, 152, 110-118.
- Zurita GA, Bellocq MI. 2007. Pérdida y fragmentación de la selva Paranaense: efectos sobre las aves rapaces diurnas. *El Hornero*, 22(2), 141-147.

Apéndice I

Extracto resumido de estados teóricos en un Modelo de Estados y Transiciones para el bosque de ñire (*Nothofagus antactica*) de Tierra del Fuego, resaltando la influencia la intervención forestal como factor generador de cambio.

E1. Bosque bajo dinámica de procesos naturales	E1.1. Tipo vegetacional estable	E1.1.1. Bosques coetáneos	E1.1.1.1. Crecimiento óptimo inicial	
			E1.1.1.2. Crecimiento óptimo final	
			E1.1.1.3. Envejecimiento	
			E1.1.1.4. Desmoronamiento	
	E1.1. Tipo vegetacional estable	E1.1.2. Bosques no coetáneos	E1.1.2.1. Bimodales	E1.1.2.1.a. Bimodales de edad inicial
				E1.1.2.1.b. Bimodales de edad avanzada
				E1.1.2.1.c. Bimodales con desplazamiento del envejecimiento
				E1.1.2.1.d. Bimodales con desplazamiento del desmoronamiento
			E1.1.2.2. Disetáneos	
		E1.1.3. Bosques en regeneración	E1.1.3.1. Establecimiento de la regeneración	
			E1.1.3.2. Regeneración inicial (<1.3 m)	
	E1.2. Tipo vegetacional no estable	E1.2.1. Ecotono ñire-turbal	E1.2.1.1. Bosque alto con sotobosque de turbal	
			E1.2.1.2. Regeneración y/o arbustal de ñire sobre turbal	
		E1.2.2. Ecotono ñire-pastizal de altura	E1.2.2.1. Bosque erecto de altura	E1.2.2.1.a. Bosque erecto de ñire en altura
				E1.2.2.1.b. Mezcla de bosque erecto lenga/ñire
			E1.2.2.2. Bosque achaparrado	E1.2.2.2.a. Bosque achaparrado de ñire
				E1.2.2.2.b. Mezcla de bosque achaparrado lenga/ñire
			E1.2.2.3. Regeneración sobre pastizal de altura	
			E1.2.3.1. Ecotono ñire y arbustal	

E2.Bosque bajo dinámica de impactos antrópicos directos o indirectos	E2.1.Tipo vegetacional estable con intervención forestal	E1.2.3. Ecotono ñire y ambientes abiertos	E1.2.3.2. Bosque abierto de ñire en arbustal		
			E1.2.3.3. Ecotono ñire y pastizal		
			E1.2.3.4. Bosque abierto de ñire en pastizal		
			E1.2.4. Ecotono ñire y otros <i>Nothofagus</i>	E1.2.4.1. Mezcla de bosque lenga/ñire	
		E1.2.4.2. Mezcla de bosque guindo/ñire			
		E2.1.1. Intervenciones forestales que no requieren regeneración para recuperar el cerramiento del dosel del bosque intervenido	E2.1.1.1. En bosques coetáneos	E2.1.1.1.a. Intervenciones suaves	
				E2.1.1.1.b. Intervenciones fuertes	
			E2.1.1.2. En bosques no coetáneos	E2.1.1.2.a. Intervenciones suaves	
				E2.1.1.2.b. Intervenciones fuertes	
		E2.1.2. Intervenciones forestales que requieren regeneración para recuperar el dosel	E2.1.2.1. Rodales sin procesos de regeneración natural		
			E2.1.2.2. Rodales en proceso inicial de regeneración natural		
			E2.1.2.3. Rodales en proceso avanzado de regeneración natural		
			E2.1.2.4. Rodales con regeneración asistida		

La descripción de los mencionados estados es la siguiente:

E1. Bosque bajo dinámica de procesos naturales: bosques de ñire que se desarrollan espontáneamente sin la influencia directa o indirecta de las actividades económicas del hombre a escala local, pudiendo estar influidos por fenómenos a escala global (e.g. cambio climático o contaminaciones desde la atmósfera). Incluyen todas las situaciones de sucesión y dinámica natural que ocurren en Tierra del Fuego.

E1.1. Tipo vegetacional estable: subtipos que seguirán siendo bosques de ñire luego de cambiar de un estado a otro, y que se encuentran a altitudes <400 m.s.n.m.

E1.1.1. Bosques coetáneos: más de 70% del área basal (AB) corresponde a una fase de crecimiento determinada.

E1.1.1.1. Crecimiento óptimo inicial: árboles <40 años, con corteza lisa y sin rajaduras a lo largo del fuste, y con alturas mayores a 1,3 m.

E1.1.1.2. Crecimiento óptimo final: árboles con entre 40-100 años, corteza lisa y presencia de rajaduras en la base o a lo largo del fuste.

E1.1.1.3. Envejecimiento: árboles con entre 100-150 años, corteza con presencia de rajaduras a lo largo de todo el fuste y copa vigorosa sin presencia de decaimiento generalizado.

E1.1.1.4. Desmoronamiento: árboles >150 años, con corteza con presencia de rajaduras y placas a lo largo de todo el fuste y evidentes signos de decaimiento de vigor en la copa.

E1.1.2. Bosques no coetáneos: <70% del AB corresponde a una fase de crecimiento determinada.

E1.1.2.1. Bimodales: bosques donde dos fases de crecimiento suman >70% del AB.

E1.1.2.1.a. Bimodales de edad inicial: las fases que predominan son los crecimientos óptimos (inicial y final).

E1.1.1.2.1.b. Bimodales de edad avanzada: las fases que predominan son el envejecimiento y el desmoronamiento.

E1.1.2.1.c. Bimodales con desplazamiento del envejecimiento: las fases predominantes son el envejecimiento y el crecimiento óptimo (inicial o final).

E1.1.2.1.d. Bimodales con desplazamiento del desmoronamiento: las fases predominantes son el desmoronamiento y el crecimiento óptimo (inicial o final).

E1.1.2.2. Disetáneos: bosques donde la suma de las dos fases de crecimiento más abundantes representan <70% del AB.

E1.1.3. Bosques en regeneración: con presencia de árboles muertos por ontogenia, o efectos del ambiente (ej. cambio climático) y que comenzaron con un proceso de regeneración natural.

E1.1.3.1. Establecimiento de la regeneración: con abundante regeneración natural que se confunde con el sotobosque, muchas veces con crecimiento rastrero y que ocupa <30% de la superficie del bosque.

E1.1.3.2. Regeneración inicial (<1.3 m): con abundante regeneración natural que sobrepasa al sotobosque y se diferencia del mismo, con crecimiento en altura evidente, y que ocupa >30% de la superficie del bosque.

E1.2. Tipo vegetacional no estable: subtipos que cambiarán a otro tipo vegetacional distinto luego de cambiar de un estado a otro.

E1.2.1. Ecotono ñire-turbal: Se entiende como aquellos ambientes de contacto entre bosques o matorrales de ñire y turbales (e.g. *Sphagnum* o *Astelia*).

E1.2.1.1. Bosque alto con sotobosque de turbal: presentan un avance de la turba en el sotobosque llevando a la potencial desaparición del bosque (transición de bosque a turbal).

E1.2.1.2. Regeneración y/o arbustal de ñire sobre turbal: presentan un avance del bosque del ñire en el mismo (transición de turbal a bosque).

E1.2.2. Ecotono ñire-pastizal de altura: bosques o ambientes de contacto entre bosques o matorrales de ñire y pastizales de altura (e.g. >400 m.s.n.m).

E1.2.2.1. Bosques erectos de altura: bosques transicionales que ocurren en ambientes de contacto entre el bosque de lenga de altura y los bosques achaparrados, usualmente con fustes torcidos en sus bases.

E1.2.2.1.a. Bosques erectos de ñire en altura: >80% del AB corresponde a ñire, y el resto usualmente a lenga (*Nothofagus pumilio*).

E1.2.2.1.b. Mezcla de bosques erectos lenga/ñire: el ñire es la especie dominante pero ocupa <80% del AB y el resto corresponde a lenga.

E1.2.2.2. Bosque achaparrado: ocurren en ambientes de contacto con los pastizales de altura que no superan los 1.5 m de altura debido a limitantes climáticas (e.g. temperatura, congelamiento del suelo y exposición al viento).

E1.2.2.2.a. Bosque achaparrado de ñire: >80% de los pies o individuos corresponden a ñire, y el resto usualmente a lenga.

E1.2.2.2.b. Mezcla de bosque achaparrado lenga/ñire: el ñire es la especie dominante pero presenta <80% de los pies o individuos, y el resto corresponde a lenga.

E1.2.2.3. Regeneración sobre pastizal de altura: pastizales de altura que presentan un avance del bosque del ñire en el mismo (transición de pastizal a bosque achaparrado).

E1.2.3. Ecotono ñire y ambientes abiertos: bosques o ambientes de contacto entre bosques o matorrales de ñire y pastizales y/o arbustales (parches >1 ha) que ocurren a altitudes <400 m.s.n.m.

E1.2.3.1. Ecotono ñire y arbustal: presentan un avance sobre el arbustal con presencia de regeneración y árboles en fases de crecimiento tempranas (transición de arbustal a bosque).

E1.2.3.2. Bosque abierto de ñire en arbustal: presentan un avance del arbustal en el sotobosque llevando a la potencial desaparición del mismo, donde los árboles remanentes pertenecen a fases de crecimiento tardías (transición de bosque a arbustal).

E1.2.3.3. Ecotono ñire y pastizal: presentan un avance sobre el pastizal con presencia de regeneración y árboles en fases de crecimiento tempranas (transición de pastizal a bosque).

E1.2.3.4. Bosque abierto de ñire en pastizal: presentan un avance del pastizal en el sotobosque llevando a la potencial desaparición paulatina del mismo, con una mayor presencia de especies de los espacios abiertos (>30% de la cobertura del sotobosque de especies no propias del bosque).

primario) donde los árboles remanentes pertenecen a fases de crecimiento tardías (transición de bosque a pastizal).

E1.2.4. Ecotono ñire y otros Nothofagus: ambientes de contacto entre bosques de ñire y otros tipos forestales.

E1.2.4.1. Mezcla de bosque lenga/ñire: presentan un avance del bosque de lenga, y que lleva a la desaparición del mismo (transición de bosque de ñire a bosque de lenga).

E1.2.4.2. Mezcla de bosque guindo/ñire: presentan un avance del bosque de guindo, y que lleva a la desaparición del mismo (transición de bosque de ñire a bosque de guindo).

E2. Bosque bajo dinámica de impactos antrópicos directos o indirectos: bosques de ñire que desarrollan espontáneamente o artificialmente, con la influencia directa o indirecta de actividades antrópicas a escala local. Considera todas las situaciones de sucesión y/o dinámica que ocurren en Tierra del Fuego, incluyendo los impactos debidos a la introducción de especies exóticas con o sin fines económicos.

E2.1. Tipo vegetacional estable con intervención forestal: ñirantales que presentan cambios en la estructura forestal o en los componentes leñosos del bosque (e.g. residuos y árboles muertos) debido a intervenciones forestales (raleos, podas, cosecha o retiro de leña).

E2.1.1. Intervenciones forestales que no requieren regeneración para recuperar el cerramiento del dosel del bosque intervenido: el cerramiento se logra a partir de la expansión de la copa de los árboles remanentes.

E2.1.1.1. En bosques coetáneos:

E2.1.1.1.a. Intervenciones suaves: alteran <40% de la cobertura forestal original.

E2.1.1.1.b. Intervenciones fuertes: alteran >40% de la cobertura forestal original.

E2.1.1.2. Intervenciones forestales en bosques no coetáneos:

E2.1.1.2.a. Intervenciones suaves: alteran <40% de la cobertura forestal original.

E2.1.1.2.b. Intervenciones fuertes: alteran >40% de la cobertura forestal original.

E2.1.2. Intervenciones forestales que requieren regeneración para recuperar el dosel: intervenciones forestales muy fuertes (<25% de la cobertura forestal original) en bosques coetáneos y no coetáneos, que requerirán del establecimiento de la regeneración para generar un nuevo dosel forestal.

E2.1.2.1. Rodales sin procesos de regeneración natural: bosques aprovechados donde no se observa regeneración natural o la misma es incipiente (<1000 plántulas.ha-1).

E2.1.2.2. Rodales en proceso inicial de regeneración natural: se observa regeneración natural que ocupa <30% de la superficie del bosque.

E2.1.2.3. Rodales en proceso avanzado de regeneración natural: se observa abundante regeneración natural que ocupa >30% de la superficie del bosque.

E2.1.2.4. Rodales con regeneración asistida: se observan plantaciones o regeneración asistida (e.g. protecciones) instaladas para regenerar los rodales junto con la regeneración natural o sin ella.

Apéndice II

Densidad de especies de aves (ind/ha) por tratamiento identificadas en bosques de *N. antartica* de Tierra del Fuego.

Especie	Muy Cerrado	Cerrado	Abierto	Muy Abierto
<i>Anairetes parulus</i>	0,04	0,00	0,11	0,37
<i>Aphrastura spinicauda</i>	3,15	2,31	2,17	0,70
<i>Cinclodes fuscus</i>	0,00	0,02	0,09	0,11
<i>Curaeus curaeus</i>	0,11	0,00	0,07	0,04
<i>Elaenia albiceps</i>	2,65	1,45	1,25	0,98
<i>Phrygilus patagonicus</i>	0,14	0,11	0,11	0,26
<i>Pygarrhichas albogularis</i>	0,35	0,26	0,20	0,01
<i>Spinus barbatus</i>	0,35	0,80	1,70	0,57
<i>Tachycineta leucopyga</i>	0,00	0,65	0,49	1,17
<i>Troglodytes aedon</i>	0,42	0,30	0,88	0,65
<i>Turdus falcklandii</i>	0,21	0,06	0,11	0,23
<i>Xolmis pyrope</i>	0,00	0,00	0,13	0,15
<i>Zonotrichia capensis</i>	0,14	0,04	0,67	0,77