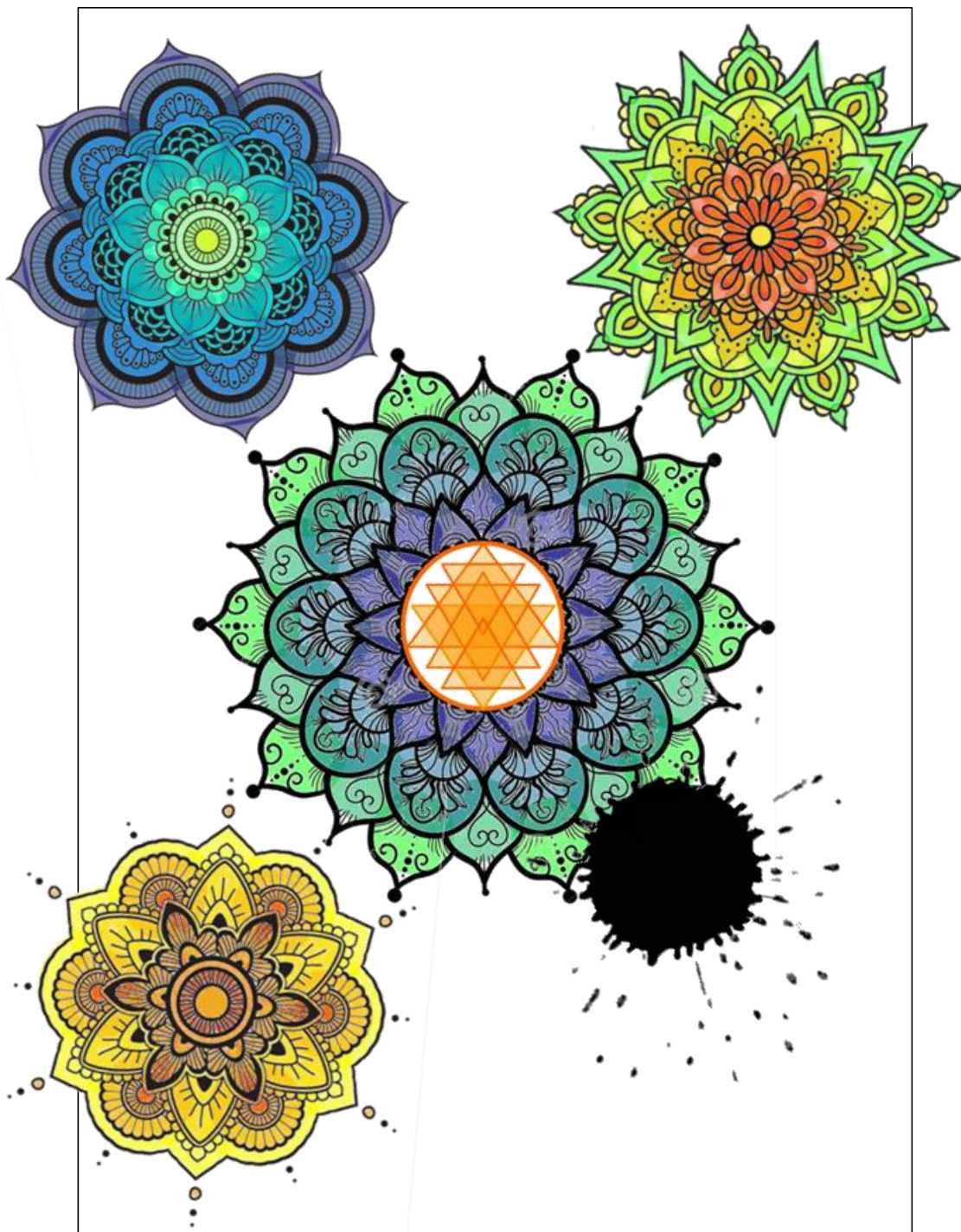


**CAMBIOS EN LOS ENSAMBLES Y POBLACIONES DE AVES
ANTE LA PRESENCIA DEL VISÓN AMERICANO *NEOVISON VISON*
EN LAGOS DEL NORTE DE LA PATAGONIA ANDINA**

Trabajo de tesis doctoral
LIC. JUAN MANUEL GIRINI



Directores Dr. Diego Montalti y Dr. Salvador Peris Álvarez



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Año 2017



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

**CAMBIOS EN LOS ENSAMBLES Y POBLACIONES DE AVES
ANTE LA PRESENCIA DEL VISÓN AMERICANO *NEOVISON VISON*
EN LAGOS DEL NORTE DE LA PATAGONIA ANDINA**

Trabajo de tesis doctoral

LIC. JUAN MANUEL GIRINI

Directores

Dr. Diego Montalti y Dr. Salvador Peris Álvarez

Año 2018

*... se retiraron a la soledad, a los bosques y a las montañas, para meditar allí sobre el orden de la naturaleza y observar sus innumerables manifestaciones. J Needham, sobre los antiguos filósofos taoístas, en *Science and Civilization in China*, vol. 2 (1956).*

*Descubrí el secreto del mar meditando sobre una gota de rocío. Khalil Gibran, en *Dichos Espirituales*.*

*Dios es una esfera infinita cuyo centro se halla en todas partes y la circunferencia en ninguna. Segunda sentencia de *El Libro de los Veinticuatro Filósofos* (s. XII).*

El Tao es la Totalidad Creadora manifestada en la Unidad que se oculta en la diversidad. Proverbio taoísta.

Dedicatoria y agradecimientos

¿A dónde comienza y a dónde termina el mérito personal cuando las actitudes, decisiones y acciones que me llevaron a finalizar de forma satisfactoria esta tesis doctoral, fueron influenciadas por tantos factores y actores? Me conmueve y estremece la historia de este proceso, no por la valentía y la voluntad necesarias para abordarlo, sino por la trama de relaciones en la que me encontré inmerso.

Agradezco profundamente a mi familia: mi vieja Bibi, mi viejo Pepe, y a mis hermanos Pablo, Mariano y Rocío. Durante el transcurso de la tesis me ayudaron, apoyaron, acompañaron y contuvieron. También me siguieron queriendo a pesar de que los “viajes de campaña” me hayan hecho sacrificar los irrepetibles momentos de sus propios proyectos de vida. A todos ustedes y a sus familias, queridos hermanos –i.e., Belén y Pedro, Vicki, Manu y Sancho–, les agradezco y dedico estas páginas.

Nada de esto hubiera sido posible sin la confianza, la paciencia y el soporte académico de mis directores, Diego Montalti y Salvador Peris. Tampoco olvido a Carlos Darrieu, que me dirigió el primer año de mi tesis. Con sus conocimientos, experiencias y trayectorias, supieron darme consejos fundamentales para emprender la investigación, sin quitarme la libertad necesaria para formular hipótesis, diseñar observaciones y experimentos, y comunicar los resultados y conclusiones. A ustedes debo gran parte de la madurez alcanzada, muchísimas gracias también.

Agradezco el acompañamiento incondicional de mis más cercanos amigos: Axel, Facu, Marijo, Anita y Emma. A pesar de transitar sus propios proyectos de vida con la misma intensidad con la que yo transité esta tesis, estuvieron mucho más pendientes de mí que lo que yo estuve de ellos. Nunca olvidaron la esencia de nuestra amistad, y aunque no pueda saldar la deuda de su generosidad con ello, a ustedes les dedico también este trabajo. Los miembros de la Sección también se volvieron mis amigos, y en la convivencia del trabajo cotidiano en el gabinete, me acompañaron durante momentos significativos de mi vida.

La tesis formó parte de un proceso de maduración mucho más grande, y hay dos personas hermosas que padecieron mi pasión por la investigación y me ayudaron a encontrar las preguntas fundamentales de mi vida. Luchi y Mica, al ver el camino que recorrimos juntos, agradezco con todo mi corazón habérmelas encontrado en dos de los

momentos más intensos de este proceso: al comenzar la tesis y al finalizarla, respectivamente.

Dos profesores de la facultad me inspiraron avidez por comprender “esa cosa llamada ciencia”. Primero Jorge Crisci, que con su riqueza cultural, claridad comunicacional y reflexiones profundas, estimuló mi creatividad y actitud científica. Luego, la actitud filosófica y el espíritu crítico se pusieron en juego con las observaciones de Gisela Lamas, cuyas calidez humana, apertura de mente y agudeza racional fueron fundamentales para replantear mis búsquedas científicas, filosóficas y personales.

Durante las campañas de muestreo, distintas personas fueron muy importantes para hacer este estudio. Javier Sanguinetti me orientó y contuvo como un director informal del proyecto. Sebastián Di Martino y Horacio Matarasso me albergaron en sus casas, volviéndome parte de sus vidas como un íntimo amigo. El Club de Observadores de Aves “Cauquén Real” también me recibió en mis incontables visitas a San Martín de Los Andes, siendo María Rosa Maestretti y Alberta Zwaal las que más me padecieron como inesperado visitante y comensal.

Muchos guardaparques, brigadistas y pobladores del Parque Nacional Lanín y alrededores también me ayudaron durante el trabajo de campo. Aunque son muchos los personajes que debería mencionar y hoy forman parte de la camaradería que me encuentro por la zona, al hacerme parte de sus hogares y familias hago una mención especial para Facundo Alcalde y Yael Meyevobsky, Nino Panciotto y Sebastián Ceballos, Adrián Daros y Julia Delgado, Florencia Pautasso y Darío Barroso, Javier Mestres, Nicolás Cayunil y Eusebio Calfú, Celeste Prieto, Esteban Sáez, Diego Ortega y Liana López, y Nora Fernández Beschtedt y José Luis González.

Otras personas fundamentales que me encontré en este proceso y fueron fundamentales para el trabajo de campo y de gabinete, son los voluntarios y amigos Clarita Trofino, Coki Villanova, Bianca Cortese, Shani Berra, Nico Carro, Juli Vigliano y Jazmín Torres. Asimismo, el apoyo de Germán “El Colo” Moreira en la identificación de micromamíferos fue fundamental para describir y descubrir los misterios de la dieta del Visón. Doy las gracias también a otros amigos incondicionales que estuvieron presentes desde la distancia: Jorge Cerasale y María Teresa Iglesias.

Agradezco a la Fundación Rufford por la financiación ofrecida para comprender el problema que suponía mi sistema de estudio. Por último, doy gracias y espero honrar con este trabajo a las instituciones estatales que me permitieron transitar este camino: la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM) de la Universidad Nacional de La

Plata; el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas; y el Parque Nacional Lanín y la Delegación Regional Patagonia de la Administración de Parques Nacionales. Al final, todo esto también se lo debo los empleados públicos que se encargan de garantizar la educación, la investigación científica y el cuidado de la naturaleza en Argentina. Hago una mención especial para la Secretaría de Posgrado de la FCNyM, que respondió mis inquietudes y me atendió con excelente predisposición hasta la entrega del manuscrito; y agradezco profundamente a los jurados de esta tesis, los Doctores Agustín Abba, Juan Pablo Isacch y Sergio Zalba, que con sus agudas observaciones, sugerencias y críticas, me ayudaron a seguir creciendo hasta la consumación de mi doctorado.

Índice

Resumen	1
Abstract	5
Capítulo 1. Introducción	8
EL CAMBIO AMBIENTAL GLOBAL, LA CRISIS ECOLÓGICA Y LOS PROBLEMAS DE CONSERVACIÓN.....	8
LAS INVASIONES BIOLÓGICAS POR ESPECIES EXÓTICAS, LA PÉRDIDA DE BIODIVERSIDAD Y LOS PROBLEMAS DE CONSERVACIÓN EN LAS AVES.....	12
EL VISÓN AMERICANO, UN CARNÍVORO EXÓTICO INVASOR QUE AMENAZA A LAS AVES DE LA PATAGONIA ANDINA.....	16
OBJETIVOS.....	23
Capítulo 2. Antecedentes generales	25
LAS AVES DEL SUR DE SUDAMÉRICA Y DEL NORTE DE LA PATAGONIA ANDINA.....	25
<i>Los bosques de la Patagonia andina</i>	25
<i>Los humedales de la Patagonia andina</i>	30
<i>Las aves de los humedales del norte de la Patagonia andina</i>	32
<i>Las aves de los bosques del norte de la Patagonia andina</i>	35
<i>Breve historia de la avifauna del norte de la Patagonia andina</i>	37
EL VISÓN AMERICANO, UN DEPREDADOR EXÓTICO INVASOR EN LA PATAGONIA.....	40
<i>Las invasiones biológicas por especies exóticas</i>	40
<i>Generalidades del Visón Americano</i>	41
<i>Brevísima historia del Visón Americano en la Patagonia</i>	42
<i>Ecología trófica del Visón Americano e impacto sobre las presas nativas</i>	45
ASOCIACIONES ENTRE LAS AVES Y SU HÁBITAT.....	49
<i>Definiciones de trabajo</i>	49
<i>Asociaciones entre las aves y su hábitat en ambientes acuáticos</i>	54
<i>Asociaciones entre las aves y su hábitat en bosques templados</i>	56
Capítulo 3. Generalidades de la metodología	59
GENERALIDADES DEL DISEÑO DE ESTUDIO.....	59
<i>La biología funcional y la ecología de las invasiones biológicas</i>	59
<i>El estudio del impacto de un depredador exótico sobre la biodiversidad</i>	60
<i>Estudios experimentales y observacionales en ecología de invasiones</i>	61

<i>Un estudio integrado, con observaciones sin manipulación y análisis de dieta, para evaluar el impacto del Visón sobre las aves nativas del norte de la Patagonia andina.</i>	65
GENERALIDADES DEL ÁREA DE ESTUDIO.	67
<i>El ambiente físico del Parque Nacional Lanín.</i>	67
<i>Los bosques del Parque Nacional Lanín.</i>	69
<i>Los humedales del Parque Nacional Lanín.</i>	69
<i>La avifauna del Parque Nacional Lanín.</i>	70
<i>El Visón Americano en el Parque Nacional Lanín.</i>	71
<i>Sitios de estudio.</i>	73
GENERALIDADES DEL ANÁLISIS DE DATOS.	77
<i>Uso de modelos para evaluar el impacto del Visón sobre las aves nativas.</i>	77
<i>Uso de modelos para explicar (no predecir) los patrones de uso de hábitat de las aves.</i>	79
<i>Un enfoque holístico con múltiples hipótesis para explicar el uso de hábitat de las aves.</i>	82
<i>La prueba de hipótesis y la teoría de la información para el análisis de datos.</i> . .	84
<i>Uso del enfoque de la teoría de la información para el análisis de los datos empíricos.</i>	91
HIPÓTESIS AUXILIARES.	92
<i>La latitud no afecta la ocurrencia y la riqueza de aves en el Parque Nacional Lanín.</i>	92
<i>Los patrones geográficos de abundancia de los carnívoros nativos no afectan los patrones de uso de hábitat de las aves en el Parque Nacional Lanín.</i>	93
<i>La erupción del complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle (2011) no afecta a las aves en el sur del Parque Nacional Lanín.</i>	95
<i>La sementera de Pehuén y Caña Colihue (2013) no afectó a las aves del bosque en el norte del Parque Nacional Lanín.</i>	98
SÍNTESIS.	100
Capítulo 4. Las aves y la dieta del Visón Americano en un área protegida del norte de la Patagonia andina: dilemas para la conservación de las comunidades nativas en los bosques patagónicos.	101
METODOLOGÍA.	104

<i>Área de estudio</i>	104
<i>Muestreo de Visón y recolección de fecas</i>	106
<i>Muestreo de aves acuáticas</i>	107
<i>Análisis de laboratorio</i>	108
<i>Análisis de datos</i>	110
RESULTADOS.....	113
<i>Descripción de la dieta</i>	113
<i>Relaciones entre la abundancia de aves acuáticas y la importancia de distintas categorías de presa del Visón Americano</i>	116
DISCUSIÓN.....	119
<i>Las aves del Parque Nacional Lanín en la dieta del Visón Americano</i>	119
<i>La variedad taxonómica de aves en la dieta del Visón</i>	122
<i>La variedad ecológica de presas del Visón</i>	125
<i>La dieta del Visón y la disponibilidad de aves acuáticas</i>	127
<i>Conclusiones: dilemas para la conservación de las comunidades nativas</i>	129
Capítulo 5. Uso de hábitat por aves terrestres en bosques riparios del norte de la Patagonia andina invadidos por el Visón Americano	131
METODOLOGÍA.....	134
<i>Área de estudio</i>	134
<i>Especies focales</i>	136
<i>Muestreo de aves terrestres del bosque</i>	139
<i>Muestreo de Visón Americano</i>	140
<i>Muestreo de vegetación del bosque</i>	142
<i>Análisis de datos</i>	143
RESULTADOS.....	147
<i>Variación espacial en la estructura de la vegetación del bosque ripario</i>	147
<i>Efectos de borde sobre las aves terrestres con relación a la vegetación del bosque ripario</i>	149
<i>Efectos del Visón Americano y de la vegetación sobre las aves terrestres</i>	150
DISCUSIÓN.....	152
<i>Efectos de borde en la vegetación de los bosques riparios</i>	152
<i>Efectos de borde y patrones en el uso de los bosques riparios por las aves terrestres</i>	156

<i>La heterogeneidad de la vegetación en el bosque ripario y las aves terrestres. .</i>	161
<i>¿Efectos del Visón Americano sobre las aves terrestres del norte de la Patagonia andina?.....</i>	162
<i>Conclusiones: viejas hipótesis para explicar nuevos patrones.....</i>	163
Capítulo 6. ¿Cambios en los ensamblajes y poblaciones de aves acuáticas ante la presencia del Visón Americano en un Parque Nacional del norte de la Patagonia andina, Argentina?.....	164
METODOLOGÍA.....	165
<i>Área de estudio.....</i>	165
<i>Especies focales.....</i>	165
<i>Muestreo de aves acuáticas.....</i>	169
<i>Muestreo de Visón Americano.....</i>	170
<i>Estimación de otras variables ambientales.....</i>	170
<i>Análisis de datos.....</i>	171
RESULTADOS.....	175
<i>Efectos del Visón sobre la composición de los ensamblajes de aves.....</i>	178
<i>Efectos del Visón sobre los ensamblajes y poblaciones de aves.....</i>	179
DISCUSIÓN.....	182
<i>Las aves acuáticas del norte de la Patagonia andina.....</i>	182
<i>Impacto ecológico del Visón sobre las aves acuáticas.....</i>	183
<i>Implicancias para la conservación de aves acuáticas y el manejo del Visó.....</i>	188
Capítulo 7. Conclusiones generales.....	192
CONCLUSIONES EMPÍRICAS E IMPLICANCIAS DE CONSERVACIÓN Y DE MANEJO. . . .	192
IMPLICANCIAS TEÓRICAS Y EPISTÉMICAS.....	194
<i>Para evaluar el impacto de un depredador exótico sobre sus presas, cada tipo de enfoque es útil en una etapa particular del proceso de comprensión del problema científico.....</i>	194
<i>El materialismo dialéctico y la teoría de la construcción de nicho permiten comprender las interacciones ecológicas entre los depredadores exóticos y sus presas.....</i>	195
PRÓXIMOS PASOS.....	196
Referencias bibliográficas.....	197
Apéndice A.....	229

Apéndice B	233
Apéndice C	234
Apéndice D	239

Resumen

Las invasiones biológicas por especies exóticas forman parte del cambio ambiental global y representan una de las principales causas de pérdida de biodiversidad. A su vez, las aves constituyen uno de los grupos de vertebrados más afectado por este tipo de cambio, principalmente por mamíferos depredadores exóticos. El Visón Americano *Neovison vison* es un mustélido nativo de Norteamérica, tiene hábitos semiacuáticos y una dieta generalista, y fue introducido en distintas regiones del mundo donde impactó en los ensambles y poblaciones de aves acuáticas y terrestres. En el sur de Sudamérica es el carnívoro exótico asilvestrado con la distribución más extensa, ha invadido la mayor parte de la Patagonia andina, y en Argentina el frente norte de invasión se encuentra en el sur de Neuquén, ocupando la mayor parte del Parque Nacional (PN) Lanín. Aunque representa una amenaza para la biodiversidad nativa de Patagonia, son pocos los estudios que han evaluado su impacto sobre sus presas en la región y se necesitan nuevas investigaciones para comprender su ecología y respaldar decisiones de manejo. El objetivo general de este trabajo de tesis doctoral fue evaluar el impacto del Visón sobre las aves en el norte de la Patagonia andina. La hipótesis científica fue: Mediante la depredación, el Visón ejerce un efecto ecológico perjudicial sobre las aves terrestres y acuáticas nativas de la Patagonia andina. Para contrastarla, se realizó un estudio de dieta complementado con un estudio observacional que comparó ensambles y poblaciones de aves terrestres y acuáticas entre lagos del PN Lanín con distinta abundancia de visones. El objetivo específico del estudio de dieta fue describir la variedad taxonómica y ecológica de presas, identificando al menor nivel taxonómico posible las aves. El objetivo específico del estudio observacional fue evaluar el efecto ecológico de la depredación de visones sobre ensambles y poblaciones de aves acuáticas y terrestres.

El estudio se llevó a cabo durante la primavera y verano australes de los años 2013-14, 2014-15 y 2015-16, en siete lagos pequeños y medianos del PN Lanín con distintas abundancias de Visón: Lagos Pulmarí, Rucachoroi y Quillén, sin visones; laguna Huaca Mamuil y lagos Curruhué Chico, Queñi y Filo Hua Hum, con visones. Se muestrearon aves terrestres y acuáticas mediante transectas lineales ubicadas de forma aleatoria sistemática en costas transitables. Se estimó la abundancia relativa de visones mediante muestreos indirectos y búsquedas de signos en secciones continuas de costa transitable.

Para estudiar la dieta del Visón se recolectaron y analizaron 352 heces en total; los restos no digeridos se asignaron a siete categorías taxonómicas principales, y las aves se identificaron al menor nivel taxonómico posible mediante características microscópicas y macroscópicas de las plumas; los restos de todas las presas se asignaron a distintos gremios según el uso del espacio, y los restos de aves se asignaron a distintos gremios según el ambiente de nidificación y alimentación. Los taxones más consumidos fueron mamíferos –principalmente roedores cricétidos–, insectos –principalmente ninfas de odonatos– y aves. El taxón de aves más importante en la dieta de los visones correspondió a las gallaretas *Fulica armillata*, seguido por Passeriformes, Anatidae y Podicipedidae. El Visón consumió todos los gremios de presas que pueden observarse en el ecotono ripario y las presas acuáticas fueron más importantes que las terrestres. A su vez, consumió todos los gremios de aves que pueden observarse en el ecotono ripario, y el gremio de aves que nidifican y se alimentan en el agua fue el más importante. Relaciones entre la importancia de las principales categorías taxonómicas de presa y las abundancias de aves acuáticas y visones, muestran que insectos, ranas y lagartijas son más depredados cuando la abundancia de aves acuáticas es menor y la de visones es mayor, sugiriendo que en aquellos sitios donde este depredador exótico ha impactado sobre el ensamble de aves acuáticas, podría verse forzado a cambiar de dieta y a consumir tipos de presa menos provechosas, tales como insectos –que son poco digeribles– o ranas y lagartijas, que ofrecen menos recompensa energética por tiempo de manipulación.

Al evaluar el efecto del Visón sobre las aves terrestres, se tuvieron en cuenta el efecto de borde a lo largo del ecotono ripario y las asociaciones de las aves con la estructura de la vegetación. Las especies focales fueron: *Pterotochos tarnii*, *Scelorchilus rubecula*, *Scytalopus magellanicus*, *Aphrastura spinicauda*, *Elaenia albiceps* y *Troglodytes aedon*. Para el análisis de datos se ajustaron modelos lineales generalizados mixtos que se evaluaron según el enfoque de la teoría de la información. Las variables respuesta fueron la abundancia total y la riqueza específica del ensamble de aves terrestres, así como la abundancia relativa de las especies focales. Las variables explicatorias fueron la abundancia relativa de visones y las demás variables ambientales. Al haber tenido en cuenta los efectos de la estructura del hábitat sobre las aves, se observaron asociaciones de hábitat que no habían sido estudiadas previamente y que pueden ser explicadas por distintas hipótesis ecológicas. No se observó un efecto negativo del Visón sobre la abundancia y riqueza de las aves terrestres. Sin embargo, el efecto de este depredador

exótico podría estar manifestándose en otras propiedades de las poblaciones relacionadas con el éxito reproductivo, la demografía y la dispersión.

El enfoque y los análisis de datos usados para evaluar el efecto del Visón sobre las aves acuáticas fueron semejantes a los usados para el caso de las aves terrestres. Se tuvieron en cuenta los efectos del sustrato bentónico-costero, el área de juncal y el tipo de hábitat terrestre. Las especies focales fueron: *Rollandia rolland*, *Podiceps major*, *Chloephaga poliocephala*, *Anas sibilatrix*, *A. flavirostris*, *A. georgica*, *Fulica armillata*, *Vanellus chilensis* y *Cinclodes patagonicus*. La hipótesis del efecto perjudicial del Visón sobre las aves nativas se confirmó para algunas especies, indicando que la respuesta de las aves acuáticas a la depredación por visones es especie-específica. A nivel de comunidades, la variación en la abundancia de visones explicó la composición del ensamble de aves acuáticas y tuvo un efecto estadístico negativo sobre la abundancia total y la riqueza específica. Las especies más afectadas fueron *C. poliocephala* y *V. chilensis* –que nidifican y se alimentan en el ambiente terrestre del ecotono ripario–, así como *A. flavirostris*, que es la especie más pequeña de los patos estudiados. Curiosamente, el efecto estadístico sobre la abundancia del macá *P. major* fue positivo, lo cual podría deberse a que ésta sería una especie poco vulnerable a la depredación por visones, y a que las gallaretas –que compiten con macáes por sitios de nidificación– habrían sufrido un impacto débil pero negativo por la depredación de visones. La extensión de los juncales, la proporción de sustrato fangoso a lo largo de la costa, y la presencia de mallines o vegas en el hábitat terrestre adyacente a la costa, tuvieron efectos estadísticos positivos sobre las variables comunitarias y poblacionales de las aves acuáticas. Todos estos resultados, además de apoyar la hipótesis del efecto ecológico perjudicial del Visón sobre las aves acuáticas, justifican acciones de manejo tales como la remoción de visones, y sugieren que en un programa de control a largo plazo, los esfuerzos y recursos podrían concentrarse inicialmente en lagos con juncales extensos y costas fangosas asociadas a mallines o vegas.

Así, en lagos pequeños y medianos del PN Lanín, la dieta del Visón incluye una gran variedad taxonómica y ecológica de presas. Hasta ahora, este depredador exótico no parecería haber afectado a las poblaciones de aves terrestres que habitan los bosques riparios, a pesar de consumir distintos Passeriformes. Sin embargo, sí podría haber causado un efecto ecológico perjudicial sobre las aves acuáticas, produciendo cambios en la composición de los ensambles, disminución en la abundancia total y en la riqueza específica, y declinación poblacional de distintas especies. Dado que las aves acuáticas

son presas energéticamente provechosas, su disminución podría forzar al propio Visón a cambiar de dieta y a consumir presas menos provechosas. Futuros estudios experimentales podrían confirmar estas hipótesis mediante la remoción de visones, la cual podría servir tanto como práctica manipulativa en un esquema hipotético-deductivo, así como práctica de manejo en un plan adaptativo para revertir este problema de conservación.

Abstract

Biological invasions by alien species are part of the global environmental change and represent one of the major causes of biodiversity loss. Birds are one of the most affected vertebrates, principally by alien predator mammals. American mink *Neovison vison* is a Mustelidae species native from North America, with semiaquatic habits, a generalist and opportunistic diet, and was introduced in several regions of the world where it has impacted on assemblages and populations of terrestrial and aquatic birds. In southern South America, it is the alien naturalized carnivore with the largest geographic range, has invaded a great part of the Andean Patagonia, and currently in Argentina its northern invasion front is in the southern Neuquén, occupying the most of Lanín National Park (NP). Although it represents a threat to native biodiversity in Patagonia, there are few studies assessing its impacts on native preys. Therefore, new studies are needed to understand its ecology and support management decisions in the region. The general aim of this doctoral thesis was to assess the mink impact on native birds in northern Andean Patagonia. The scientific hypothesis was: The American mink, by means of predation, has a detrimental effect on terrestrial and aquatic birds in Andean Patagonia. To contrast it, a study of mink diet was performed and complemented with an observational study comparing assemblages and populations of terrestrial and aquatic birds between lakes from the Lanín NP with different abundances of mink. The specific aim of the diet study was to describe the taxonomic and ecological variety of prey, identifying birds at the lowest taxonomic level. The specific aim of the observational study was to assess the ecological effect of mink predation on assemblages and populations of terrestrial and aquatic birds.

The study was carried out during the austral spring and summer of the years 2013-14, 2014-15 and 2015-16, in small to medium size lakes from the Lanín NP with different abundances of mink: Pulmarí, Rucachoroi and Quillén lakes, without minks; Huaca Mamuil lagoon and Curruhué Chico, Queñi y Filo Hua Hum lakes, with minks. Terrestrial and aquatic birds were surveyed by means of lineal transects located systematically along lake shores. The relative abundance of minks was estimated by means of indirect surveys and sign searches along continuous sections of lake shores.

To study the mink diet, 352 feces were collected and analyzed; undigested remains were assigned to major taxonomical categories, and birds were identified to the lowest taxonomical level by means of micro- and macroscopic features of feathers; remains of

all prey types were assigned to guilds according to space use, and bird remains were assigned to guilds according to the nesting and foraging environments. The more consumed prey types were mammals –principally cricetid rodents–, insects –principally Odonata nymphs– and birds. Coots *Fulica armillata* were the birds more consumed, followed by Passeriformes, Anatidae and Podicipedidae. Mink consumed all the guilds observed in the riparian ecotone and aquatic preys were more important than terrestrial ones. In addition, it consumed all the bird guilds observed in the riparian ecotone. The most important guild of birds was that which nest and forage on water. Relationships between the importance of principal taxonomic categories of prey and the abundances of waterfowl and mink, show that insects, frogs and lizards are more consumed when aquatic bird abundance decreases and mink abundance increases, suggesting that in sites infested by minks where waterfowl populations were impacted, this alien predator could change its diet and consume unprofitable prey types, such as insects –which are less digestible–, or frogs and lizards, which offer less reward per manipulation time.

To assess the mink effect on terrestrial birds, edge effect and habitat associations between birds and vegetation structure were taken into account. Focal species were: *Pteroptochos tarnii*, *Scelorchilus rubecula*, *Scytalopus magellanicus*, *Aphrastura spinicauda*, *Elaenia albiceps* and *Troglodytes aedon*. For the data analysis, generalized lineal mixed models were adjusted, which were evaluated according to the information theory approach; response variables were the total abundance and specific richness of bird assemblages, as well as the relative abundance of focal species; and explanatory variables were the relative abundance of minks and the other environmental variables. Having taken into account the effects of habitat structure on terrestrial birds, habitat associations not previously studied were observed, and patterns identified can be explained by ancient ecological hypotheses. No negative effect of Mink was observed on the abundance and richness of terrestrial birds. However, the effect of this exotic predator could be manifested in other properties of the populations related to reproductive success, demography and dispersion.

The approach and data analysis used to assess the mink effect on aquatic birds were similar to that used in the case of terrestrial birds. The effects of benthic-coastal substrate, reedbed area and terrestrial habitat type were considered. Focal species were: *Rollandia rolland*, *Podiceps major*, *Chloephaga poliocephala*, *Anas sibilatrix*, *A. flavirostris*, *A. georgica*, *Fulica armillata*, *Vanellus chilensis* and *Cinclodes patagonicus*. The hypothesis about the detrimental effect of mink predation native birds

was confirmed for some species, indicating that aquatic bird responses to mink predation are species-specific. At community level, mink abundance affects the species composition of aquatic bird assemblages and has a negative effect on the total abundance and specific richness. More affected species were *C. poliocephala* and *V. chilensis* –vulnerable species because nest and forage in the terrestrial environments of the riparian ecotone–, as well as *A. flavirostris*, the smallest species of studied ducks. Interestingly, the statistic effect on abundance of *P. major* was positive, which may have been due to that this grebe is a lesser vulnerable species to mink predation than other aquatic birds, and to that coots –which compete with grebes for nesting sites– would have been affected weakly but negatively by the mink predation. The reedbed area, proportion of muddy substrate along the shoreline, and presence of grasslands or wetlands near the shore, had positive statistic effects on the community and population variables of aquatic birds. These results support the hypothesis of the detrimental effects of mink predation on aquatic birds, justify management actions such as mink removal, and suggest that in a long term control plan, efforts and resources could be focused on lakes with extensive reedbeds and muddy shores associated to grasslands or wetlands. So, in lakes from Lanín NP, the mink diet includes a great taxonomic and ecological variety of prey. This alien predator does not seem to be affecting the populations of terrestrial birds inhabiting riparian forests, although it consumes several Passeriformes species. Nevertheless, it would have had a detrimental effect on aquatic birds, causing changes in species composition of assemblages, a decrease in the total abundance and specific richness, and a population decline of different species. Since aquatic birds represent profitable preys, a decreasing in its abundance seems have forced to minks to change diet and consumes less profitable preys. Future experimental studies could confirm such hypotheses by means of mink removal, which can be considered a manipulative practice in a hypothetic-deductive scheme, as well as a management practice in a long term control plan to reverse this conservation problem.

Capítulo 1. Introducción

EL CAMBIO AMBIENTAL GLOBAL, LA CRISIS ECOLÓGICA Y LOS PROBLEMAS DE CONSERVACIÓN

“Tiene una mente de metal y ruedas, y no le preocupan las cosas que crecen, excepto cuando puede utilizarlas en el momento”. Bárbo a Merry y a Pippin acerca de Saruman, en *El Señor de Los Anillos – Las Dos Torres*, de JRR Tolkien.

La humanidad se está enfrentando a una crisis ecológica que afecta a todos los sectores de la sociedad y puede conducir a un colapso de la civilización (Goin & Goñi 1993; Rockström et al. 2009; Ehrlich & Ehrlich 2013). Paradójicamente, ésta crisis consiste en una serie de problemáticas ambientales relacionadas con el cambio ambiental global inducido por los propios humanos (Vitousek 1994; Millennium Ecosystem Assessment 2005a; CICS/UNESCO 2015). Es decir, distintos fenómenos socio-económicos relacionados con la extralimitación o superación de ciertos “límites planetarios” (e.g., explosión demográfica, uso insostenible de recursos naturales, crecimiento económico ilimitado, etc.), interactúan entre sí y con los procesos de la biósfera para causar el cambio ambiental global y la crisis ecológica consecuente (Rockström et al. 2009; Ehrlich & Ehrlich 2012; Meadows et al. 2012; CICS/UNESCO 2015).

El cambio ambiental global es un proceso complejo de la biósfera, conformado a su vez por distintos cambios relacionados entre sí y con los fenómenos socio-económicos extralimitantes. Entre los componentes mejor comprendidos se encuentra la contaminación de la atmósfera y los ecosistemas acuáticos y terrestres, la alteración de los ciclos biogeoquímicos, los cambios en el uso de la tierra y la cobertura del suelo asociados a la destrucción de hábitat, la sobreexplotación de poblaciones silvestres de plantas y animales, y las invasiones biológicas por especies exóticas (Vitousek 1994; Chapin et al. 2000; Millennium Ecosystem Assessment 2005a). A su vez, como resultado de la interacción entre estos componentes, se producen dos problemáticas ambientales fundamentales pero aún poco comprendidas: el cambio climático global y la pérdida de biodiversidad (Vitousek 1994; Chapin et al. 2000; Sala et al. 2000).

Debido a que las problemáticas ambientales de la crisis ecológica representan una amenaza para el bienestar y la supervivencia de la humanidad, el cambio ambiental

global ya no sólo forma parte de la agenda de la comunidad científica, sino también de la agenda política (Goin & Goñi 1993; Millennium Ecosystem Assessment 2005a; CICS/UNESCO 2015). Ejemplos paradigmáticos de esto son el Protocolo de Montreal de 1987 para proteger la capa de ozono, los acuerdos de las Naciones Unidas propuestos en la Cumbre de la Tierra de Río de Janeiro en 1992, o la ola de movimientos y partidos políticos ecologistas que crece desde los años noventas –e.g., el *Green Party* de Aotearoa, Nueva Zelanda–.

Aunque la mayor parte de la preocupación de los científicos y políticos se ha enfocado en el cambio climático global, la pérdida de biodiversidad también perjudica a los humanos, es inducida y acelerada por los humanos, y representa el único cambio ambiental irreversible (Vitousek 1994; Chapin et al. 2000; Barnosky et al. 2011; Ehrlich & Ehrlich 2012; Ceballos et al. 2015). Precisamente, con las tasas conocidas de especiación, la recuperación de la biodiversidad llevaría de uno a varios millones de años y, aún así, la combinación conocida de entidades y procesos biológicos se habría perdido para siempre (Vitousek 1994; Barnosky et al. 2011). Esto se ve agravado por el hecho de que la tasa actual de extinción de especies es tan alta –tan alta que no tendría precedentes en los últimos 65 millones de años– que esta “crisis de la biodiversidad” representaría la sexta extinción masiva de la historia de la Tierra (Barnosky et al. 2011; Ceballos et al. 2015), con consecuencias a su vez irreversibles sobre los procesos ecológicos y el funcionamiento de los ecosistemas que sostienen el bienestar de los humanos (Chapin et al. 2000; Rockström et al. 2009; Dirzo et al. 2014). En efecto, dentro de los límites planetarios en los que la humanidad estaría a salvo, el límite de la tasa de extinciones ya ha sido ampliamente superado y se esperan efectos cascada y colapsos funcionales con muchos costos sociales (Millennium Ecosystem Assessment 2005b; Rockström et al. 2009).

De esta forma, la preocupación social sobre el cambio ambiental global se está enfocando cada vez más en las problemáticas de conservación de especies y ecosistemas (Millennium Ecosystem Assessment 2005b; Butchart et al. 2010; Hoffmann et al. 2010), tal como lo demuestra el Convenio de las Naciones Unidas sobre la Diversidad Biológica de 1992, o el surgimiento del ecologismo jurídico y del constitucionalismo andino de la mano de la ecología profunda (Zaffaroni 2015). Incluso el público general se está preocupando cada vez más por la protección de especies y del ambiente (Czech & Krausman 1999; Manfredi et al. 2003). Sin embargo, las acciones llevadas a cabo no

han podido revertir la tasa de pérdida de biodiversidad y cada vez hay más especies amenazadas y extintas (Butchart et al. 2010; Hoffmann et al. 2010; Venter et al. 2014). Las distintas razones para conservar la biodiversidad están relacionadas con puntos de vista o *ideologías* diferentes (Mace 2014; Pearson 2016). Por ejemplo, según la ideología de *la naturaleza por sí misma*, cada entidad biológica tiene un valor intrínseco, conservar la biodiversidad es una cuestión moral, y para ello es necesario desarrollar una ética ambiental y un conjunto de leyes que regulen las actividades humanas en pos de la protección de la naturaleza (ver Goin & Goñi 1993 y Zaffaroni 2015). Por otro lado, según la ideología de *la naturaleza para los humanos* la naturaleza tiene un valor utilitario al proveer bienes y servicios que sostienen el bienestar y la riqueza de los humanos. En este sentido, los bienes y servicios de ecosistema conforman el *capital natural* de cualquier sociedad, incluyendo beneficios culturales sin un precio evidente (e.g., estéticos, artísticos, intelectuales o espirituales), así como servicios de ecosistema a los que se les puede asignar un valor monetario y que ofrecen razones económicas para conservar la biodiversidad (Costanza et al. 1997; Balmford et al. 2002). A su vez, según la hipótesis de la diversidad-estabilidad, la biodiversidad potencia la resistencia y la resiliencia que mantienen la estabilidad de los ecosistemas frente a perturbaciones, y sostiene también los procesos ecológicos que no solo benefician sino que también salvaguardan a los humanos (Chapin et al. 1997, 2000; Rockström et al. 2009).

En este contexto, y teniendo en cuenta el problema de a dónde destinar recursos para conservar especies y ecosistemas, la preocupación por la pérdida de biodiversidad se ha venido concentrando en zonas tropicales (Platnick 1991; Morrone et al. 1996), donde se han identificado varios *hotspots* de biodiversidad o áreas críticas para la conservación (Myers 1988). Esto se debería a que la mayor riqueza de especies y el mayor nivel de endemismos se encontrarían en selvas tropicales, y a que los biomas tropicales son los más presionados por las actividades humanas y tienen más especies amenazadas (Myers 1988; Hoffmann et al. 2010; Dirzo et al. 2014; Venter et al. 2014). Sin embargo, considerando la distintividad de los taxones –i.e., la singularidad o rareza filogenética de un taxón (Vane-Wright et al. 1991), las zonas templadas terminan siendo tan importantes para la conservación de la biodiversidad como lo son las zonas tropicales (Platnick 1991; Morrone et al. 1996; Olson & Dinerstein 1998). Integrando todos estos criterios, especial atención se le debe prestar a las zonas templadas del hemisferio sur, que además de presentar tanta o más distintividad taxonómica que las áreas tropicales

del continente, albergan biotas con más especies y mayor nivel de endemismos que las zonas templadas del hemisferio norte (Platnick 1991; Blackburn & Gaston 1996; Gaston 1996).

Además de concentrarse en zonas tropicales, la preocupación por conservar la biodiversidad también se ha enfocado en las especies amenazadas. Sin embargo, las poblaciones genéticamente diferenciadas representan una parte valiosa de la biodiversidad y la extinción de poblaciones es un componente muy importante de la pérdida de biodiversidad (Ehrlich & Daily 1993; Hughes et al. 1997; Ceballos & Ehrlich 2002). En este sentido, la declinación poblacional constituye un serio problema de conservación, no solo para poblaciones aisladas (Saccheri et al. 1998) sino también para especies que alguna vez fueron comunes y abundantes (Halliday 1980; Ceballos & Ehrlich 2002; Dirzo et al. 2014). A su vez, la declinación poblacional de especies no amenazadas puede estar asociada a extinciones locales, ecológicas y/o comerciales (Novaro et al. 2000; McCauley et al. 2015), todo lo cual ofrece razones éticas y utilitarias para preocuparse también por la conservación de las poblaciones. Por ejemplo, además de aumentar la probabilidad de extinción de una especie, la declinación y extinción de sus poblaciones también disminuyen el valor cultural y económico de la misma (Halliday 1980; Ehrlich & Daily 1993; Ceballos & Ehrlich 2002). Son las poblaciones de distintas especies las que mantienen el funcionamiento de los ecosistemas y proporcionan bienes y servicios directos a los humanos, por lo que la declinación y la extinción poblacionales perjudican directamente a la sociedad a una escala local (Hughes et al. 1997; Ehrlich & Daily 1993; Ceballos & Ehrlich 2002; Dirzo et al. 2014).

Por último, uno de los principales componentes de la pérdida de biodiversidad es la defaunación –i.e., la pérdida de individuos, poblaciones o especies de animales inducida por los humanos– (Dirzo et al. 2014; McCauley et al. 2015). La defaunación es un problema en sí mismo que merece atención, ya que puede causar efectos sustanciales sobre la misma biodiversidad, sobre las interacciones y los procesos ecológicos, y sobre el funcionamiento de los ecosistemas, redundando en un efecto negativo sobre los humanos al afectar servicios de ecosistema fundamentales para su bienestar (Dirzo et al. 2014; McCauley et al. 2015). Entre los patrones actuales de defaunación se observa que ésta es más antigua y severa en ecosistemas terrestres y continentales que en ecosistemas marinos (McCauley et al. 2015), y que Sudamérica es el continente con más poblaciones de vertebrados en declinación (Dirzo et al. 2014). En suma, todo esto

justifica la preocupación y el interés por estudiar patrones y procesos de defaunación en biomas templados de Sudamérica, teniendo en cuenta no sólo a las especies amenazadas sino también a las poblaciones de especies endémicas y/o comunes y abundantes.

LAS INVASIONES BIOLÓGICAS POR ESPECIES EXÓTICAS, LA PÉRDIDA DE BIODIVERSIDAD Y LOS PROBLEMAS DE CONSERVACIÓN DE LAS AVES

La ecología o biología de invasiones –i.e., el estudio del fenómeno de la invasión biológica por especies exóticas y sus impactos– es una disciplina relativamente joven cuyo desarrollo ha sido lento: el objeto de estudio se conoce desde el s. XVIII, la disciplina como tal nació a fines de la década de 1950, y el campo de investigación se consolidó como área especializada durante 1980. Sin embargo, desde 1990 ha crecido de forma explosiva y sostenida, recibiendo un interés creciente por los científicos de distintas disciplinas y por la sociedad en general (Richardson & Pyšek 2008; Davis 2006, 2011). En su historia se identifican dos vertientes: una más deductiva, enfocada en las problemáticas de conservación causadas por las especies exóticas y en la aplicación de la teoría ecológica a estrategias de manejo; y otra más inductiva, concentrada en el desarrollo de generalizaciones teóricas y en la comprensión de las poblaciones y las comunidades (Davis 2006). Como se verá después, no es casual que en su nacimiento el interés se haya enfocado fundamentalmente en la conservación (e.g., Elton 1958), ni que su desarrollo haya acompañado principalmente al de la biología de la conservación y a la preocupación por la pérdida de biodiversidad (Davis 2006; Simberloff et al. 2013). Precisamente, una de las áreas de investigación de esta disciplina se concentra en el impacto ecológico de las especies exóticas invasoras –i.e., cualquier cambio significativo en una propiedad, un patrón o un proceso ecológico causado por las mismas– (Pyšek et al. 2012; Simberloff et al. 2013), aspecto que las haría uno de los agentes del cambio ambiental global más importantes (Vitousek et al. 1996; Mack et al. 2000).

Las invasiones por especies foráneas pueden ocurrir tanto de forma antropogénica como de forma natural (Valéry et al. 2008; ver Capítulo 2). De hecho, al igual que la extinción de especies, las invasiones biológicas en general representan un fenómeno que no es nuevo sino que ha ocurrido continuamente a lo largo de la historia de la vida sobre la Tierra (Vermeij 1991; Lodge 1993; Vitousek et al. 1996, 1997; Mack et al. 2000). Como ejemplos se puede mencionar a las invasiones ocurridas durante el Gran Intercambio Biótico Americano en el Plioceno (Elton 1958; Vermeij 1991), o a la

invasión de toda América por la Garcita Bueyera *Bubulcus ibis* luego de colonizar Sudamérica desde el Viejo Mundo en 1930 (Crosby 1972; Bock & Lepthien 1976). Sin embargo, y al igual que la extinción de especies, el alcance geográfico, la frecuencia y la cantidad de taxones que son dispersados por los humanos son tan grandes –tan grandes que no tendrían precedentes en la historia de la vida sobre la Tierra–, que las invasiones por especies exóticas representan una diferencia de tipo más que de grado con respecto a las invasiones naturales, y así como la extinción de especies inducida por los humanos está empobreciendo la biósfera, la introducción de especies la está homogeneizando (Lodge 1993; Vitousek et al. 1996, 1997; Mack et al. 2000).

Además de representar un fenómeno biológico singular generado por los humanos, las especies exóticas invasoras causan impactos significativos que pueden perjudicar a los propios humanos (Elton 1958; Vitousek et al. 1996; Mack et al. 2000). Por ejemplo, países desarrollados y en vías de desarrollo sufren pérdidas económicas de decenas a cientos de billones de dólares por año a causa de las especies exóticas, tanto por el impacto directo de éstas sobre los bienes y servicios del mercado, así como por la prevención y el control, la reparación de daños y los tratamientos de enfermedades causadas por las mismas (Mack et al. 2000; Pimentel et al. 2001). Sin embargo, es desde un punto de vista ecológico que las especies exóticas invasoras toman especial relevancia y representan uno de los principales agentes del cambio ambiental global (Mack et al. 2000): constituyen una de las principales causas de pérdida de biodiversidad, luego de la destrucción de hábitat (Vitousek et al. 1996; Wilcove et al. 1998; Sala et al. 2000; Butchart et al. 2010); representan una de las principales causas de defaunación, junto con la destrucción de hábitat y la sobrexplotación de poblaciones animales (Clavero & García-Berthou 2005; Hoffmann et al. 2010; Dirzo et al. 2014; Bellard et al. 2016a); y pueden producir cambios significativos y a escala global en los procesos y el funcionamiento de las comunidades y ecosistemas (Vitousek 1990; Chapin et al. 1997; Crooks 2002; Pyšek et al. 2012).

El impacto ecológico de las especies exóticas invasoras ha sido producido por distintos taxones y puede ser mediado por cualquier tipo de interacción biótica (Elton 1958; Vitousek 1990; Mack et al. 2000). En general, los impactos de mayor magnitud serían causados por especies introducidas que cumplen una función completamente nueva en la comunidad invadida (Elton 1958; Parker et al. 1999), o que presentan distintividad taxonómica con respecto a los miembros nativos del mismo gremio (Ricciardi & Atkinson 2004). Sin embargo, la depredación de especies nativas representa uno de los

mecanismos más obvios, ubicuos y dramáticos por los cuales las especies introducidas causan pérdida de biodiversidad (Lodge 1993; Clout & Russell 2011; Simberloff 2013), y dentro de los animales exóticos invasores, los mamíferos introducidos constituyen una de las principales amenazas y causas de extinción de poblaciones y especies de vertebrados (Bellard et al. 2016b; Doherty et al. 2016). A su vez, además de causar efectos directos sobre las poblaciones de sus presas, los mamíferos depredadores exóticos también pueden causar efectos indirectos sobre las comunidades invadidas, llegando incluso a cambiar el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas nativos (Croll et al. 2005; Fukami et al. 2006; Fey et al. 2009).

La severidad del impacto de la depredación por especies exóticas se debería a que ésta causa directamente la mortalidad de las presas, presentando efectos más directos y evidentes que otros tipos de interacción sobre las poblaciones y comunidades (Clout & Russell 2011), tales como la declinación poblacional de presas comunes o la disminución de la riqueza específica mediante la extinción local de especies raras (Schoener & Spiller 1996; Parker et al. 1999; Simberloff 2013). En este contexto, el estudio y el manejo de mamíferos depredadores exóticos se ha vuelto una cuestión importante para la conservación de distintos grupos de vertebrados (Park 2004; Doherty et al. 2016).

Dentro de los vertebrados terrestres, las especies endémicas y con mayor distintividad parecieran ser las más vulnerables a las especies exóticas invasoras en general (Bellard et al. 2016a) y a los mamíferos depredadores exóticos en particular (Blackburn et al. 2004; Doherty et al. 2016). Si las especies endémicas son tan importantes desde el punto de vista conservacionista que sirven para definir *hotspots* de biodiversidad (Myers 1988) y otras áreas importantes para la conservación (e.g., Áreas de Aves Endémicas, BirdLife International 2017b); y si la distintividad de los taxones también debe tenerse en cuenta para identificar áreas críticas para la conservación (Vane-Wright et al. 1991; Morrone et al. 1996); entonces, la amenaza de los mamíferos depredadores exóticos va más allá del efecto negativo sobre la abundancia de las poblaciones y la diversidad de las comunidades: también afecta selectivamente a las especies más valiosas desde el punto de vista biogeográfico y filogenético.

Las aves representan el grupo de vertebrados más perjudicado por las especies exóticas invasoras en general (Wilcove et al. 1998; Clavero & García-Berthou 2005; Szabo et al. 2012; Bellard et al. 2016b), y por los mamíferos depredadores exóticos en particular (Blackburn et al. 2004; Doherty et al. 2016). Principalmente mediante la depredación,

los mamíferos exóticos generan importantes pérdidas económicas al perjudicar a la observación de aves y el ecoturismo (Pimentel et al. 2001); representan una de las principales causas de extinción de especies y subespecies de aves (Szabo et al. 2012; Bellard et al. 2016a); constituyen una de las principales amenazas para especies en peligro de extinción (Bellard et al. 2016b); y pueden cambiar indirectamente los procesos ecológicos y el funcionamiento de comunidades y ecosistemas, especialmente si las aves afectadas son ingenieros de ecosistema (Croll et al. 2005; Fukami et al. 2006).

En este contexto, y teniendo en cuenta el problema de a dónde destinar recursos para el manejo de la vida silvestre y la conservación de la biodiversidad, la preocupación general sobre el impacto ecológico de las especies exóticas invasoras se ha concentrado en las islas oceánicas (Simberloff 1995; Courchamp et al. 2003), incluyendo muchas islas con aves amenazadas por mamíferos depredadores introducidos (Hilton & Cuthbert 2010). Por un lado, las islas presentarían una elevada invasibilidad –i.e., la susceptibilidad de un área a ser invadida por especies exóticas–, lo cual ha sido explicado por la baja riqueza específica, la presencia de “nichos vacantes”, el escape de enemigos naturales y la poca resistencia biótica (Elton 1958; Mack et al. 2000; Courchamp et al. 2003). Por otro lado, las biotas insulares serían más frágiles o vulnerables que las continentales al impacto de las especies exóticas (Elton 1958; Vitousek 1990; Courchamp et al. 2003), tal como lo demuestra el hecho de que aves y otros vertebrados tienen más especies afectadas por mamíferos depredadores exóticos en islas oceánicas que en continentes (Blackburn et al. 2004; Szabo et al. 2012; Bellard et al. 2016b; Doherty et al. 2016). Para explicar esto, se ha sugerido que las biotas insulares presentarían distintas características que las hacen vulnerables a la depredación por mamíferos exóticos (Simberloff 1995, 2013; Courchamp et al. 2003; Blackburn et al. 2004): (a) Las poblaciones insulares son pequeñas y están aisladas de otras poblaciones, lo que implica una tasa de inmigración baja y una probabilidad de extinción alta; (b) las biotas insulares presentan poca diversificación, redes tróficas simplificadas y un nivel de endemismo alto, por lo que la extinción de una población implica la extinción de una especie, lo que a su vez afectaría a otras especies de la comunidad de la isla; y (c) las plantas y animales endémicos de islas presentan ingenuidad ante depredadores introducidos –i.e., carencia de estrategias anti-depredador efectivas– debido a la evolución en ausencia de un arquetipo dado de depredador (Cox & Lima 2006).

Sin embargo, hay buenas razones para preocuparse por la defaunación y los depredadores exóticos en áreas continentales. En primer lugar, la tasa acelerada de pérdida de biodiversidad es un fenómeno global que no está circunscripto a las islas oceánicas (Rockström et al. 2009). Es más, los patrones geográficos de extinciones han ido cambiando con el tiempo: Desde 1900 la tasa de extinción de aves ha venido disminuyendo en islas mientras se ha ido acelerando en los continentes (Szabo et al. 2012), y desde la década de 1980, la mitad de las extinciones de distintos taxones se ha producido en los continentes (Rockström et al. 2009). De hecho, la vulnerabilidad de la avifauna de islas a los depredadores exóticos ha ido disminuyendo a medida que las especies más vulnerables se fueron extinguiendo (Blackburn et al. 2004). Segundo, el fenómeno de la invasión biológica por especies introducidas tampoco es exclusivo de islas oceánicas, y es probable que las especies exóticas también causen impactos ecológicos significativos en los continentes (Vitousek 1994; Vitousek et al. 1996). En efecto, la relativa invasibilidad y fragilidad de las biotas insulares y continentales no es una generalidad universal –i.e., existen excepciones y contraejemplos– (ver Simberloff 1995), y la severidad relativa del impacto de los depredadores exóticos sobre las aves ha sido tan alta en islas como en continentes (Doherty et al. 2016). En éste sentido, se ha sugerido que en áreas continentales las presas también pueden ser ingenuas ante nuevos depredadores (Cox & Lima 2006; Brzeziński et al. 2012), y recientemente se ha destacado la importancia de mitigar el impacto ecológico de las especies exóticas invasoras en continentes tales como Sudamérica, donde éstas amenazan de extinción a distintos grupos de vertebrados, incluyendo a las aves (Bellard et al. 2016a,b). En suma, todo esto justifica la preocupación y el interés por estudiar problemáticas de conservación de las aves causadas por mamíferos depredadores exóticos en áreas continentales.

EL VISÓN AMERICANO, UN CARNÍVORO EXÓTICO INVASOR QUE AMENAZA A LAS AVES DE LA PATAGONIA ANDINA

El inocente tren amarillo que tantas incertidumbres y evidencias, y tantos halagos y desventuras, y tantos cambios, calamidades y nostalgias había de llevar a Macondo. En Cien Años de Soledad, de Gabriel García Márquez.

La avifauna de Sudamérica es una de las más diversas, albergando poco más de un tercio del total de especies existentes en todo el mundo (Ridgely & Tudor 1994a). En el sur de Sudamérica y a lo largo de la Patagonia andina se encuentran los bosques de *Nothofagus*, que habrían estado aislados de otros bosques de Sudamérica por más de 10 millones de años y hoy muestran características de biotas de islas oceánicas, tanto en su flora (Villagrán & Hinojosa 1997) como en su fauna, incluyendo a las aves (Cody 1970; Vuilleumier 1967, 1968, 1985). A su vez, debido a la presencia de una gran proporción de taxones endémicos, la avifauna de los bosques patagónicos posee una elevada distintividad con respecto a la de otros biomas sudamericanos (Ridgely & Tudor 1994a).

Los humedales de la Patagonia también albergan no paseriformes distintivos con problemas de conservación. Por ejemplo, dentro de la Familia Anatidae se encuentran los cauquenes del género *Chloephaga* y los quetros del género *Tachyeres*, ambos taxones endémicos de Sudamérica y con especies amenazadas y en peligro crítico a nivel nacional e internacional (López-Lanús et al. 2008; BirdLife International 2017a). Dentro de esta familia también se encuentran especies de géneros monotípicos endémicos del continente, tales como el Pato de los Torrentes *Merganetta armata* amenazado a nivel nacional (López-Lanús et al. 2008), o el Pato de Anteojos *Specularias specularis* casi amenazado a nivel global (Birdlife International 2017a). Otras aves endémicas de los humedales patagónicos con un estado de conservación más delicado son el Macá Tobiano *Podiceps gallardoi*, críticamente amenazado a nivel global, y la Gallineta Chica *Rallus antarcticus* vulnerable a nivel global (Birdlife International 2017a).

En cuanto a las problemáticas de conservación, Sudamérica es uno de los continentes con más vertebrados terrestres amenazados (Hoffmann et al. 2010; Bellard et al. 2016b) y con más aves y mamíferos sufriendo declinación de sus poblaciones (Dirzo et al. 2014). Por su parte, si bien los bosques patagónicos no constituyen uno de los biomas con más riqueza de especies ni con más especies amenazadas del continente (Millennium Ecosystem Assessment 2005b), sí han sido catalogados como un bioma críticamente amenazado y, debido a su distintividad ecológica, representan uno de los 200 biomas más valiosos para la conservación de ecorregiones representativas del mundo (Olson & Dinerstein 1998).

En relación con las invasiones biológicas por especies exóticas, si bien Sudamérica no es uno de los continentes con más especies exóticas en general y mamíferos exóticos en

particular, sí constituye uno de los continentes con más vertebrados amenazados por especies exóticas invasoras, principalmente mamíferos depredadores introducidos (Long 2003; Bellard et al. 2016b). Aquí, los bosques y lagos patagónicos constituyen algunos de los biomas más vulnerables a los depredadores exóticos debido a la invasibilidad y fragilidad de sus biotas “isla” (Sala et al. 2000; Cox & Lima 2006). De hecho, la Patagonia es la región del sur de Sudamérica con más mamíferos exóticos invasores, y los bosques patagónicos constituyen el bioma más invadido por este grupo de vertebrados (Merino et al. 2009; Ballari et al. 2016). Para dimensionar la magnitud relativa de ésta invasión, de las 25 especies de mamíferos asilvestrados en Sudamérica, 18 se encuentran presentes en toda la Patagonia y 17 en los bosques patagónicos, todas ellas con posibles impactos ecológicos sobre la biodiversidad (Long 2003; Novillo & Ojeda 2008; Merino et al. 2009; Ballari et al. 2016).

De los pocos carnívoros introducidos y asilvestrados en el sur de Sudamérica, el Visón Americano *Neovison vison* (Familia Mustelidae, Orden Carnivora) es el que tiene la distribución más extensa (Fasola & Valenzuela 2014; Valenzuela et al. 2016). Si bien es nativo de Norteamérica, fue introducido por el valor económico de su piel en distintos países del mundo, principalmente en Europa y Asia, pero también en Chile y Argentina (Jaksic 1998; Larivière 1999; Long 2003; Novillo & Ojeda 2008; Merino et al. 2009). Actualmente, en Chile se distribuye desde la región de la Araucanía hasta el archipiélago del Cabo de Hornos, y en Argentina se encuentra presente a lo largo de la Patagonia andina, desde los 39°S (suroeste de Neuquén) hasta los 50°S (centro de Santa Cruz), y a lo largo de la mayor parte de Tierra del Fuego (Novillo & Ojeda 2008; Fasola & Valenzuela 2014; Valenzuela et al. 2016).

El Visón es un mamífero semiacuático de mediano tamaño que puede vivir asociado a cualquier tipo de ambiente acuático, tanto continental como marino (Larivière 1999; Larivière & Jennings 2009). A su vez, es un carnívoro estricto y un depredador generalista y oportunista que depreda una amplia variedad de animales según su disponibilidad, incluyendo invertebrados y vertebrados tanto acuáticos como terrestres (Larivière 1999; Larivière & Jennings 2009). Aunque depreda principalmente mamíferos, su dieta suele estar compuesta por una gran proporción de otras categorías de presa, incluyendo huevos, pichones y adultos de aves (Larivière 1999; Ferreras & Macdonald 1999). De hecho, incrementa el consumo de aves durante la primavera y el verano, y puede depredar más aves en lagos que en ríos y costas marinas, llegando a superar

incluso el consumo de los propios mamíferos (Jędrzejewska et al. 2001; Scüttler et al. 2008; Ibarra et al. 2009).

En los países de Europa donde el Visón fue introducido, éste ha impactado en las poblaciones de roedores, anfibios y crustáceos (e.g., Macdonald & Harrington 2003; Ahola et al. 2006; Fischer et al. 2009), así como de aves marinas (e.g., Craik 1997; Clode & Macdonald 2002; Nordström et al. 2003) y aves dulceacuícolas (e.g., Ferreras & Macdonald 1999; Nordström et al. 2002; Brzeziński et al. 2012), causando extinciones locales y declinación poblacional global de una gran variedad de especies. La extinción local de aves se debería a que la depredación por éste carnívoro exótico disminuye el reclutamiento y aumenta la mortalidad poblacional, a la vez que afecta el comportamiento y la selección de hábitat de las aves (Kilpi 1995; Craik 1997; Ferreras & Macdonald 1999; Nordström & Korpimäki 2004; Brzeziński et al. 2012). En los ecosistemas acuáticos continentales, las aves dulceacuícolas más afectadas serían aquellas que nidifican en juncales, tales como rállidos (gallaretas y pollonas) y podicipédidos (macáes) (Day & Linn 1972; Chanin & Linn 1980; Ferreras & Macdonald 1999; Brzeziński 2008; Brzeziński et al. 2012), así como anátidos (patos y gansos) que nidifican en el suelo del ambiente ripario (Gerell 1967; Nordström et al. 2002; Bartoszewicz & Zalewski 2003).

Debido al estatus especial que tienen las especies en la biología de la conservación, la evaluación del impacto ecológico de los depredadores exóticos muestra un sesgo hacia su efecto ecológico sobre las poblaciones. Sin embargo, éste también se puede manifestar en la composición, la diversidad y la abundancia de ensamblajes cuando el depredador introducido afecta a distintas especies nativas (Parker et al. 1999), tal como podría observarse en un depredador generalista y oportunista como el Visón. En Europa, los estudios sobre el impacto ecológico del Visón a nivel de comunidades son relativamente escasos (e.g., Nordström et al. 2002; Nordström & Korpimäki 2004; Banks et al. 2008; García-Díaz et al. 2013), por lo que la evaluación del efecto de éste depredador sobre las comunidades nativas de la Patagonia podría contribuir no solo a la comprensión de su efecto sobre la biodiversidad de la región, sino también al entendimiento de su impacto ecológico en general.

En general, se usan distintos enfoques y técnicas para evaluar el impacto ecológico de un depredador exótico: el enfoque predictivo, el estudio de dieta, el enfoque observacional o correlacional, y el enfoque experimental (Park 2004). En cuanto a los estudios de dieta, existe una gran cantidad de trabajos científicos sobre la dieta del

Visón en el archipiélago fueguino del sur de la Patagonia (Schüttler et al. 2008; Ibarra et al. 2009; Valenzuela et al. 2013a; Crego et al. 2016), así como en Patagonia continental (Medina 1997; Previtali et al. 1998; Fasola et al. 2011; Roesler 2015). Aunque hay una serie de hipótesis interesantes que se podrían contrastar con este tipo de estudio, la mayoría de los trabajos citados son descriptivos. Por ejemplo, la abundancia de una presa debería estar relacionada con su importancia en la dieta del Visón (Gerell 1967; Jędrzejewska et al. 2001), pero esta hipótesis ha sido puesta a prueba sólo por Fasola et al. (2011), que no observaron relación entre la abundancia de aves acuáticas y la importancia de las aves en general en la dieta. Sin embargo, estos autores no identificaron las aves consumidas, que bien podrían haber sido principalmente passeriformes terrestres (ver Schüttler et al. 2008), explicando la falta de relación entre su importancia en la dieta y la abundancia de aves acuáticas. Precisamente, en la mayoría de estos trabajos no se han identificado al menor nivel taxonómico posible las especies de ave consumidas, en contraste con los mamíferos, crustáceos y peces. Si muchas advertencias acerca de la amenaza del Visón sobre las presas nativas de la Patagonia se han preocupado por las poblaciones de aves (e.g., Jaksic 1998; Rozzi & Sherriffs 2003; Anderson et al. 2006; Schüttler et al. 2008; Fasola et al. 2011; Valenzuela et al. 2013a; Fasola & Valenzuela 2014), entonces este sería un sesgo poco justificado desde el punto de vista de la biología de la conservación y del manejo. Conocer la identidad, la importancia relativa y la variedad de las aves depredadas por el Visón, permitiría no solo comprender el alcance del impacto ecológico de esta especie exótica, sino también justificar y diseñar estrategias de manejo para proteger a las aves. A partir de observaciones accidentales, así como de algunos estudios sistemáticos sobre el éxito reproductivo de las aves nativas, se sabe que el Visón puede depredar huevos, pichones y adultos de aves acuáticas tales como macáes, gallaretas, cauquenes, quetros y patos, así como adultos de distintas aves terrestres, incluyendo al Rayadito *Aphrastura spinicauda* y al Carpintero Gigante *Campephilus magellanicus*, dos especies endémicas de los bosques patagónicos (Medina 1997; Rozzi & Sherriff 2003; Schüttler et al. 2008, 2009; Ibarra et al. 2009; Fasola et al. 2011; Jiménez et al. 2013; Valenzuela et al. 2013a; Roesler 2015). A su vez, el Visón amenaza al Macá Tobiano (Roesler et al. 2012; Roesler 2015), y hay evidencia que sugiere que también podría afectar al Pato del Torrente (Cerón & Trejo 2012), al Pato de Anteojos (Birdlife International 2017a) y a la Gallineta Chica (Fraga 2000; Mazar Barnett et al. 2014). También hay sospechas de que el Visón podría afectar a las aves terrestres que habitan en el bosque ripario, incluyendo

a los tapaculos de la familia Rhynocriptidae (Willson et al. 2001; De Santo et al. 2002). Desde el punto de vista utilitario, si se tiene en cuenta el valor económico que tienen todas las especies citadas para la observación de aves en la región, el impacto ecológico del Visón podría afectar negativamente al ecoturismo a nivel local (Schüttler et al. 2008; Ibarra et al. 2010).

En este contexto, a pesar de la invasión real y del impacto potencial del Visón en la Patagonia, todavía hay poca evidencia científica y comprensión acerca de los efectos de éste depredador exótico sobre las aves y otras de sus posibles presas en la región (Fasola et al. 2011; Valenzuela et al. 2013a). El único estudio sistemático sobre este tema es el de Peris et al. (2009) (ver también Pescador et al. 2012), un trabajo observacional que comparó ensambles y poblaciones de aves acuáticas entre lagos y lagunas con y sin visones del Parque Nacional (PN) Lanín (suroeste de Neuquén), el frente norte de dispersión del Visón en Patagonia. Antes de la llegada de éste carnívoro exótico al sur del área protegida se registraba una avifauna acuática muy importante, con una riqueza de especies y una abundancia particularmente altas en algunas cuencas –e.g., Filo Hua Hum, al sur del parque– (Iglesias & Pérez 1998; Peris et al. 2009). Sin embargo, Peris et al. (2009) observaron que la riqueza específica y la abundancia total del ensamble de aves acuáticas, así como la abundancia de Macá Grande *Podiceps major*, distintos patos del género *Anas*, el Cauquén Real *Chloephaga poliocephala* y la Gallareta Ligas Rojas *Fulica armillata* fueron significativamente menores en sitios con Visón. A su vez, estos autores nunca observaron Macá Común *Rollandia rolland*, Cisne de Cuello Negro *Cygnus melancoryphus* y Pato Zambullidor *Oxyura jamaicensis* en lagos con visones.

A pesar del valor que este estudio tuvo como aproximación al efecto del Visón sobre las aves de la Patagonia, sus resultados no pueden ser concluyentes debido a una serie de limitaciones. Primero, es un estudio correlacional y no puede demostrar por sí solo que el Visón es el agente causal de los patrones de uso de hábitat observados en las aves acuáticas (Park 2004; Fasola et al. 2011). Segundo, aunque las relaciones se observaron para una variedad de sitios independientes, la selección de los sitios de estudio no eliminó variables de confusión (i.e., otros disturbios antrópicos) que también podrían explicar las relaciones observadas (Park 2004). Tercero, se compararon lagos con características muy diferentes y no se controlaron ni tuvieron en cuenta otras covariables ambientales que también podrían explicar la variación en la riqueza y la abundancia de aves acuáticas (Roesler 2015). Y cuarto, las relaciones observadas entre la presencia del Visón y la abundancia de las aves acuáticas no estuvieron apoyadas por

evidencia empírica acerca de la ecología trófica del Visón en el área (Valenzuela et al. 2016). De esta forma, existe aún poca comprensión del impacto del Visón sobre la biota de la Patagonia, así como también resultados sólidos que fundamenten prácticas de manejo tales como el control de las poblaciones de esta especie exótica (Fasola et al. 2011; Valenzuela et al. 2016).

Para una mejor comprensión del impacto del Visón sobre las aves acuáticas de Patagonia, Peris et al. (2009) remarcaron la necesidad de investigar la relación entre la abundancia de éste depredador exótico y la abundancia de aves acuáticas. Valenzuela et al. (2013a) también destacaron la falta de información sobre la respuesta de las poblaciones de presas y de las comunidades nativas al impacto del Visón, y recomendaron que se hicieran estudios del impacto de éste depredador exótico donde se tuviera en cuenta el contexto ecológico de las poblaciones de las presas. A su vez, para aportar evidencia científica que le de soporte empírico a las decisiones de manejo, Fasola et al. (2011) sugirieron que debían realizarse estudios sistemáticos del impacto del Visón en los frentes de dispersión en Patagonia continental.

En este contexto, la pregunta de este trabajo de tesis doctoral fue: *¿Cuál es el efecto ecológico del Visón sobre las aves nativas en el norte de la Patagonia andina?* Las hipótesis generales de trabajo fueron: *durante la época estival de los lagos del norte de la Patagonia andina, (a) el Visón depreda una gran cantidad y variedad de aves nativas, y (b) la depredación del Visón impacta o causa un efecto ecológico negativo sobre las poblaciones y ensambles de aves nativas* (Figura 1). Para responder esta pregunta y contrastar las hipótesis, se tuvieron en cuenta las observaciones hechas a los estudios de Peris et al. (2009) y Pescador et al. (2012), así como las sugerencias hechas por Peris et al. (2009), Fasola et al. (2011) y Valenzuela et al. (2013a). Se realizó un estudio observacional complementado con un estudio de dieta durante la época estival de lagos pequeños y medianos del PN Lanín, el área protegida del norte de la Patagonia andina donde se encuentra el frente norte de dispersión de esta especie exótica. Primero se contrastó la hipótesis (a) mediante un estudio de dieta de Visón por análisis del contenido de heces. Luego se contrastó la hipótesis (b) relacionando variables de las poblaciones y comunidades de aves terrestres y acuáticas con la abundancia del Visón y otras variables ambientales. Las predicciones fueron: *durante la época estival de lagos pequeños y medianos del PN Lanín, (i) las aves son categorías de presa frecuentes en las heces de Visón; (ii) las heces de Visón incluyen una gran variedad taxonómica y ecológica de aves; (iii) la frecuencia de las aves en las heces del Visón está relacionada*

positivamente con la abundancia de aves; y (iv) la abundancia del Visón tiene un efecto estadístico negativo sobre la riqueza específica y la abundancia de las aves acuáticas y terrestres (Figura 1).

A su vez, las observaciones pertinentes para poner a prueba las predicciones (i) a (iv) estuvieron relacionadas entre sí por medio de la siguiente hipótesis de trabajo: (c) *el Visón puede sobrevivir y sostener sus poblaciones cambiando la dieta luego de afectar al ensamble de aves.* Se contrastó la hipótesis (c) relacionando la abundancia relativa de visones, la abundancia de aves y la importancia relativa de las aves en la dieta del Visón. La predicción fue: (v) *a mayor abundancia relativa de visones, menor abundancia de aves acuáticas, y menor importancia relativa de las aves acuáticas en las heces de Visón.* Por último, dado que el estudio observacional tuvo en cuenta distintos factores ambientales de confusión, también se contrastaron distintas hipótesis de trabajo sobre asociaciones de hábitat de las aves terrestres y acuáticas.

OBJETIVOS

El enigma más profundo del misterio es la puerta por donde entran todas las maravillas. Lao Tsé en Tao Te King.

Objetivo general: Evaluar el impacto ecológico del Visón Americano *Neovison vison* sobre las poblaciones y ensambles de aves del norte de la Patagonia andina.

Objetivos específicos:

1. Describir la dieta del Visón en lagos del PN Lanín.
 1. a. Determinar la importancia relativa de las aves con respecto a otras categorías taxonómicas de presa.
 1. b. Identificar los taxones de aves consumidas al menor nivel taxonómico posible.
 1. c. Evaluar la relación entre la abundancia de las aves acuáticas y la ocurrencia e importancia de las aves y otras categorías taxonómicas de presa.
2. Evaluar el efecto ecológico del Visón sobre las poblaciones y ensambles de aves terrestres del bosque ripario en lagos del PN Lanín.
 2. a. Determinar el sentido y la magnitud relativa del efecto estadístico del Visón sobre variables poblacionales y comunitarias de las aves terrestres.

2. b. Evaluar el efecto ecológico de otros factores ambientales que podrían explicar la variación observada en las poblaciones y ensamblajes de aves terrestres.
3. Evaluar el efecto ecológico del Visón sobre las poblaciones y ensamblajes de aves acuáticas en lagos del PN Lanín.
 3. a. Determinar el sentido y la magnitud relativa del efecto estadístico del Visón sobre variables poblacionales y comunitarias de aves acuáticas.
 3. b. Evaluar el efecto de otros factores ambientales que podrían explicar la variación observada en las poblaciones y ensamblajes de aves acuáticas.

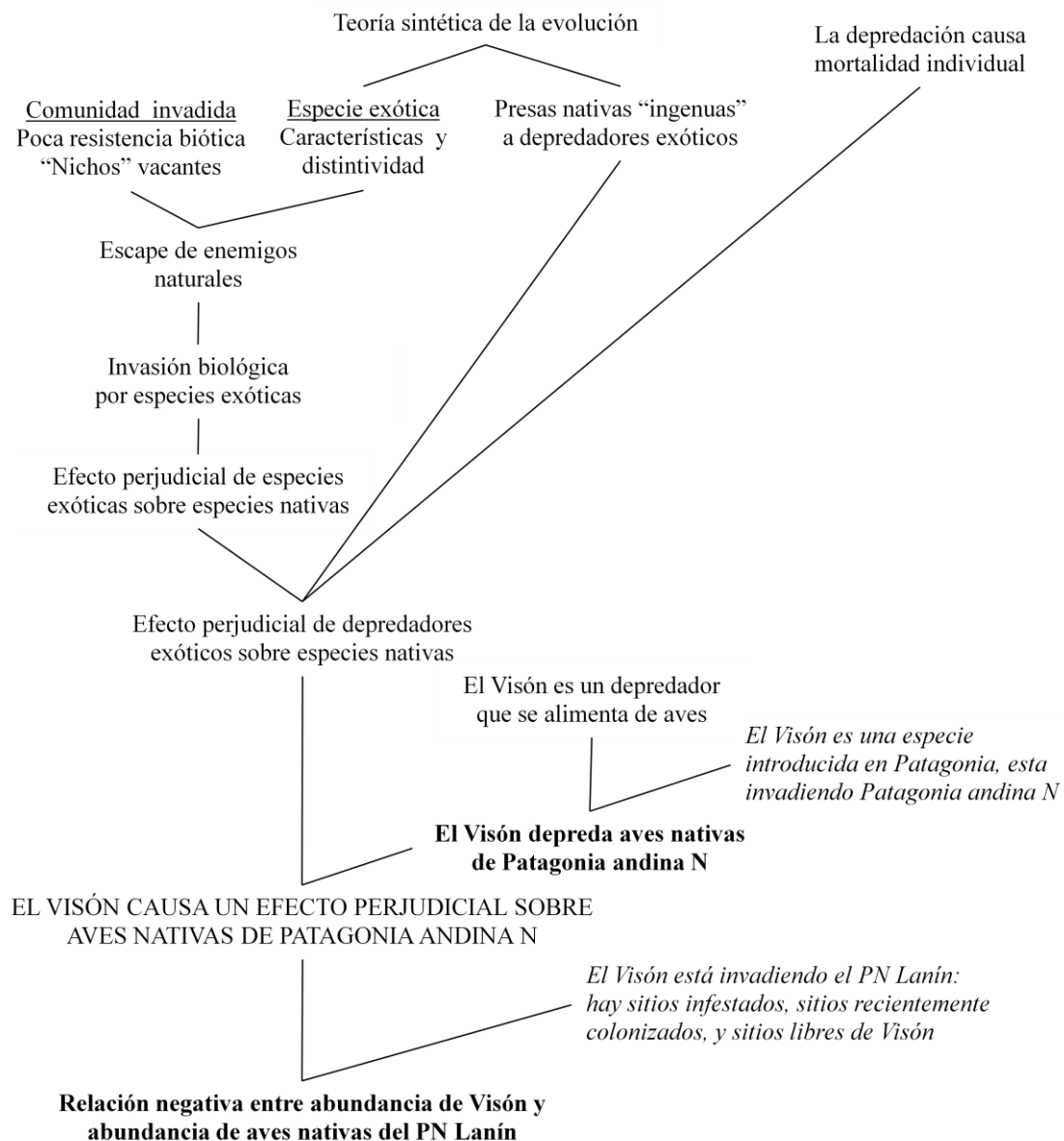


Figura 1. Esquema hipotético-deductivo del estudio, con las hipótesis científicas, de más abstractas o generales (arriba) a más concretas y particulares (abajo), así como la principal hipótesis de trabajo (mayúscula), las condiciones del estudio (cursiva), y las consecuencias observacionales (negrita).

Capítulo 2. Antecedentes generales

LAS AVES DEL SUR DE SUDAMÉRICA Y DEL NORTE DE LA PATAGONIA ANDINA

“... la belleza del cosmos no procede sólo de una unidad en la variedad, sino también de la variedad en la unidad”. Fray Guillermo de Baskerville a su pupilo Adso de Melk, en *El Nombre de la Rosa* de Umberto Eco.

La avifauna de Sudamérica es una de las más diversas (Ridgely & Tudor 1994a): De las 9993 especies de aves del mundo (Wilman et al. 2014), 3359 son nativas de Sudamérica –i.e., un 34% de las aves de todo el mundo– (Remsén et al. 2017). La cantidad de especies y endemismos de la avifauna sudamericana es mayor que la de Norteamérica, aún cuando se comparan entre sí latitudes templadas y frías de ambos continentes (Blackburn & Gaston 1996). En América, los suboscines (Orden Passeriformes, Suborden Tyranni) representan una de las más grandes radiaciones de vertebrados endémicos del continente (Ohlson et al. 2013; Remsen et al. 2017). Los Furnariidae, suboscines endémicos de Sudamérica, constituyen una de las familias más diversas de aves, con una variedad morfológica y de nichos que no se observa en ningún otro grupo de Passeriformes (Remsen 2003). En el sur del continente y a lo largo de la Patagonia andina se encuentran los bosques de *Nothofagus*, una comunidad con una avifauna muy singular debido a su ecología e historia únicas (Vuilleumier 1985; Raffaele et al. 2014).

Los bosques de la Patagonia andina

Tradicionalmente se considera a la Patagonia como la región geográfica del sur de Sudamérica que se extiende desde el seno de Reloncaví (42°S, Chile) y desde el Río Colorado (35°S, Argentina) hasta las islas del Atlántico Sur, a 55°S (Rey Balmaceda 1976; Morello et al. 2012) (Figura 1). Sin embargo, los límites septentrionales de la Patagonia han sido ampliamente discutidos y existirían, además de una Patagonia geográfica, otra Patagonia geológica (Ramos et al. 2004) y otra Patagonia biogeográfica (Cabrera & Willink 1980; Morrone 2015). Haciendo uso de las regionalizaciones biogeográficas, en este estudio se define a la Patagonia como la región geográfica que incluye a las subregiones Patagónica y Subantártica (región Andina), así como a los sectores más australes (i.e., al sur del Río Colorado) de las provincias Pampeana (región

Neotropical) y del Monte (zona de transición Sudamericana) (Morrone 2014, 2015) (Figura 2).

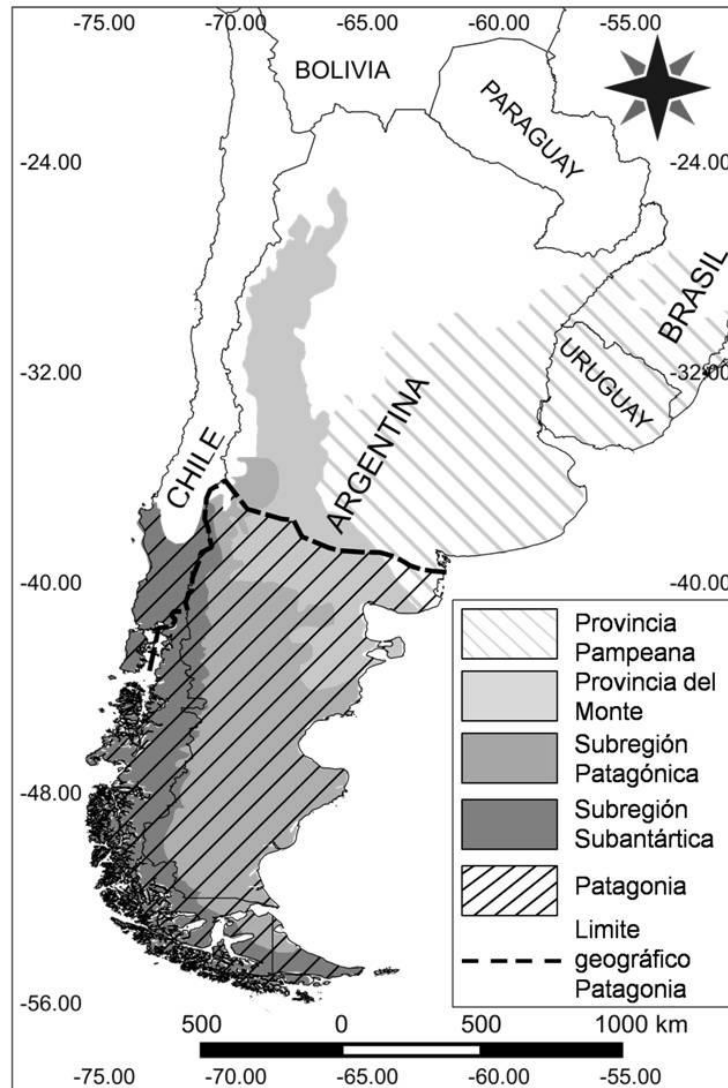


Figura 2. Mapa del sur de Sudamérica mostrando los límites de la Patagonia y las unidades biogeográficas que abarca, según la regionalización de Morrone (2014, 2015). Los archivos ESRI correspondientes a las unidades biogeográficas de las regionalizaciones de Morrone fueron tomadas de Löwenberg-Neto (2014, 2015).

Según el paisaje, la región de la Patagonia se divide en: la Patagonia andina, al oeste y dominada por bosques, que corresponde a una estrecha franja de 100-250 km de ancho y que se extiende a lo largo de los Andes Patagónicos; y la Patagonia extraandina, en el centro y el litoral de la región, dominada por estepas y mesetas, que se extiende desde la cordillera hasta la costa atlántica, incluyendo a las islas del Atlántico Sur (Rey Balmaceda 1975; Morello et al. 2012; Raffaele et al. 2014). Desde un punto de vista biogeográfico, la Patagonia andina se correspondería con la subregión Subantártica de la

región Andina *sensu* Morrone (2015) (sin incluir a las islas Malvinas y Juan Fernández), y la Patagonia extraandina correspondería a la subregión Patagónica, a las extensiones más australes del Monte y de la Pampa, y a las islas Malvinas (Figura 3). El norte de la Patagonia andina se extiende desde el límite norte de la Patagonia hasta los 42°S, y su historia, geología y biota parecen tener una identidad diferenciada del resto de la Patagonia andina (Vuilleumier 1985; Morello et al. 2012; Morrone 2015).

El relieve de la Patagonia argentina está conformado por: La Cordillera de Los Andes (i.e., los Andes Patagónicos), en el oeste; la Precordillera, una cadena paralela de colinas más antiguas y erosionadas al este de los Andes Patagónicos; y las sierras y mesetas de la estepa patagónica (Rey Balmaceda 1975; Morello et al. 2012). En general, la Cordillera de Los Andes representa una barrera para los vientos húmedos provenientes del Pacífico y determina una disminución longitudinal de precipitaciones de oeste a este (Cabrera & Willink 1980; Morello et al. 2012). Sin embargo, los Andes Patagónicos presentan algunas características que los diferencian del resto de la cordillera: Si bien al norte de la Patagonia la cordillera es una cadena continua de montañas que se eleva desde de los 2000 m hasta los 6000 m de altitud, formando una barrera geográfica efectiva para las biotas de uno y otro lado de la cordillera, desde los 39°S (Lago Aluminé, Neuquén) y hacia el sur, la cordillera es una cadena interrumpida de montañas de no más de 4000 m de altitud, con pasos bajos por los que las biotas de uno y otro lado de la cordillera están comunicadas (Vuilleumier 1985; Morello et al. 2012), incluyendo a los mamíferos exóticos invasores (Jaksic et al. 2002).

Uno de los dos principales tipos de vegetación presentes en la Patagonia es el de los bosques templados, que cubren las laderas lluviosas a ambos lados de los Andes Patagónicos, y se extienden desde los 35°S hasta el archipiélago del Cabo de Hornos (55°S), al sur de Tierra del Fuego. El otro tipo de vegetación presente en la región es el de las estepas, que se extienden al este de los Andes hasta la costa atlántica, desde los 36°S hasta el sur de la Patagonia y algunas islas del Atlántico Sur (Morello et al. 2012; Raffaele et al. 2014). Los bosques constituyen el principal tipo de vegetación de la Patagonia andina y le dan su nombre a la ecorregión Bosques Patagónicos, mientras que las estepas constituyen el tipo de vegetación dominante de la Patagonia extraandina y le dan su nombre a la ecorregión Estepa Patagónica (Morello et al. 2012).

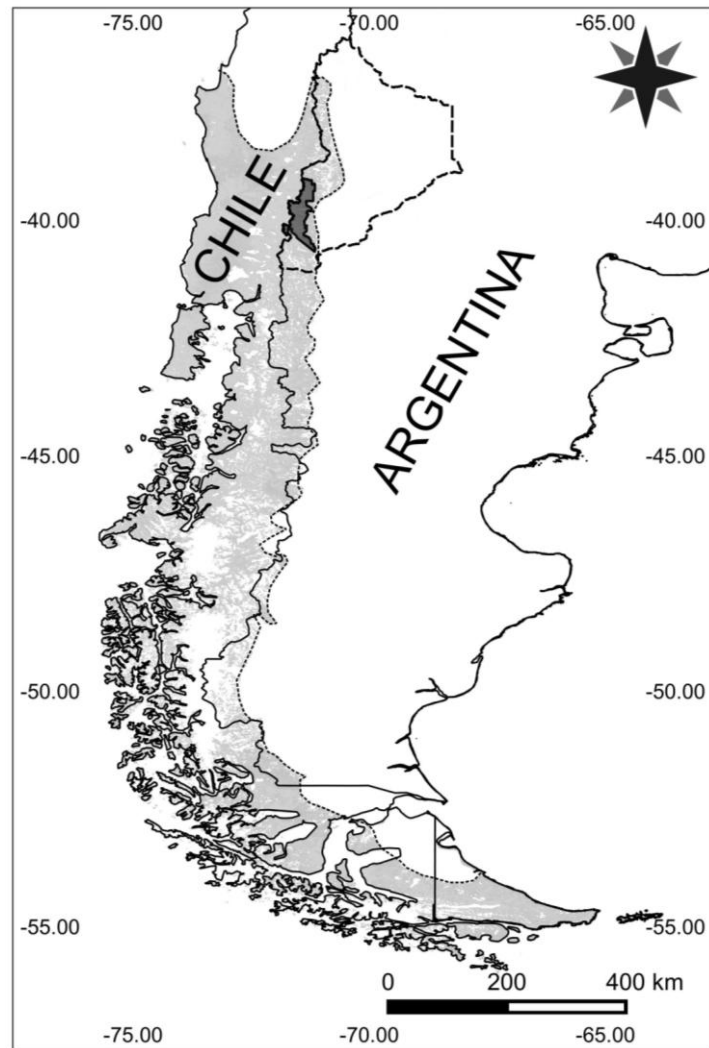


Figura 3. Región de la Patagonia, mostrando los límites de la Patagonia andina (línea punteada delgada), la cobertura del estrato arbóreo (gris claro) para la subregión Subantártica de la región Andina (Morrone 2015), y la ubicación del Parque Nacional Lanín (gris oscuro) en el norte de la Patagonia andina, sur de la provincia de Neuquén (línea punteada gruesa). La imagen satelital de cobertura fue tomada de Global Land Cover-SHARE (Latham et al. 2014).

Los bosques se encuentran dominados por árboles del género *Nothofagus*, y tienen un sotobosque denso dominado por cañas del género *Chusquea* (Cabrera 1971). Se los ha designado de distintas maneras (Tabla 1), aludiendo a la ubicación geográfica o biogeográfica, al clima o a la flora, pero en este estudio se designarán simplemente como bosques patagónicos. Por su parte, la estepa patagónica se desarrolla en un clima templado árido a semiárido, no tiene árboles y la vegetación se encuentra esparcida dejando suelo desnudo entre ella. A su vez, la estepa puede ser herbácea, cuando está dominada por gramíneas cespitosas (e.g., coirones de los géneros *Festuca* y *Stipa*), o

puede ser arbustiva, cuando está dominada por arbustos bajos (Cabrera & Willink 1980).

Tabla 1. Resumen de los distintos términos para designar a los bosques de la Patagonia Andina.

Término designativo	Ejemplos
“Bosques Patagónicos”	Vuilleumier 1967, 1972, 1985; Ralph 1985; Estades 1997; Morello et al. 2012
“Bosques Andino-patagónicos”	Rey Balmaceda 1976
“Bosques de <i>Nothofagus</i> del sur de Sudamérica”	Vuilleumier 1985; Ridgely & Tudor 1994a
“Bosques templados del sur de Sudamérica”	Remsen 2003; Altamirano et al. 2012
“Bosques templados lluviosos de Sudamérica”	Sieving et al. 2000; Reid et al. 2004
“Bosques Subantárticos”	Morello et al. 2012

Entre los bosques y la estepa patagónicos se desarrolla un estrecho ecotono caracterizado por bosques abiertos y parches de bosque inmersos en una matriz de estepa, dominados por Ciprés de Cordillera *Austrocedrus chilensis* o Ñire *Nothofagus antarctica* (Vuilleumier 1985; Schlichter & Laclau 1998; Morello et al. 2012). En el ecotono del norte de la Patagonia Andina, también se desarrollan bosques de Maitén *Maytenus boaria*, Pehuén *Araucaria araucana* y Lenga *N. pumilio* (Schlichter & Laclau 1998; Morello et al. 2012).

La complejidad estructural, la composición y la diversidad de la vegetación de los bosques patagónicos cambian con la altitud, la latitud y la longitud. Los bosques de *Nothofagus* crecen desde el nivel del mar hasta los 1700 m sobre el nivel del mar, y a medida que aumenta la altitud, los bosques se van haciendo más achaparrados y pasan de estar dominados por Roble Pellín *N. obliqua* y Coihue *N. dombeyi*, a estar dominados por Ñire y Lenga. A su vez, la complejidad estructural y la diversidad disminuyen a medida que aumenta la latitud y el clima se hace más frío, y hacia el este de los Andes Patagónicos, siguiendo el gradiente de disminución de las precipitaciones (Morello et al. 2012; Raffaele et al. 2014).

La flora de los bosques patagónicos muestra el síndrome del aislamiento geográfico, característico de las biotas de islas oceánicas. Presenta una gran proporción de familias en contraste con una baja proporción de especies, una gran proporción de géneros monotípicos y un gran nivel de endemismos (Villagrán & Hinojosa 1997). A su vez, la composición de la flora de éstos bosques muestra relaciones florísticas con otros bosques de Sudamérica y Australasia. Por ejemplo, los árboles del género *Nothofagus*

dominan tanto los bosques del sur de Sudamérica así como los de Nueva Guinea, Australia, Nueva Caledonia, Tasmania y Nueva Zelanda. Árboles de los géneros *Podocarpus* y *Araucaria* también se encuentran presentes en otros bosques tropicales de Sudamérica (selvas Yungas y Paranaense) y en bosques de Australasia. A éstos elementos se suman géneros endémicos que se habrían originado en Patagonia, pero que son afines a otros taxones de Gondwana –e.g., *Austrocedrus* y *Fitzroya*– (Villagrán & Hinojosa 1997; Quiroga 2010).

Los humedales de la Patagonia andina

Otro tipo de hábitat muy importante para la biota de la Patagonia andina son los ambientes acuáticos y los humedales. Los humedales son tipos de hábitat donde el agua es el factor principal que influye en el ambiente físico y las comunidades asociadas, y se encuentran en áreas cubiertas por aguas poco profundas o allí donde el nivel freático yace en la superficie del suelo o justo por debajo, incluyendo a las costas y ambientes riparios adyacentes (Ramsar Convention Secretariat 2011).

Aún representando un 5% de la superficie de toda la Patagonia, los humedales sostienen comunidades muy productivas y diversas, albergan especies endémicas de peces, anfibios y aves acuáticas, y ofrecen distintos bienes y servicios de ecosistema al ser humano (Iglesias & Pérez 1998; Perotti et al. 2005). En la Patagonia argentina, se encuentran desde los Andes Patagónicos hasta el Atlántico, y sus características ambientales varían a lo largo del gradiente longitudinal de precipitaciones (Iglesias & Pérez 1998; Perotti et al. 2005; Chimner et al. 2011). Debido a la falta de conocimiento básico sobre la ecología de los humedales de la Patagonia, no hay generalizaciones ecológicas para la región y las clasificaciones de humedales son locales (Perotti et al. 2005; Clausen et al. 2006; Chimner et al. 2011). En base a la bibliografía, a continuación se resumen los principales tipos de humedales presentes en el norte de la Patagonia andina.

Ríos y arroyos. Ambientes acuáticos lóticos (Ringuelet 1962). Las nacientes se encuentran en los Andes Patagónicos y son afluentes/efluentes de lagos, lagunas y pantanos (Iglesias & Pérez 1998). Cuando las cuencas son exorreicas, las vertientes pueden ser atlánticas o pacíficas (Morello et al. 2012). En las últimas décadas, los ríos de la Patagonia han sido invadidos por bosques riparios de salicáceas exóticas –i.e., sauces del género *Salix* y álamos del género *Populus*– (Thomas et al. 2015).

Lagos y lagunas. Ambientes acuáticos lénticos, con humedales de tipo lacustre en sus márgenes (Clausen et al. 2006; Ramsar Secretariat Convention 2011). Los lagos son cuerpos de agua lénticos permanentes, lo suficientemente profundos como para tener un perfil térmico definido y estratificación persistente. Tienen un lecho diferenciado en plataforma, talud y llanura béntica, y presentan una comunidad litoral o periférica diferenciada de otra comunidad béntica o profunda. Por otro lado, las lagunas son cuerpos de agua lénticos permanentes o transitorios, poco profundos, con circulación continua y sin perfil térmico definido, y por lo tanto carecen de estratificación persistente. Tienen sedimento propio diferenciado del suelo emergido circundante, y todo su lecho alberga comunidades litorales con abundante actividad saprotrófica (Ringuelet 1962).

En la Patagonia andina, los lagos son profundos, sin plataforma y con orillas abruptas, y han sido formados por actividad glaciaria –i.e., se encuentran presentes en cuencas rocosas formadas por erosión glaciaria–. Son lagos dimícticos –i.e., tienen dos períodos de circulación anual– y oligotróficos, con mucho más hipolimnion que epilimnion, y no existe metalimnion. El agua es transparente, hay poca materia en suspensión (generalmente sedimentos de tipo mineral), y la visibilidad es de 10 m o más de profundidad. El pH es neutro, la concentración de oxígeno disuelto es alta, y el fitoplancton es escaso (Ringuelet 1962). En los márgenes se desarrollan humedales muy productivos tales como las llanuras de fango, y pueden haber comunidades vegetales palustres dominadas por juncáceas y ciperáceas (Clausen et al. 2006). En los ríos y lagos del norte de la Patagonia andina, los peces más comunes son la Perca Criolla *Percichthys trucha*, nativa de la Patagonia, y distintas especies de salmónidos introducidos, tales como la Trucha Marrón *Salmo trutta* y la Trucha Arcoiris *Oncorhynchus mykiss* (Cussac et al. 2016).

En el ecotono y la estepa son más frecuentes los lagos eutróficos y las lagunas, con una plataforma extensa y orillas de pendiente suave. El epilimnion es mayor que el hipolimnion, hay mucha materia orgánica en suspensión y la visibilidad es muy baja. El pH es alcalino, la concentración de oxígeno disuelto es baja, y el plancton es abundante y diverso. La fauna bentónica también es abundante y diversa, y la productividad es alta (Ringuelet 1962; Perotti et al. 2005). También hay lagos someros y lagunas semipermanentes o transitorias en cuencas endorreicas, con comunidades vegetales compuestas de plantas acuáticas sumergidas, emergentes y palustres (Perotti et al. 2005).

Pantanos. Ambientes acuáticos lénticos con aguas estancadas y suelos inorgánicos o minerales (Clausen et al. 2006; Chimner et al. 2011; Ramsar Convention Secretariat 2011). En el norte de la Patagonia andina se encuentran principalmente en el ecotono (Chimner et al. 2011). Sus comunidades vegetales siempre están compuestas por herbáceas y plantas acuáticas, pero dependiendo de las especies dominantes se puede hablar de pantanos palustres –i.e., dominados por ciperáceas y juncáceas–, o pantanos arbustivos –i.e., dominados Ñire– (Clausen et al. 2006; Chimner et al. 2011).

Mallines y vegas. Humedales con el nivel freático cerca de la superficie del suelo, presentes en valles aluviales, cauces fluviales y depresiones glaciales (Perotti et al. 2005; Clausen et al. 2006). Más comunes en estepas altoandinas y en la estepa patagónica que en los bosques patagónicos (Chimner et al. 2011). Las comunidades vegetales pueden ser: (a) pastizales dominados por gramíneas como *Festuca* spp., nunca con aguas someras pero con suelos saturados durante la primavera, conocidos como mallines méxicos; o (b) pastizales higrófilos conocidos como mallines húmedos o vegas, dominados por ciperáceas como *Scirpus* spp. y juncáceas como *Juncus* spp., con aguas someras estancadas durante la primavera (Perotti et al. 2005; Clausen et al. 2006; Chimner et al. 2011). En general, el suelo es ácido, con baja concentración de oxígeno y alta cantidad de materia orgánica (Perotti et al. 2005; Clausen et al. 2006). El nivel freático varía mucho a lo largo del año, con un máximo en primavera y un mínimo en verano (Chimner et al. 2011). Son muy importantes para la biota de la Patagonia, tanto para las comunidades de animales nativos –e.g., Guanaco *Lama guanicoe* y cauquenes *Chloephaga* spp.–, así como para el ganado exótico (Perotti et al. 2005; Clausen et al. 2006).

Las aves de los humedales del norte de la Patagonia andina

Entre las aves acuáticas presentes en el norte de la Patagonia andina, las especies más comunes y/o abundantes pertenecen a las familias Podicipedidae, Anatidae y Rallidae (Christie et al. 2004; Pescador & Peris 2009). La Familia Podicipedidae (Orden Podicipediformes) tiene distribución cosmopolita y agrupa a unas 22 especies de aves estrictamente acuáticas que se reproducen en ambientes de agua dulce pero que fuera de la época reproductiva pueden migrar a costas marinas (Blake 1977; Limona & del Hoyo 1992). Su cuerpo está adaptado al buceo y son malas voladoras y caminadoras, por lo que muestran reluctancia a salir del agua y ante un peligro eligen zambullirse y bucear para escapar. Habitan lagunas y lagos con fango o arena en el lecho bentónico, y con

mucha vegetación acuática flotante y emergente. A pesar de su reducida capacidad de vuelo, muchas especies de climas templados y fríos migran a menores latitudes fuera de la época reproductiva (Blake 1977; Limona & del Hoyo 1992). Entre las especies presentes en el norte de la Patagonia andina, las más comunes son el Macá Grande *Podiceps major* y el Macá Común *Rollandia rolland*, aunque en humedales de ecotono también se puede observar al Macá Plateado *P. occipitalis* (Christie et al. 2004; Pescador & Peris 2009; Pescador et al. 2012).

La Familia Anatidae (Orden Anseriformes) tiene distribución cosmopolita y agrupa a 147 especies de aves acuáticas que habitan ambientes de agua dulce (Carboneras 1992). Generalmente, en las regiones de climas templados y fríos, los anátidos son visitantes estivales que arriban para reproducirse. Las nidadas constan de huevos relativamente grandes y numerosos (i.e., 4-12), y el nido suele consistir en una depresión en el suelo revestida por abundante plumón del pecho de la hembra. Los pichones son nidífugos y tienen abundante plumón de coloración variable, dependiendo de la especie (Carboneras 1992). Los cauquenes del género *Chloephaga* son anátidos relativamente grandes, endémicos del sur de Sudamérica, que se alimentan de hojas y tallos de hierbas tiernas (Carboneras 1992). En el norte de la Patagonia andina están presentes el Cauquén Común *C. picta* y el Cauquén Real *C. poliocephala*, siendo esta última la especie más común y abundante (Christie et al. 2004; Pescador & Peris 2009). Ambas especies forrajean principalmente en prados y pastizales secos, pero el Cauquén Común habita pastizales que pueden estar alejados del agua, mientras que el Cauquén Real siempre está asociado a ríos, lagunas y lagos de áreas boscosas. El Cauquén Común siempre nidifica en el suelo entre pastos altos o arbustos tupidos, mientras que el Cauquén Real también puede hacerlo en huecos de árboles (Carboneras 1992; Altamirano et al. 2012; JM Girini, obs. pers.). Al final de la época reproductiva los cauquenes migran al sur de la provincia de Buenos Aires, aunque una parte de la población de Cauquén Real permanece en grandes bandadas en campos de la Patagonia (Carboneras 1992; N Cossa, CONICET, & S Di Martino, Áreas Naturales Protegidas de Neuquén, com. pers.).

Otros anátidos comunes y abundantes del norte de la Patagonia andina son el Pato Overo *Anas sibilatrix*, el Pato Barcino *A. flavirostris* y el Pato Maicero *A. georgica* (Christie et al. 2004; Pescador & Peris; Pescador et al. 2012). Estas especies tienen una amplia distribución en el sur de Sudamérica y las poblaciones más australes migran hacia el norte fuera de la época reproductiva (Carboneras 1992). Habitan todo tipo de ambientes acuáticos dulceacuícolas, tales como ríos, lagos, lagunas y pantanos, y se

asocian principalmente a tipos de hábitat abiertos tales como pastizales y mallines. Se alimentan de plantas e invertebrados acuáticos que buscan y filtran en la costa o en agua abierta, chapuceando o hundiendo la cabeza, pero nunca buceando (Carboneras 1992).

La Familia Rallidae (Orden Gruiformes) tiene distribución cosmopolita y agrupa a 133 especies de aves con morfologías y hábitos muy variados (Taylor 1996). En general son aves de pequeño a mediano tamaño, tienen cuerpos cortos y comprimidos lateralmente, adaptados a moverse entre la vegetación acuática emergente, y las alas son cortas y redondeadas. Por ello no son buenas voladoras, pero esto no las priva de hacer grandes movimientos de dispersión (Taylor 1996). En el norte de la Patagonia andina la Gallareta Ligas Rojas *Fulica armillata* es la especie más común y abundante de esta familia (Christie et al. 2004; Pescador & Peris 2009). Las gallaretas representan los miembros más acuáticos de la familia, pueden zambullirse y bucear, y habitan principalmente ambientes de agua dulce con abundante vegetación acuática emergente, tales como pantanos, lagunas y lagos. Si bien son aves gregarias, durante la época reproductiva se vuelven muy territoriales y agresivas, principalmente con otras gallaretas pero también con otras especies de aves acuáticas. Son principalmente herbívoras, pero también se alimentan de invertebrados tales como insectos, crustáceos y moluscos (Taylor 1996).

Aunque no son aves tan abundantes en los humedales patagónicos, las remolineras Común *Cinclodes fuscus* y Araucana *C. patagonicus* (Orden Passeriformes, Familia Furnariidae), son especies comunes que habitan las costas de ríos y lagos en estepas y bosques de la Patagonia andina (Vuilleumier 1985; Ridgely & Tudor 1994b). Son furnáridos generalizados y de aspecto uniforme, siempre terrestres y asociados a ambientes acuáticos (Ridgely & Tudor 1994b). La Remolinera Común tiene una distribución amplia en el centro y sur de Argentina y Chile, migra hacia el norte fuera de la época reproductiva, y habita tipos de hábitat no-boscosos tales como estepas herbáceas, pastizales y mallines. Por otro lado, la Remolinera Araucana es un ave residente de la Patagonia andina y habita costas rocosas de lagos y ríos en el bosque patagónico y el ecotono con la estepa (Vuilleumier 1985; Ridgely & Tudor 1994b; Remsen 2003). Solas, en pareja o en pequeños grupos familiares, recorren las costas buscando invertebrados que capturan en el fango, las rocas o la hojarasca (Ridgely & Tudor 1994b; Remsen 2003). Nidifican en túneles excavados en barrancos, en grietas de rocas, y en cavidades naturales de árboles (Remsen 2003; Ojeda 2016; JM Girini, obs. pers.).

Las aves de los bosques del norte de la Patagonia andina

En relación con la estepa patagónica y otros bosques de Sudamérica, la avifauna de los bosques patagónicos tiene una riqueza específica relativamente baja –i.e., de los 89 géneros y 138 especies presentes en la Patagonia, 40 géneros y 46 especies habitan estos bosques–. Por un lado, esto representa una anomalía con respecto a la hipótesis de la heterogeneidad de hábitat, de la cual se deduce que en los bosques deberían observarse más especies que en la estepa. Por el otro, las cifras también muestran que la relación entre el número de especies por género es muy baja y que la mayoría de los géneros son monotípicos (Vuilleumier 1967, 1972, 1985).

La avifauna de los bosques patagónicos presenta una serie de particularidades que la distinguen de otras comunidades de aves de bosque. En primer lugar, muestra un nivel de endemismos muy alto –más del 41% de las especies (i.e., 19-22) y más del 10% de los géneros (i.e., cinco) son endémicos de este bioma– (Vuilleumier 1985; Willson et al. 1994). Segundo, muchos de los géneros y las especies muestran distintividad taxonómica con respecto a la avifauna presente en otros biomas de Sudamérica –i.e., están muy diferenciados morfológicamente de otros miembros de la misma familia y muestran afinidades inciertas sin el uso de la biología molecular– (Vuilleumier 1985; Ohlson et al. 2013). Tercero, la mayoría de las aves de estos bosques se distribuye a lo largo de toda la Patagonia andina, las especies muestran poca o ninguna variación geográfica en su morfología, ecología y comportamiento a lo largo de toda su distribución, y en el continente solo se observa aislamiento por barreras geográficas para las poblaciones de una o dos especies (Vuilleumier 1985).

Vuilleumier (1967, 1985) sugirió una serie de condiciones y procesos para explicar estas particularidades: (a) Aislamiento geográfico dentro de los bosques patagónicos desde antes del Plioceno, al menos; (b) condiciones ambientales y presiones selectivas relativamente uniformes a lo largo de estos bosques, así como especies tolerantes a amplios rangos de condiciones ambientales; (c) flujo génico entre poblaciones distantes, debido a la ausencia de barreras geográficas que favorezcan el aislamiento reproductivo; (d) bajas tasas de especiación dentro de los bosques patagónicos; y (e) evolución filética en los taxones más diferenciados.

Observando estas singularidades se concluye que la avifauna de los bosques patagónicos también muestra el síndrome del aislamiento geográfico característico de las biotas de islas oceánicas, tal como se observó para la flora de la región –i.e., baja riqueza específica y alta equitatividad, especies con nichos amplios que toleran grandes

rangos de condiciones ambientales, y alto nivel de endemismos– (Cody 1970; Vuilleumier 1985). Este síndrome es confirmado por la presencia de un nivel de endemismos intermedio entre el de las avifaunas de los bosques de *Nothofagus* de Tasmania (una isla continental con 12000 años de aislamiento) y de Nueva Zelanda (dos islas oceánicas con 50 millones de años de aislamiento) (Vuilleumier 1985). Como se observa para la flora, durante más de 10 millones de años la avifauna de los bosques patagónicos habría evolucionado en bosques aislados de otros bosques de Sudamérica por más de 1000 km de pampas, matorrales y estepas (Vuilleumier 1967, 1985; Villagrán & Hinojosa 1997).

A estas características singulares se agrega el hecho de que la avifauna de los bosques patagónicos está representada por pocos passeriformes oscines –a diferencia de otros bosques de Sudamérica–, y a que la mayoría de las especies pertenece a familias de passeriformes suboscines, principalmente Furnariidae y Rhynocryptidae, endémicas de Sudamérica, y Tyrannidae, de amplia distribución en América (Vuilleumier 1985). Así, la baja riqueza específica, la uniformidad de las comunidades de aves a lo largo de la Patagonia andina, y el gran nivel de endemismos pertenecientes a taxones estrictamente sudamericanos, le dan a la avifauna de los bosques patagónicos una identidad muy singular en todo el mundo (Ridgely & Tudor 1994a).

Las dos especies de ave más frecuentes y abundantes de los bosques patagónicos son pájaros suboscines: el Rayadito *Aphrastura spinicauda* (Familia Furnariidae) y el Fiofío Silbón *Elaenia albiceps* (Familia Tyrannidae, Orden Passeriformes). Otra especie común y abundante, cuya importancia relativa varía según el lugar, es la Ratona Común *Troglodytes aedon* (Familia Troglodytidae), un passeriforme oscine (Cody 1970; Vuilleumier 1972; Ralph 1985; Willson et al. 1994; Estades 1997). El Rayadito es un ave residente endémica de la Patagonia andina que habita bosques de *Nothofagus*, Pehuén o Ciprés (Remsen 2003), mientras que el Fiofío Silbón es un ave migratoria que visita la región durante la época reproductiva, habitando bosques y matorrales y arboledas de áreas urbanas y rurales (Hosner 2004). La Ratona es una especie de amplia distribución en toda América y en la Patagonia andina se la puede observar en matorrales, bordes y claros de bosque, jardines y parques arbolados de áreas urbanas y rurales (Kroodsma & Brewer 2005).

Otro grupo de especies que habitan los bosques patagónicos son cinco suboscines endémicos de éste bioma que se asocian estrictamente a la vegetación densa del estrato arbustivo y son reacios a salir del interior del bosque hacia hábitats abiertos (Krabbe

& Schulenberg 2003; Remsen 2003; Reid et al. 2004; Castellón & Sieving 2006). Una de estas especies pertenece de la familia Furnariidae, el Colilarga *Sylviorthorhynchus desmursii*, y las restantes cuatro pertenecen a la familia Rhinocryptidae: el Chucao *Scelorchilus rubecula*, el Huet-huet Común *Pterotochos tarnii*, el Churrín Andino *Scytalopus magellanicus* y el Churrín Grande *Eugralla paradoxa*. Juntas conforman el gremio de aves especialistas del sotobosque, pero se pueden observar algunas diferencias funcionales entre ellas. Por ejemplo, el Chucao y el Huet-huet son principalmente terrestres y forrajean en el suelo, mientras que las demás especies forrajean en el follaje de arbustos y cañas del género *Chusquea* (Ridgely & Tudor 1994b; Sieving et al. 2000; Reid et al. 2004; Altamirano et al. 2012). A su vez, las distintas especies muestran algunas particularidades especie-específicas. El Chucao es la especie más abundante de este gremio (Sieving et al. 2000; Reid et al. 2004), el Huet-huet Común es la especie más grande (Ridgely & Tudor 1994b; Sieving et al. 2000), y el Churrín Andino es la especie con mejor capacidad de vuelo, mostrando mayor tendencia a salir del interior del bosque para adentrarse en matorrales abiertos (Krabbe & Schulenberg 2003; Castellón & Sieving 2006). El Colilarga y el Churrín Grande son las especies más raras del gremio, y en Argentina parecen ser menos abundantes que en Chile (Ridgely & Tudor 1994b; Sieving et al. 2000; Reid et al. 2004). De todas estas especies, el Churrín es la única especie que no es endémica de los bosques patagónicos (Vuilleumier 1985).

Breve historia de la avifauna del norte de la Patagonia andina

Para comprender y predecir la invasión de una especie exótica y su impacto sobre las comunidades invadidas, además de conocer las características de la especie introducida, las características del ecosistema nativo y las interacciones entre la especie exótica y la comunidad nativa, es necesario conocer la historia de las biotas a las que éstas entidades biológicas pertenecen (Vermeij 1991; Lodge 1993; Cox & Lima 2006). Los cambios ambientales ocurridos durante el Cenozoico dan cuenta de las características tan singulares de los bosques y humedales de la Patagonia andina (Villagrán & Hinojosa 1997; Perotti et al. 2005), a la vez que permiten comprender la invasibilidad y fragilidad de sus biotas.

En el Cenozoico Inferior (Paleoceno), África ya estaba separada del resto de Gondwana, pero Sudamérica y Australia todavía se mantenían unidas a la Antártida. Hasta el Mioceno se extendieron bosques tropicales lluviosos en toda Sudamérica, albergando

plantas de géneros neotropicales (e.g., *Chusquea*) y austral-antárticos, como *Podocarpus* y *Araucaria*, que alcanzaron los trópicos, y *Nothofagus*, presentes en el sur (Villagrán & Hinojosa 1997). Durante el Eoceno-Oligoceno, el clima en el sur de Sudamérica se hizo más frío y seco por el establecimiento de la Corriente Circumpolar Antártica, luego de la separación entre Sudamérica y Antártida, produciendo la extinción de plantas neotropicales en el sur, una retracción de la vegetación tropical hacia el ecuador, y una expansión y diversificación de la vegetación austral-antártica en el sur (Ortiz-Jaureguizar & Cladera 2006).

Las transgresiones marinas del Mioceno Medio aislaron a los bosques patagónicos del resto de los bosques de Sudamérica, y las grandes extensiones de llanuras resultantes de la regresión marina del Mioceno Tardío fueron ocupadas luego por sabanas y pastizales en lo que hoy corresponde a las tierras bajas de la Diagonal Árida de Sudamérica (Villagrán & Hinojosa 1997; Ortiz-Jaureguizar & Cladera 2006). Desde el Eoceno el clima se vuelve más frío y seco, pero el establecimiento de la Corriente de Humboldt en el Mioceno y el levantamiento de los Andes del Plioceno profundizan drásticamente esta tendencia, y terminan forzando la diferenciación de los bosques y las estepas de la Patagonia (Ortiz-Jaureguizar & Cladera 2006). Así, los bosques patagónicos, con plantas endémicas de afinidades neotropical y austral-antártica, estuvieron aislados de otros bosques de Sudamérica por más de 1000 km de distancia durante 10 millones de años y hoy se encuentran rodeados por los matorrales y estepas de la Diagonal Árida (Villagrán & Hinojosa 1997).

Durante el Pleistoceno se producen cambios climáticos de gran amplitud y frecuencia acompañados de repetidas glaciaciones, los cuales tuvieron profundos efectos sobre la geomorfología y la biota de la Patagonia andina. En el norte de esta región, la distribución de las glaciaciones fue más dispersa que en el sur y los glaciares ocuparon y modelaron los valles que corren transversalmente a la cordillera (Morello et al. 2012). Los glaciares y el clima de los períodos glaciales causaron fragmentación y retracción del bosque patagónico, causando la extinción de muchas plantas de origen neotropical, así como la contracción de la distribución geográfica de plantas sensibles al frío (e.g., Ciprés de Cordillera). A su vez, los refugios glaciarios producidos durante las glaciaciones habrían favorecido la diferenciación poblacional de plantas tolerantes al frío como el Ñire y la Lengua (Raffaele et al. 2014). Durante el Holoceno (i.e., hace 12000 años) el clima se hizo más cálido y los glaciares se retiraron, dejando en la Patagonia andina valles y otras depresiones tales como los circos glaciarios, que se

llenaron con el agua de los ríos y arroyos, formando los lagos y humedales característicos de la región, incluyendo las vegas (Perotti et al. 2005; Clausen et al. 2006; Raffaele et al. 2014). El aislamiento geográfico que muestran los bosques y los lagos patagónicos los convierten en biomas susceptibles de ser invadidos, albergando biotas vulnerables a depredadores exóticos (Sala et al. 2000; Cox & Lima 2006).

En cuanto a la avifauna, aunque los bosques patagónicos comparten varios taxones de plantas y animales con otros bosques de *Nothofagus* del Hemisferio Sur, incluyendo otros bosques de Sudamérica, comparten la mayor proporción de taxones de aves con la estepa patagónica y, en menor medida, con la Puna (Vuilleumier 1985). La complejidad de afinidades observada en la avifauna sugiere que su desarrollo no sería un simple flujo de inmigrantes desde el norte (ver Cabrera & Willink 1980), sino más bien una serie de capas o mezcla de biotas de diferentes edades, con antiguos relictos de los bosques de Sudamérica (que se extendieron por todo el continente hasta el Neógeno), algunos géneros endémicos (producto del aislamiento geográfico, la evolución filética y la baja tasa de especiación en estos bosques), y varios estratos de inmigrantes más o menos recientes provenientes de otras regiones vecinas (Vuilleumier 1967, 1985). De esta forma, algunas especies pertenecen a géneros endémicos de los bosques patagónicos (e.g., *Sylviorthorhynchus*, *Pteroptochos*), y aunque hay algunas aves endémicas relacionadas con avifaunas de otros bosques de Sudamérica (e.g., *Campephilus magellanicus*), la mayoría de los endemismos tienen afinidades con avifaunas andino-patagónicas (e.g., *Scelorchilus*, *Scytalopus*). A estos elementos endémicos se agregan otros taxones no endémicos pertenecientes a avifaunas de toda Sudamérica y América (e.g., *Elaenia*, *Troglodytes aedon*, etc.), e incluso de todo el mundo (e.g., *Turdus*) (Vuilleumier 1985).

Desde el Paleoceno hasta el Mioceno, los ancestros de algunas especies endémicas se habrían distribuido a lo largo de los bosques tropicales lluviosos, que se extendieron por todo el sur de Sudamérica (e.g., *C. magellanicus*). Durante ése período, algunos géneros endémicos de los bosques patagónicos ya se habían originado en el sur del continente, distribuyéndose a lo largo de los bosques tropicales que ocupaban toda la Patagonia (e.g., *Pteroptochos*) (Vuilleumier 1985). Después del Oligoceno, cuando el clima se hizo más frío y seco y los bosques tropicales fueron reemplazados por sabanas en el este de la Patagonia, algunos taxones endémicos se pueden haber originado por inmigraciones tempranas desde las regiones vecinas (e.g., *Aphrastura*, *Sylviorthorhynchus*) (ver Ohlson et al. 2013). Más tarde, luego de que los bosques

patagónicos quedaran aislados de los demás bosques de Sudamérica en el Mioceno-Plioceno, los suboscines endémicos restantes se pueden haber originado por inmigraciones tardías desde la estepa y los Andes (e.g., *Scelorchilus*). Y durante el Pleistoceno, con las expansiones y retracciones del bosque siguiendo los cambios cíclicos del clima y las glaciaciones, otros taxones particulares de estos bosques se pueden haber originado por inmigraciones más recientes también desde la estepa y los Andes (e.g., *Scytalopus*) (Vuilleumier 1985; Ohlson et al. 2013).

EL VISÓN AMERICANO, UN DEPREDADOR EXÓTICO INVASOR EN LA PATAGONIA

Las invasiones biológicas por especies exóticas

Para evitar confusiones, es necesario delimitar el concepto detrás de la expresión “invasiones biológicas por especies exóticas”, ya que los términos “especie invasora” y “especie exótica” suelen usarse como sinónimos (Simberloff 2011) y dicha expresión puede parecer redundante. Las especies exóticas o introducidas son especies que han sido transportadas de forma intencional o accidental por los humanos, desde sus rangos nativos en los que se mantenían confinadas por distintas barreras, hasta nuevas áreas que no podían colonizar por sus propios medios de dispersión (Richardson et al. 2000). Una vez introducidas en una nueva área, sólo aquellas especies exóticas que logran superar ciertas barreras en los ecosistemas del rango exótico, establecen poblaciones donde la reproducción y la supervivencia se mantienen sin intervención de los humanos, llamándoselas naturalizadas o asilvestradas (Mack et al. 2000; Richardson et al. 2000). La confusión gira en torno al término “especie invasora” y se debe a la falta de pertinencia que tienen los criterios que se usan generalmente para definir el concepto de “invasión biológica” –i.e., el criterio geográfico y el criterio del impacto– (ver Valéry et al. 2008). Siguiendo a Valéry et al. (2008), aquí se entiende que una invasión biológica consiste en una especie que adquiere ventajas competitivas –i.e., superioridad para usar recursos con respecto a otros miembros del mismo gremio– luego de la desaparición de restricciones naturales que impiden su proliferación, permitiéndole dispersarse rápidamente y conquistar nuevas áreas donde su población se vuelve dominante. La desaparición de aquellos obstáculos naturales puede ocurrir de dos formas: (a) sorteando barreras de dispersión y colonizando nuevas áreas, ya sea porque las mismas barreras desaparecen o porque la dispersión es asistida o facilitada por algún agente (e.g., humanos); o (b) luego de grandes perturbaciones del ambiente que reconfiguran el sistema de presiones selectivas y cambian los regímenes de competencia.

De ésta definición de invasión biológica se advierte que tanto las especies exóticas como las nativas pueden convertirse en invasoras (Valéry et al. 2008; Simberloff 2011), y es por esto que se debe especificar si la invasión biológica es por una especie exótica o una nativa. En el caso de las invasiones por especies exóticas, éstas representan el resultado más dramático del proceso que deviene a la introducción de especies (Mack et al. 2000; Richardson et al. 2000). Específicamente, una vez que una especie exótica se ha naturalizado, ésta sólo se vuelve invasora si adquiere ventajas competitivas, su población sufre una explosión ecológica *sensu* Elton (1958) y la especie se vuelve dominante en la comunidad nativa (Richardson et al. 2000; Valéry et al. 2008).

Generalidades del Visón Americano

El Visón Americano *Neovison vison* Schreber, 1777 es un mamífero nativo de Norteamérica que pertenece a la Familia Mustelidae (Orden Carnivora), y dentro de ésta a la Subfamilia Mustelinae, que incluye, entre otras especies, a las comadreas del género *Mustela* y al Huroncito Patagónico *Lyncodon patagonicus* (Larivière 1999; Larivière & Jennings 2009). Tradicionalmente, fue tratado como una especie del género *Mustela* (ver Larivière 1999), pero recientemente ha sido asignado al género *Neovison* (Baryshnikov & Abramov 1997), junto con el recientemente extinto Visón Marino *N. macrodon* (Larivière & Jennings 2009).

Es un mamífero de mediano tamaño y muestra un ligero dimorfismo sexual en el tamaño corporal, con machos de 33-43 cm de largo de cabeza y cuerpo, 16,7-20 cm de largo de la cola, y 850-1805 g de peso; y hembras de 30-40 cm de largo de cabeza y cuerpo, 15,2-18,5 cm de largo de la cola, y 450-840 g de peso. Tiene un cuerpo relativamente largo con miembros cortos, cubierto por un pelaje suave y lustroso. Generalmente, la coloración es pardo oscura en la mayor parte del cuerpo, con manchas blancas en la barbilla, la garganta, el pecho y el vientre (Larivière 1999; Larivière & Jennings 2009).

Es un mamífero semiacuático asociado a todo tipo de ambiente acuático: arroyos y ríos, pantanos, lagunas y lagos, o costas marinas. Sin embargo, puede ser observado en ecosistemas terrestres alejados del agua cuando allí hay suficiente alimento disponible (Larivière 1999; Larivière & Jennings 2009). Cerca del agua, tiene preferencia por ecosistemas terrestres con vegetación densa (Larivière 1999; Yamaguchi et al. 2003; Larivière & Jennings 2009; Valenzuela et al. 2013b). Aunque carece de membranas interdigitales como otros mustélidos acuáticos (e.g., *Lontra*), es un excelente nadador

que puede bucear a 5-6 m de profundidad y nadar bajo el agua distancias de 30-35 m (Larivière 1999; Larivière & Jennings 2009). También es un ágil trepador de árboles y puede descender de un tronco cabeza abajo o saltar de un árbol a otro (Larivière 1996). Fuera de la época reproductiva es solitario. Los movimientos pueden constar de cortas excursiones de forrajeo de menos de 5 km, o viajes largos de hasta 25 km de distancia. El ámbito del hogar es de 8-20 ha y 500-4200 m de costa para las hembras, y de hasta 800 ha y 1800-7500 m de costa para los machos. Establece sus madrigueras y sitios de refugio y descanso en troncos caídos, árboles huecos, grietas de rocas, y madrigueras abandonadas de otros mamíferos tales como conejos (Larivière & Jennings 2009). En cuanto a sus hábitos diarios, es un mamífero principalmente nocturno, aunque debido a su metabolismo demandante tiene frecuentes periodos de actividad diurna, sobre todo en áreas alejadas de los asentamientos humanos (Larivière & Jennings 2009). Como otros mustélidos, sus patrones de actividad son influenciados por los requerimientos energéticos (relacionados con las condiciones meteorológicas y el momento del ciclo biológico anual), la actividad de las presas, la interferencia con competidores, la actividad de los depredadores, y las interacciones intraespecíficas (Larivière & Jennings 2009).

Brevísima historia del Visón Americano en la Patagonia

Como ya se dijo, el Visón es nativo de Norteamérica, pero debido al valor económico de su piel como recurso peletero, esta especie fue introducida en distintos países del mundo –principalmente en Europa y Asia– a partir de 1920 y hasta fines de la década de 1960. En los países donde se introdujo estableció poblaciones asilvestradas a partir de individuos que escaparon desde los criaderos o que fueron liberados intencionalmente, y en menos de cuatro décadas se volvió una especie invasora con una amplia distribución (Larivière 1999; Long 2003). En Sudamérica se establecieron distintos criaderos de Visón en la Patagonia argentina entre 1930 y 1950 –principalmente en las provincias de Chubut y Tierra del Fuego–, algunos de los cuales permanecieron activos hasta la década de 1970 (Navas 1987; Valenzuela et al. 2016). A su vez, entre 1965 y 1975 se establecieron otros criaderos en la Patagonia chilena, principalmente en las regiones de Magallanes, Aysén y Los Lagos (Jaksic et al. 2002). En Argentina, los primeros escapes o liberaciones desde los criaderos se habrían producido a finales de la década de 1940, y las primeras poblaciones asilvestradas se registraron en Tierra del Fuego y Chubut para 1960 (Chehébar et al. 1986; Navas 1987; Massoia & Chévez 1993).

En Patagonia continental, las poblaciones asilvestradas de Visón comienzan a expandir su rango de distribución a partir de 1980, más rápido hacia el norte que hacia el sur (Fasola et al. 2011). Desde la fuente norte de dispersión, en Cholila y Futalaufquen (provincia de Chubut), se dispersó hacia el norte atravesando varias cuencas y subcuencas hidrográficas (Fasola et al. 2011), para colonizar primero el Parque Nacional (PN) Nahuel Huapí por el sur en 1983 (Chehébar 1985; Chehébar et al. 1986), y luego de invadirlo en su totalidad colonizar el PN Lanín por el sur en 1994 (Funes et al. 2006). Desde entonces, el Visón ha seguido expandiendo su rango de distribución (Novillo & Ojeda 2008; Guichón et al. 2016), incluso con inmigraciones y colonizaciones desde la Patagonia chilena hacia la Patagonia argentina, y viceversa, a través de los Andes Patagónicos (Jaksic et al. 2002; Funes et al. 2006; Peris et al. 2009). En el archipiélago del sur de la Patagonia también se ha dispersado mediante la colonización de islas separadas por hasta 4 km de distancia (Rozzi & Sherriffs 2003; Anderson et al. 2006).

Actualmente, en Chile se encuentra presente en las regiones de la Araucanía, Los Ríos, Los Lagos, Aysén y Magallanes, incluyendo la isla de Chiloé y el Archipiélago de Chonos, al norte de su distribución, y las islas Hoste y Navarino del Archipiélago Fueguino, al sur (Medina 1997; Valenzuela et al. 2016). En Argentina se encuentra presente a lo largo de la Patagonia andina desde los 39°S (suroeste de Neuquén) hasta los 50°S (centro de Santa Cruz), y a lo largo de la mayor parte del Archipiélago de Tierra del Fuego (Novillo & Ojeda 2008; Fasola & Valenzuela 2014; Valenzuela et al. 2016; Figura 4). En la Patagonia argentina, el Visón presenta dos frentes de invasión: uno en el sur, actualmente en la zona de El Chaltén (provincia de Santa Cruz), dentro del PN Los Glaciares y la Reserva Provincial Lago del Desierto (Valenzuela et al. 2016); y el otro en el norte, actualmente en la zona centro del PN Lanín y hacia el este por los ríos Collón Cura y Limay (provincia de Neuquén), donde estaría expandiéndose con gran rapidez (Fasola et al. 2011; Guichón et al. 2016).

Las características del Visón que permiten explicar su potencial invasor y su impacto sobre la biodiversidad nativa son: un rango nativo extenso a lo largo de distintos biomas, un gran potencial reproductivo, y un amplio nicho trófico (Macdonald & Harrington 2003; Brzeziński 2008; Novillo & Ojeda 2008). En cuanto a su rango nativo, en Norteamérica se distribuye desde Alaska y la mayor parte de Canadá hasta el sur de Estados Unidos –i.e., Florida, Nuevo Méjico y California–, ocupando una gran amplitud

de condiciones climáticas y una gran variedad de ecorregiones (Larivière 1999; Long 2003; Larivière & Jennings 2009).

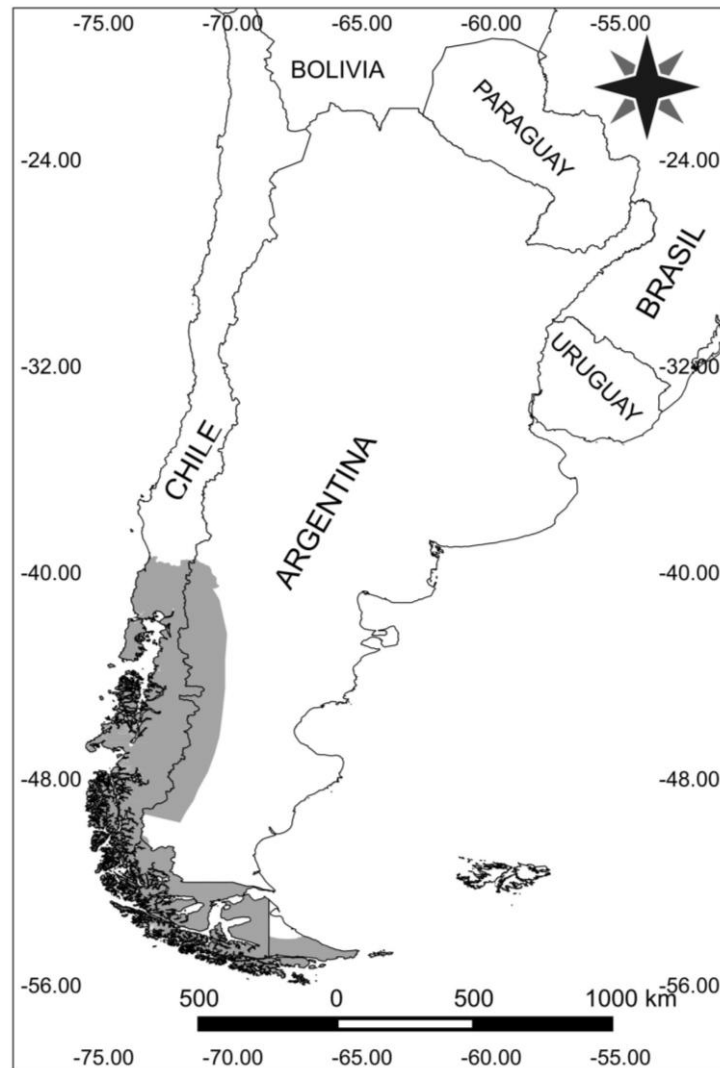


Figura 4. Mapa de la distribución conocida del Visón Americano *Neovison vison* (gris) en el Sur de Sudamérica (Medina 1997; Novillo & Ojeda 2008; Fasola & Valenzuela 2014; Valenzuela et al. 2016).

En cuanto a la reproducción y el ciclo de vida, el apareamiento ocurre entre fines del invierno y mediados de la primavera, y aunque tiene una única camada por año, la hembra puede producir múltiples óvulos a partir de una única ovulación, y puede tener múltiples ovulaciones dentro de la misma temporada reproductiva (Larivière & Jennings 2009). Estas adaptaciones particulares permiten que la hembra se aparee con distintos machos y tenga camadas con paternidad múltiple (Macdonald & Harrington 2003). A su vez, presenta un retardo en la implantación del óvulo fecundado y la gestación puede llevar 50 días aproximadamente (rango de 40-80), permitiéndole ajustar las pariciones a

las condiciones meteorológicas particulares de cada año (Bonesi & Macdonald 2004b; Larivière & Jennings 2009). Así, las pariciones pueden ocurrir desde mediados de la primavera hasta principios del verano. El tamaño de la camada es generalmente de 5 cachorros (rango de 2-10), el macho no participa de su crianza, y el destete ocurre a las 5-6 semanas de vida. Las crías dejan la madriguera y comienzan a cazar a las 7-8 semanas de vida, a comienzos del verano, y permanecen con la madre hasta el otoño, momento en el que ocurre la separación de la familia. La hembra alcanza la madurez sexual a los 12 meses de vida, mientras que el macho lo hace a los 18 (Bonesi & Macdonald 2004b; Larivière & Jennings 2009).

Ecología trófica del Visón Americano e impacto sobre las presas nativas

Al igual que la mayoría de los mustélidos, el Visón es un carnívoro estricto y un depredador, aunque puede consumir ítems vegetales o carroña. Su cuerpo alargado y delgado de mustélido le permite nadar con pocas turbulencias y entrar en las madrigueras de sus presas (e.g., roedores y conejos), pero la elevada relación superficie/volumen del cuerpo que esto supone implica un gran costo energético para mantener la temperatura corporal. Por ésta razón, como sucede en la mayoría de los mustélidos, el Visón tiene un metabolismo basal alto y debe consumir una gran cantidad de alimento para mantener sus requerimientos energéticos diarios (Larivière 1999; Larivière & Jennings 2009).

Los mustélidos no cazan ni al acecho ni mediante emboscadas, sino que lo hacen mediante ataques que lanzan inmediatamente después de detectar a su presa con los sentidos del olfato, el oído y la visión. Una vez que la presa se encuentra dentro de la distancia de ataque, saltan sobre su cuerpo y la sujetan con las patas anteriores, dándole muerte con un mordisco en el cuello o la región occipital (Larivière & Jennings 2009). Cuando el Visón busca presas sobre el agua, las detecta directamente desde la superficie, mientras que cuando lo hace debajo del agua se enfoca en sitios de refugio de invertebrados bentónicos, peces y anfibios (Larivière 1999; Larivière & Jennings 2009).

En general, los mustelinos son depredadores especializados de mamíferos pequeños (principalmente roedores y lagomorfos) y aves (tanto huevos y pichones como adultos), aunque también pueden incluir invertebrados y otros grupos de vertebrados en su dieta (Larivière & Jennings 2009). Sin embargo, el Visón es un depredador generalista con un espectro muy amplio de presas, buscando su alimento en la costa, el ambiente ripario y el agua (Sidorovich 2000; Jędrzejewska et al. 2001; Larivière & Jennings 2009). De ésta

manera, depreda todo tipo de animales –invertebrados y vertebrados, tanto acuáticos como terrestres– aunque consume principalmente mamíferos que puede suplementar con crustáceos, peces, anfibios y aves (Larivière 1999; Jędrzejewska et al. 2001; Valenzuela et al. 2013a). A su vez, es un depredador oportunista que consume distintas categorías de presa en función de su disponibilidad, pudiendo superar el consumo de mamíferos con crustáceos, peces, anfibios o aves. Esto ha sido observado por una gran cantidad de estudios (Gerell 1967; Akande 1972; Day & Linn 1972; Chanin & Linn 1980; Sidorovich 2000; Bartoszewicz & Zalewski 2003; Jędrzejewska et al. 2001; Brzeziński 2008; Fischer et al. 2009), y aunque ya parezca una observación trivial, permite explicar y predecir el impacto de éste depredador sobre la biodiversidad nativa, incluyendo tanto a sus presas como a sus competidores (Sidorovich 2000; Macdonald & Harrington 2003).

En distintos países de Europa, el Visón Americano ha impactado en las poblaciones de sus presas causando extinciones locales (Kilpi 1995; Craik 1997; Nordström et al. 2002, 2003; Macdonald & Harrington 2003) e incluso cambios en la estructura y el funcionamiento de ecosistemas (Fey et al. 2009). Los taxones afectados incluyen crustáceos (Fischer et al. 2009), anfibios (Ahola et al. 2006), roedores (Aars et al. 2001; Macdonald & Harrington 2003; Banks et al. 2004; Brzeziński et al. 2010b), aves marinas (Kilpi 1995; Craik 1995, 1997; Clode & Macdonald 2002; Nordström et al. 2003) y aves acuáticas (Ferrerías & Macdonald 1999; Nordström et al. 2002; Brzeziński et al. 2012). En cuanto a las aves, el Visón depreda sus huevos y pichones, disminuyendo el reclutamiento y la tasa de natalidad poblacional, pero también incrementa la tasa de mortalidad poblacional al depredar aves adultas (Kilpi 1995; Craik 1997; Ferrerías & Macdonald 1999; Clode & Macdonald 2002; Brzeziński et al. 2012; Niemczynowicz et al. 2017). Su efecto sobre la mortalidad de poblaciones de aves es acentuado por el comportamiento de matar más presas que las que necesita para satisfacer sus necesidades inmediatas (Breault & Cheng 1988; Craik 1995, 1997). La extinción de poblaciones de aves sería causada no solo por la disminución del éxito reproductivo y el incremento de la mortalidad de los individuos, sino también por cambios en el comportamiento y la selección de hábitat de las aves en respuesta a la presencia de éste depredador exótico (Kilpi 1995; Craik 1995, 1997; Nordström & Korpimäki 2002; Brzeziński et al. 2012). Estos efectos negativos del Visón sobre las poblaciones de aves también se pueden manifestar a nivel de comunidades (Banks et al. 2008), tales como cambios en la composición del ensamble o disminución de la

diversidad y la abundancia total de aves (Nordström et al. 2002; Nordström & Korpimäki 2004).

El Visón es un depredador ripario muy eficiente que además de cazar aves y otras presas en la costa puede adentrarse activamente en ríos, lagos y juncales para buscar aves acuáticas y sus nidadas y pichones (Ferrerías & Macdonald 1999; Brzeziński et al. 2012). De esta forma, depreda un amplio rango de taxones y tamaños de aves, desde pequeños passeriformes a grandes aves acuáticas tales como gansos y cisnes (Akande 1972; Nordström et al. 2002; Bartoszewicz & Zalewski 2003; Brzeziński 2008). Las aves más vulnerables parecieran ser aquellas que nidifican en el agua, principalmente rállidos de los géneros *Fulica* y *Gallinula*, pero también grandes y pequeños podicipédidos (Day & Linn 1972; Chanin & Linn 1980; Ferrerías & Macdonald 1999; Brzeziński 2008; Brzeziński et al. 2012). También aquellas aves que nidifican sobre el suelo, en la costa o el ambiente ripario, parecieran ser susceptibles al Visón, principalmente gaviotas del género *Larus*, gaviotines del género *Sterna* y otros Charadriiformes (Kilpi 1995; Craik 1995, 1997; Clode & Macdonald 2002; Nordström et al. 2003; Niemczynowicz et al. 2017), pero también serían afectadas distintas especies de patos y gansos (Gerell 1967; Nordström et al. 2002; Bartoszewicz & Zalewski 2003). En el interior del continente, lejos de la costa marina, la depredación de aves acuáticas por el Visón es mucho mayor en lagos y lagunas que en ríos y arroyos, donde aquellas serían más abundantes (Gerell 1967; Jędrzejewska et al. 2001). A su vez, la depredación de aves aumenta durante la primavera y el verano, cuando éstas son más abundantes por la inmigración desde bajas latitudes y son particularmente vulnerables mientras incuban los huevos, a la vez que hay pichones y volantones disponibles (Akande 1972; Bartoszewicz & Zalewski 2003; Brzeziński 2008).

En el sur de Sudamérica distintos autores han advertido la amenaza que el Visón representa para sus posibles presas nativas, particularmente para las aves marinas, acuáticas y terrestres (Jaksic 1998; Rozzi & Sherriffs 2003; Anderson et al. 2006; Schüttler et al. 2008; Fasola et al. 2011; Valenzuela et al. 2013a). En Patagonia insular la dieta de éste carnívoro exótico respetaría los patrones generales observados en otras partes del mundo. Depreda una amplia variedad de animales según su disponibilidad – aunque consume principalmente mamíferos–, incrementa el consumo de aves durante la primavera y el verano, y depreda más aves en lagos que en ríos (Schüttler et al. 2008; Ibarra et al. 2009; Valenzuela et al. 2013a). Así mismo, también parece depredar más aves en ambientes dulceacuícolas que en la costa marina (Schüttler et al. 2008; Ibarra et

al. 2009; Gómez et al. 2010; Valenzuela et al. 2013a). Por otro lado, en Patagonia continental la dieta del Visón pareciera estar compuesta principalmente de mamíferos y crustáceos (Medina 1997; Previtali et al. 1998; Fasola et al. 2011), aunque aún no se ha observado ningún patrón general en cuanto al consumo de aves. Por ejemplo, acerca de la importancia de las aves con respecto a otros ítems presa, el consumo de aves sería relativamente bajo en comparación con otras regiones del mundo según Medina (1997), pero sería alto según los trabajos de Previtali et al. (1998) y Fasola et al. (2011).

En la región, el Visón consume huevos, pichones y adultos de las familias Rallidae, Podicipedidae –incluyendo el críticamente amenazado Macá Tobiano *P. gallardoi*–, y Anatidae –incluyendo cauquenes del género *Chloephaga* y patos de los géneros *Anas* y *Tachyeres*–, aunque también consume Passeriformes tales como el Rayadito y la Ratona Común (Medina 1997; Ibarra et al. 2009; Rozzi & Sherriff 2003; Schüttler et al. 2008; Fasola et al. 2011; Valenzuela et al. 2013a; Roesler 2015). Al igual que en otras regiones del mundo, en Patagonia también se han registrado distintos eventos de matanzas masivas de aves acuáticas, particularmente de Macá Tobiano (Roesler et al. 2012; Roesler 2015). También se ha observado que las nidadas de aves que nidifican en el suelo y de forma solitaria, tales como cauquenes y quetros del género *Tachyeres*, podrían ser vulnerables a la depredación por el Visón (Schüttler et al. 2009; Ibarra et al. 2010; Liljeström et al. 2014).

En cuanto a las aves terrestres de la Patagonia, el Visón podría impactar en el éxito reproductivo de las aves de los bosques patagónicos que habitan en las adyacencias de ambientes acuáticos, incluyendo a aquellas especies que nidifican en cavidades tales como los tapaculos (Willson et al. 2001; De Santo et al. 2002). Los tapaculos son malos voladores y se mueven caminando, saltando y volando cortas distancias, usualmente dentro o cerca de la vegetación densa del sotobosque (Krabbe & Schulenberg 2003; Reid et al. 2004; Castellón & Sieving 2006). Dentro de éste grupo, el Chucao tiene afinidad por los arroyos del bosque, que servirían de resguardo contra depredadores nativos tales como aves rapaces y felinos (Sieving et al. 2000), pero constituyen el tipo de hábitat que los visones prefieren para buscar sus presas –i.e., con vegetación densa y en las adyacencias de ambientes acuáticos– (Larivière 1999; Larivière & Jennings 2009; Yamaguchi et al. 2003; Valenzuela et al. 2013b). Las nidadas de tapaculos sufren particularmente la depredación por mamíferos, y la depredación de huevos y pichones por el Visón podría tener un efecto negativo en la abundancia de tapaculos al disminuir su éxito reproductivo (De Santo et al. 2002).

Al final, la ciencia es una red lógicamente conectada de teorías que representan nuestra opinión corriente acerca de cómo es el mundo natural. Peter Medawar, en *Consejos a un Joven Científico* (1982).

Aunque la depredación es uno de los principales factores ambientales que afectan la dinámica poblacional de los organismos, la abundancia y la distribución de las especies también son afectadas por otros muchos factores ambientales (Begon et al. 1999), y es necesario controlar o medir estos factores en los estudios de modelado que evalúan la relación entre un depredador exótico y sus presas nativas (Park 2004). La selección de hábitat por el Visón y las aves puede confundir el estudio de sus relaciones (e.g., si ellos seleccionan y usan tipos de hábitat diferentes, entonces no se evitan el uno al otro), por lo que es necesario controlar la variación del ambiente al momento de relacionar la ocurrencia/abundancia de Visón y las variables de las aves (Ferrerías & Macdonald 1999).

A diferencia de otros organismos, las aves son altamente vágiles y usan hábitats específicos para alimentarse, descansar y reproducirse. Por lo tanto, pueden moverse a través de distintos tipos de hábitat y tienen la oportunidad de hacer ajustes *a posteriori* de sus elecciones para realizar cualquiera de aquellas actividades (Cody 1985). A su vez, la naturaleza conspicua de las aves ha permitido reunir mucha información sobre las relaciones entre características del ambiente y su distribución y abundancia (Block & Brennan 1993). Por todo esto, el estudio de las relaciones entre las aves y su hábitat tiene una larga trayectoria en la historia de la ornitología y de la ecología (MacArthur & MacArthur 1961; Cody 1974, 1985; Block & Brennan 1993; Jones 2001; Tews et al. 2004).

Definiciones de trabajo

La polisemia y la vaguedad o imprecisión en el uso de términos designativos puede conducir a falacias de ambigüedad –i.e., razonamientos en los cuales el significado de los términos y el sentido de los enunciados cambian de forma más o menos sutil– (Copi 1969; Klimovsky 1997). A su vez, en el ámbito de la ecología, el uso ambiguo de términos científicos puede crear confusión en los intentos de comunicarse tanto dentro de la comunidad científica como con otros sectores de la sociedad, obstaculizando el

avance del conocimiento científico, por un lado, y dificultando la resolución de problemáticas ambientales, por el otro (Hall et al. 1997; Di Bitteti 2012; Stroud et al. 2015).

Muchos autores han advertido el uso ambiguo de términos fundamentales en ecología (e.g., Fauth et al. 1996; Hall et al. 1997; Jones 2001; Milesi & López de Casenave 2005; Di Bitetti 2012; Stroud et al. 2015). El término “hábitat” es fundamental para la ecología y otras disciplinas como la ornitología, la biología de la conservación y el manejo de la vida silvestre (Block & Brennan 1993; Hall et al. 1997; Dennis et al. 2003). Ello se debe a que forma parte de una teoría unificada de la ecología, sirviendo de concepto básico para describir y explicar patrones de abundancia y distribución de las especies, incluyendo las aves (Block & Brennan 1993). Otro término fundamental en estas disciplinas es el de “nicho ecológico” (Whittaker et al. 1973; Cody 1974; Pianka 1982), y por su uso generalizado en las construcciones conceptuales sobre las relaciones entre los organismos y su ambiente también forma parte de una teoría unificada de la ecología (ver Milesi & López de Casenave 2005). Sin embargo, y a pesar de la importancia superlativa de estos dos conceptos, la polisemia y la vaguedad con la que han sido usados han llevado a una gran confusión sobre su significado en la comunidad científica (Whittaker et al. 1973; Hall et al. 1997; Di Bitetti 2012).

La ornitología ha cumplido una función muy importante en el desarrollo de éstos dos conceptos. Las relaciones básicas entre las aves y su hábitat fueron registradas de forma notable por los naturalistas de finales del siglo XIX, y desde mediados del siglo XX, en los comienzos de la era cuantitativa de la ecología, se ha recopilado una gran cantidad de información sobre las relaciones entre características del ambiente y la distribución y la abundancia de las aves (Cody 1974, 1985; Block & Brennan 1993). Sin embargo, la ornitología también ha contribuido a profundizar aquella confusión sobre los significados de hábitat y de nicho, ya sea por confundir hábitat con ambiente o hábitat con nicho, o por usar nuevos términos relacionados con hábitat —e.g., heterogeneidad de hábitat, macrohábitat, microhábitat, selección de hábitat, uso de hábitat— (Block & Brennan 1993; Hall et al. 1997; Di Bitteti 2012).

Tanto el término hábitat como los términos ambiente y nicho descansan sobre el concepto de factores ambientales. Los factores ambientales son agentes extrínsecos a los organismos que influyen en su supervivencia, crecimiento, desarrollo y reproducción. Entre éstos se pueden distinguir factores físicos o abióticos, que comprenden sustancias y fuerzas no biológicas como el agua, la salinidad y la temperatura, y factores bióticos,

que comprenden a otros organismos pertenecientes a la misma u otra especie. Dentro de los factores ambientales también se distinguen los recursos y las condiciones. Los recursos son factores que pueden ser consumidos o usados de forma directa por los organismos, mientras que las condiciones son factores que no pueden ser consumidos por los organismos pero que afectan al estado y/o a la velocidad de uso de los recursos (McNaughton & Wolf 1984; Begon et al. 1999).

No es el objetivo de esta sección de la tesis revisar de forma exhaustiva y crítica las definiciones del término hábitat (para ello, ver Hall et al. 1997; Dennis et al. 2003; Di Bitetti 2012). Las principales divergencias entre significados de hábitat sobre las que se debe asumir una postura se resumen en la Tabla 2. Tampoco es el objetivo revisar las definiciones de nicho (ver Whittaker et al. 1973; Cody 1974; Milesi & López de Casenave 2005).

Tabla 2. Resumen de las principales diferencias observadas en el uso del término hábitat.

Diferencias entre significados del término “hábitat”	Ejemplos
A Como una propiedad <i>relativa</i> a un organismo	Odum 1959; Block & Brennan 1993; Hall et al. 1997; Dennis et al. 2003
Como una propiedad <i>ajena</i> a un organismo	Hutto 1985; ver Hall et al. 1997
B Poniendo énfasis en el <i>lugar</i> del espacio	Odum 1959; McNaughton & Wolf 1984; Begon et al. 1999
Poniendo énfasis en el conjunto de <i>factores ambientales</i>	Block & Brennan 1993; Hall et al. 1997
C Como un conjunto de factores ambientales <i>físicos</i>	Block & Brennan 1993; Jones 2001
Como el conjunto de <i>todos</i> factores ambientales	Hall et al. 1997; Dennis et al. 2003
D Poniendo énfasis en los <i>recursos</i>	Dennis et al. 2003
Aludiendo tanto a <i>recursos</i> como a <i>condiciones</i>	Hall et al. 1997
E Como tipo de <i>vegetación</i> u otra unidad ambiental particular, discernible de otras unidades	Hutto 1985; Vuilleumier 1985; Ridgely & Tudor 1994a; Willson & Mittermeier 2009;
Como algo más que la vegetación	Block & Brennan 1993; Hall et al. 1997

Siguiendo a Pianka (1982), McNaughton & Wolf (1984) y Begon et al. (1999), aquí se entiende al ambiente como el conjunto de todos los factores ambientales que influyen sobre una unidad orgánica –i.e., un organismo o individuo, una población, o una comunidad–. Siguiendo a Odum (1959) y Pianka (1982), el nicho es el conjunto de

adaptaciones de una especie a su ambiente. Esta definición estaría más cerca del nicho funcional de Elton –i.e., nicho como rol de una especie en la comunidad–, que del nicho como hábitat de Grinnell –i.e., nicho como subdivisión del ambiente ocupada por una especie– (Whittaker et al. 1973; Milesi & López de Casenave 2005). A la definición de nicho adoptada no puede aplicársele la distinción de Hutchinson entre nicho fundamental y nicho realizado –i.e., el nicho como hábitat antes y después de la influencia de las interacciones biológicas, respectivamente– (ver Milesi & López de Casenave 2005). Por último, siguiendo al concepto de hábitat más usado en ornitología (Block & Brennan 1993; Jones 2001), aquí se entiende al hábitat como el conjunto de factores ambientales físicos (ya sean recursos o condiciones), que un organismo perteneciente a una especie dada requiere para sobrevivir, crecer, desarrollarse y reproducirse, y que por lo tanto definen el lugar donde este vive o podría vivir.

Las principales implicancias de estas definiciones son las siguientes:

(a) El concepto de ambiente alude a características ecológicas de un lugar en el espacio geográfico, haciendo o no referencia a una unidad orgánica; el concepto de nicho enfatiza las características adaptativas de una especie, implicando evolución por selección natural; y el concepto de hábitat es la expresión del nicho de una especie en el ambiente físico y el espacio geográfico. La relación entre ambiente, nicho y hábitat se puede expresar como sigue: el hábitat es el ambiente físico al que una especie está adaptada, o el hábitat es la expresión físico-ambiental del nicho.

(b) Con respecto a la hipótesis de que el Visón exótico ejerce un efecto ecológico perjudicial sobre las aves nativas de la Patagonia andina, el Visón no forma parte del nicho de las aves nativas, dado que éstas no se encontrarían adaptadas a este factor ambiental. A su vez, el Visón *sí* forma parte del ambiente de un ave nativa de la región, pero *no* de su hábitat, dado que además de ser un factor ambiental al que no están adaptadas, el Visón es un factor biótico, no uno físico.

Cuando se hable de tipo de hábitat se hará alusión a una asociación de vegetación particular u otra unidad ambiental discernible de otras unidades (Hall et al. 1997; Di Bitetti 2012), tales como bosque y pastizal, o lago, costa y bosque ripario. A diferencia del hábitat, el tipo de hábitat no es relativo ni a un lugar geográfico ni a una unidad orgánica, aunque sí permite describir el lugar geográfico en el que una unidad orgánica determinada vive o puede encontrarse (i.e., su hábitat). Desde la perspectiva de organismos como el Visón y las aves, el macrohábitat comprende factores ambientales de una escala superior a la del tipo de hábitat (e.g., rango

geográfico y escala de paisaje), y el microhábitat comprende aquellos factores ambientales dentro del tipo de hábitat (Johnson 1980; Block & Brennan 1993; Hall et al. 1997). En un lugar dado, la heterogeneidad de hábitat (también llamada diversidad de hábitat o complejidad de hábitat) es el grado de variación de uno o más factores ambientales a escala de macrohábitat o de microhábitat (Tews et al. 2004). La selección de hábitat es el proceso jerárquico de toma de decisiones comportamentales innatas y adquiridas acerca de qué recursos usar a unas escalas espacial y temporal determinadas (Block & Brennan 1993; Hall et al. 1997). Por otro lado, el uso de hábitat es la manera en la que una unidad orgánica consume o usa un conjunto de recursos para sobrevivir, crecer, desarrollarse y reproducirse (Block & Brennan 1993; Hall et al. 1997). Los patrones de uso de hábitat son el resultado final de los procesos de selección de hábitat (Jones 2001), y su estudio consiste en describir la distribución y la abundancia de un organismo a lo largo de diferentes tipos de hábitat (Hutto 1985). Los factores bióticos (e.g., competencia, depredación, disponibilidad de alimento, atracción intraespecífica) no pertenecen al hábitat, pero influyen en la selección de hábitat y, por lo tanto, en los patrones de uso de hábitat observados (Jones 2001).

Para finalizar, es notable el uso ambiguo de términos tan fundamentales para la ecología de comunidades como lo son comunidad, ensamble y gremio. Siguiendo a Fauth et al. (1996) y Stroud et al. (2015), una comunidad es un grupo de poblaciones pertenecientes a distintas especies, que interactúan y se encuentran presentes en un mismo lugar y en un mismo momento (e.g., el bosque en un lago del norte de la Patagonia Andina); un ensamble es un grupo de poblaciones pertenecientes a distintas especies taxonómicamente relacionadas, que se encuentran presentes en un mismo lugar o tipo de hábitat (e.g., ensamble de aves acuáticas o ensamble de aves terrestres de dicho bosque); y un gremio es un grupo de especies que usa el mismo tipo de recurso de una forma similar (e.g., gremio de aves especialistas del sotobosque).

Los significados adoptados de los términos comunidad, ensamble y gremio concuerdan con los ofrecidos en textos clásicos de ecología (e.g., McNaughton & Wolf 1984; Begon et al. 1999), y aluden o ponen el énfasis en propiedades diferentes de los agrupamientos: comunidad pone el énfasis en las interacciones bióticas que ocurren en el mismo lugar y momento; ensamble pone el énfasis en la cercanía taxonómica y las relaciones filogenéticas de la comunidad, restringiendo taxonómicamente el concepto de comunidad; y gremio alude al nicho de las especies y a la selección y uso de los recursos (Stroud et al. 2015).

Para evaluar qué factores ambientales podrían afectar la selección de hábitat por las aves acuáticas y terrestres, y así reflexionar sobre las variables ambientales pertinentes que podrían explicar los patrones de uso de hábitat observados en las aves, a continuación se describen las principales hipótesis ecológicas y ornitológicas sobre asociaciones de hábitat para las aves acuáticas y terrestres.

Asociaciones entre las aves y su hábitat en ambientes acuáticos

El uso de hábitat por parte de las aves acuáticas es afectado directamente por una serie de factores ambientales interdependientes (Ma et al. 2010). A nivel de poblaciones la respuesta de las aves acuáticas a cada factor es especie-específica, y es semejante entre especies con requerimientos ecológicos similares (Ma et al. 2010; Brandolin y Blendinger 2015). Sin embargo, se pueden establecer algunas generalizaciones a nivel de comunidades.

En general, a pesar de que cada factor ambiental tiene efectos directos particulares sobre las aves acuáticas, todos se relacionan de forma directa con la abundancia y disponibilidad del alimento, dos de los factores más importantes influyendo en la selección de hábitat por parte de las aves acuáticas (Kaminski & Prince 1981a; Murkin et al. 1982; Nagarajan & Thiyagesan 1996; Ma et al. 2010). Por ejemplo, la profundidad y la salinidad del agua son dos variables muy importantes que influyen directamente en las aves al condicionar su accesibilidad a los sitios de alimentación y su osmorregulación, respectivamente. Sin embargo, estos factores también afectan a las aves indirectamente al influir en las comunidades y poblaciones de plantas e invertebrados acuáticos que les sirven de alimento (Nagarajan & Thiyagesan 1996; Ma et al. 2010; Brandolin & Blendinger 2016).

En relación con el alimento, los invertebrados acuáticos son el principal tipo de presa de muchas aves acuáticas durante la época reproductiva (Kaminski & Prince 1981a; Murkin et al. 1982; Eldridge 1990). Distintos factores físico-químicos afectan directamente a la disponibilidad de invertebrados bentónicos y planctónicos, y se han observado fuertes asociaciones entre estas variables de hábitat y la composición, la riqueza y la abundancia de aves acuáticas (Ma et al. 2010). Uno de estos factores es el pH del agua y del sustrato bentónico, que es un indicador de la productividad de un humedal, está correlacionado con la abundancia y la disponibilidad de invertebrados acuáticos, y se ha asociado con la riqueza y abundancia de aves acuáticas (Nagarajan & Thiyagesan 1996; Longcore et al. 2006; Brandolin & Blendinger 2016). Otro factor es

el tipo de sustrato bentónico-costero según el tamaño de partícula del sedimento, que afecta directamente a los invertebrados bentónicos al determinar la cantidad de agua y de oxígeno que penetran en el sustrato, y que influye indirectamente en los patrones de uso de hábitat de las aves acuáticas (Ma et al. 2010; Roberts & Conover 2014). Como sucede con todos los factores ambientales, a nivel de poblaciones la respuesta de las aves acuáticas al tipo de sustrato es especie-específica, y hay especies asociadas a sustratos fangosos, otras a sustratos arenosos y otras a sustratos rocosos (Roberts & Conover 2014).

Otro de los factores más importantes afectando el uso de hábitat por parte de las aves acuáticas es la estructura de la vegetación acuática (Murkin et al. 1982; Longcore et al. 2006; Ma et al. 2010; Brandolin & Blendinger 2016). Ésta le provee alimento a las especies herbívoras y sitios de alimentación a las especies animalívoras. También ofrecen sitios de nidificación y materiales para la construcción de los nidos, y la vegetación emergente provee protección contra los depredadores y las inclemencias meteorológicas, sirviendo como sitio de refugio, descanso y dormitorio para distintas especies (Kaminski & Prince 1981a y b; Longcore et al. 2006; Ma et al. 2010; Brandolin & Blendinger 2016). En este sentido, se ha observado una asociación fuerte entre el área ocupada por la vegetación emergente y el uso de los humedales por las aves acuáticas durante la época reproductiva (e.g., Longcore et al. 2006). Sin embargo, la vegetación emergente densa también perjudicaría a las aves al dificultar la detección de las presas, o al restringir la visibilidad de conoespecíficos y la accesibilidad a los sitios de nidificación durante la época reproductiva (Murkin et al. 1982; Ma et al. 2010).

Los estudios sobre aves acuáticas y sus relaciones con el ambiente en la Patagonia andina son escasos (e.g., Garay et al. 1991; Peris et al. 2009; Pescador et al. 2012), lo cual podría deberse a que la mayoría de los lagos son oligotróficos y los humedales no albergan comunidades de aves tan diversas y abundantes como en el centro y el norte de Chile y Argentina (Pescador et al. 2012). En el norte de la Patagonia andina se ha observado que los lagos pequeños (i.e., <100 ha) y las lagunas albergan comunidades más abundantes y diversas de aves acuáticas que los lagos más grandes. A su vez, aunque algunas especies son más comunes y abundantes en lagos pequeños y lagunas – e.g., Pato Overo y Pato Barcino –, otras lo son en lagos grandes – e.g., Quetro Volador *Tachyeres patachonicus*, Macá Grande *Podiceps major* y Biguá *Phalacrocorax olivaceus*– (Pescador et al. 2012).

Asociaciones entre las aves y su hábitat en bosques templados

La estructura de la vegetación es una de las principales características del hábitat que afectan a las aves de bosques templados (MacArthur & MacArthur 1961; Sherry & Holmes 1985; Bibby et al. 1992). De hecho, en la mayoría de los ecosistemas terrestres, las comunidades vegetales son los principales determinantes de la estructura física del ambiente y tienen una influencia importante sobre la distribución y la abundancia de distintos grupos de animales (Tews et al. 2004). En los bosques, las variaciones de la estructura de la vegetación que afectan a las aves se producen en las dimensiones horizontal, vertical y temporal, siendo las dos primeras dimensiones las más estudiadas (MacArthur 1964; Tews et al. 2004). Dado que este estudio se concentró en los patrones de uso de hábitat de las aves durante la época reproductiva, periodo a lo largo del cual la estructura de la vegetación no variaría significativamente, la descripción de las asociaciones de hábitat se concentrará en las primeras dos dimensiones.

La hipótesis de la heterogeneidad o diversidad del hábitat es central en la ecología y afirma que tipos de hábitat estructuralmente más complejos proveen a los organismos más variedad de recursos que los tipos de hábitat más simples. De esto se deduce que el incremento en la complejidad del tipo de hábitat está asociado a un incremento en la diversidad y la riqueza específica de organismos (Tews et al. 2004). Se ha observado que el incremento en la complejidad vertical de la vegetación –e.g., diversidad del follaje a distintas alturas, o número de estratos de vegetación– está asociado a un incremento en la diversidad, la riqueza específica y la abundancia de aves en los bosques templados (MacArthur & MacArthur 1961; MacArthur et al. 1962; MacArthur 1964; Poulsen 2002; Chettri et al. 2005). Esta generalización ha sido observada también para otros animales tales como artrópodos, anfibios y mamíferos (Tews et al. 2004).

La complejidad horizontal de la vegetación (e.g., *patchiness* o el número de distintos tipos de parches) también tendría efectos positivos sobre la diversidad, la riqueza específica y la abundancia de aves (MacArthur et al. 1962; Cody 1985). En los bosques templados, los claros de bosque incrementan la complejidad horizontal de la vegetación y representan estructuras clave para las aves –i.e., estructuras espaciales distintivas que proveen recursos, refugio o bienes y servicios cruciales para distintas especies, y que por lo tanto incrementan la diversidad biológica–. Sin embargo, la complejidad horizontal puede tener efectos negativos en las comunidades de aves del bosque cuando es percibida por éstas como fragmentación o destrucción del hábitat (Tews et al. 2004).

El incremento en la cobertura del dosel arbóreo está asociado a un incremento en la riqueza y la abundancia de aves de los bosques templados, lo cual también sería explicado por el incremento de heterogeneidad vertical y horizontal, con el aumento consecuente de las posibilidades de explotación diferencial del espacio, así como por el incremento de productividad del ambiente (Willson 1974; James & Wamer 1982). Bosques maduros, con árboles viejos y altos, así como árboles muertos en pie y troncos caídos, también tienen un efecto positivo en la riqueza y la abundancia de ensambles y gremios de aves (Poulsen 2002).

A diferencia de la estructura de la vegetación, la composición, la diversidad y la riqueza de especies vegetales del bosque no tendrían un efecto sobre las comunidades de aves (MacArthur & MacArthur 1961; MacArthur et al. 1962; MacArthur 1964), aunque algunos estudios han observado lo contrario (e.g., James & Wamer 1982; Poulsen 2002; Chettri et al. 2005). Por ejemplo, se ha observado que la riqueza de especies vegetales tiene efectos positivos sobre la riqueza y abundancia aves, pero la presencia de ciertas especies puede tener efectos positivos o negativos, dependiendo de sus características estructurales –e.g., las coníferas pueden tener efectos negativos sobre las aves– (James & Wamer 1982; Poulsen 2002).

A nivel de poblaciones, la respuesta de las aves a las distintas características de la vegetación de bosques templados es especie-específica, y puede ser explicada en función de la historia de vida de las especies atendiendo a sus hábitos de alimentación y nidificación (MacArthur 1958; MacArthur et al. 1962; MacArthur 1964; Sherry & Holmes 1985). Esto se debería a que la selección de hábitat hecha por cada especie de ave es determinada por la disponibilidad de estructuras, estratos y parches de vegetación que les proveen alimento, refugio contra los depredadores y sitios seguros para nidificar (MacArthur et al. 1962; Sherry & Holmes 1985; Amico et al. 2008).

Desde un punto de vista ecológico, las comunidades de aves terrestres de los bosques patagónicos –particularmente en el norte de la Patagonia andina– representan una anomalía con respecto a la hipótesis de la heterogeneidad del hábitat, ampliamente observada en bosques templados de otras regiones del mundo (MacArthur & MacArthur 1961; Tews et al. 2004). En la región se ha observado que el incremento en la complejidad vertical de la vegetación del bosque *no* está asociado a un incremento de la diversidad, la riqueza específica y/o la abundancia de aves (Vuilleumier 1972, 1985; Ralph 1985).

La diversidad y la riqueza de especies vegetales parecerían no tener ningún efecto sobre los ensamblajes de aves terrestres en los bosques patagónicos (Ralph 1985; Estades 1997). Sin embargo, en relación con la composición de la vegetación, ciertos árboles tales como el Roble Pellín y el Ciprés de Cordillera sí tendrían un efecto en el gremio de aves insectívoras (Ralph 1985; Estades 1997). En cuanto a las asociaciones especie-específicas de las aves con su hábitat, se ha observado que el incremento en el follaje de árboles del género *Nothofagus* está asociado a un incremento en la abundancia de distintas especies de aves. Por ejemplo, el incremento en el follaje del Roble Pellín se relaciona con un aumento en la abundancia de Fiofio y Rayadito, mientras que el incremento en el follaje del Ñire está asociado a un incremento en la abundancia de Ratona (Ralph 1985; Estades 1997). A su vez, el incremento en la complejidad horizontal, que puede ir asociado con la fragmentación del bosque y la reducción consecuente del tamaño de los parches, no estaría relacionado con ningún cambio en la abundancia de Rayadito y Fiofio, pero sí estaría asociado a un incremento en la abundancia de Ratona (Willson et al. 1994).

Existen distintos estudios sobre las relaciones entre las aves especialistas del sotobosque y distintas características de hábitat. La estructura y composición de la vegetación del sotobosque son los principales factores que influyen en la distribución y abundancia de este gremio de aves (Reid et al. 2004; Vergara & Simonetti 2006; Amico et al. 2008; Moreno et al. 2013). Se ha observado que estas especies son dependientes de las cañas *Chusquea*, que dominan en el sotobosque de los bosques de la Patagonia andina (Krabbe & Schulenberg 2003; Remsen 2003; Reid et al. 2004). Así, el incremento en la cobertura de cañas estaría asociado a un incremento en la riqueza y abundancia de éste gremio (Ralph 1985; Reid et al. 2004; Vergara & Simonetti 2006; Amico et al. 2008; Moreno et al. 2013). Las cañas *Chusquea* les ofrecerían a éstas especies alimento, y protección contra los depredadores (Sieving et al. 2000; Reid et al. 2004). En cuanto a la estructura de la vegetación, el incremento en la complejidad vertical del bosque tendría un efecto positivo sobre este gremio, pero el incremento en la complejidad horizontal de la vegetación tendría un efecto negativo (Willson et al. 1994; Sieving et al. 2000; Moreno et al. 2013). Todo esto se debería a que toda la vegetación del bosque ofrecería protección tanto vertical como horizontal contra los depredadores, y la interrupción de distintos estratos implicaría un área de mayor vulnerabilidad (Sieving et al. 2000; Castellón & Sieving 2006).

Capítulo 3. Generalidades de la metodología

En el antiguo paradigma se creía que las descripciones científicas eran objetivas, es decir, independientes del observador humano y del proceso del conocimiento. En el nuevo paradigma creemos que la epistemología –la comprensión del proceso del conocimiento– debe ser incluida explícitamente en la descripción de los fenómenos naturales. Fritjof Capra, en el *Epílogo* de *El Tao de la Física* (2da edición).

GENERALIDADES DEL DISEÑO DE ESTUDIO

La biología funcional y la ecología de las invasiones biológicas

Además de la biología estructural puramente descriptiva, Ernest Mayr (1961) distinguió dos campos de la biología diferenciados fundamentalmente por la pregunta de investigación que se hacen y el tipo de causa que buscan para explicar los fenómenos biológicos. Por un lado, se encuentra la biología funcional, que se preocupa por las causas próximas de algún fenómeno biológico (i.e., las causas inmediatas de su origen), y se pregunta *cómo* funciona un sistema biológico y *cómo* interactúan sus componentes estructurales. Por el otro, se encuentra la biología evolutiva, que se pregunta *por qué* se produjo el sistema biológico o *por qué* existe y persiste alguna de sus características, preocupándose así por las causas remotas del fenómeno, es decir, las causas que tienen una historia y han sido incorporadas en el sistema biológico a través de cientos de generaciones de evolución.

La ecología de invasiones está interesada por los factores que afectan a las propiedades, los procesos y la dinámica o funcionamiento de las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas (Elton 1958; Vitousek 1990; Lodge 1993; Parker et al. 1999), formando así parte de la biología funcional. Así, a la pregunta de investigación acerca del impacto del Visón sobre las aves nativas del norte de la Patagonia andina subyacen preguntas sobre el funcionamiento y las causas próximas de los patrones espaciales y temporales observados en las poblaciones y comunidades de aves de la región, un tópico general que representa una prioridad de investigación para la comunidad de ecólogos (Lubchenco et al. 1991).

Este trabajo de tesis doctoral se preocupó tanto por el impacto del Visón sobre las aves del norte de la Patagonia andina, así como por otros factores ambientales que afectan los patrones de uso de hábitat, de abundancia y de distribución de las aves en la región.

El estudio del impacto de un depredador exótico sobre la biodiversidad

Existen distintos enfoques y técnicas para evaluar el impacto de un depredador exótico invasor sobre las presas nativas, cada uno proveyendo información sobre diferentes aspectos de la interacción, y cada uno con potencialidades y limitaciones diferentes en la inferencia y el establecimiento de causalidad, así como en la generalización y extrapolación de los resultados (Park 2004; Hewitt et al. 2007).

El enfoque predictivo consiste en extrapolar el impacto de un depredador exótico a una localidad determinada a partir de los efectos ecológicos observados por estudios realizados en otras áreas geográficas (Park 2004). Es la forma de evaluación del impacto más rápida y barata, pero no puede proveer evidencia empírica sobre el efecto que está teniendo el depredador exótico sobre el sistema particular de interés (Park 2004). Basándose en este enfoque, algunos estudios ya han advertido acerca del impacto del Visón sobre las aves y otros taxones nativos de la Patagonia (e.g., Jaksic 1998; Anderson et al. 2006; Novillo & Ojeda 2008).

Los estudios de dieta consisten en analizar la dieta del depredador exótico, generalmente a partir de los restos no digeridos contenidos en heces o intestinos (Park 2004). La identificación de las especies nativas que son realmente consumidas y la estimación de la importancia relativa de cada ítem presa permiten determinar qué especies podrían ser afectadas por depredación (Park 2004). Sin embargo, además de las fuentes de sesgo propias del análisis de dieta a partir de restos no digeridos (e.g., identificación errónea de restos y sub- o sobrestimación de ítems presa), este tipo de estudio no puede distinguir el consumo por depredación del consumo por carroñeo, ni tampoco inferir por sí solo el impacto de un depredador exótico sobre la diversidad nativa (Park 2004). Existe una gran cantidad de estudios sobre la dieta del Visón en la Patagonia, tanto en el sur de la Patagonia andina (Schüttler et al. 2008; Ibarra et al. 2009; Valenzuela et al. 2013a) como en el norte (Medina 1997; Previtali et al. 1998; Delibes et al. 2003), y solo un trabajo abarca toda la región (Fasola et al. 2011). Muy pocos de estos trabajos identificaron las aves consumidas a nivel de familia (i.e., Medina 1997; Schüttler et al. 2008) y ninguno se complementó con otro tipo de enfoque para evaluar el impacto sobre la diversidad nativa (Valenzuela et al. 2016).

El enfoque observacional o correlacional puede consistir en: (a) comparar la ocurrencia o abundancia de una especie nativa en un sitio o área geográfica antes y después de la invasión de un depredador exótico; o (b) comparar la ocurrencia o abundancia de una especie nativa entre sitios invadidos y sitios libres del depredador exótico en un mismo

momento (Parker et al. 1999; Park 2004). Este enfoque puede proveer evidencia circunstancial a la hipótesis del efecto perjudicial de un depredador exótico sobre las especies nativas, pero no puede establecer una relación causa-efecto entre la invasión de aquel y la declinación de estas (Park 2004). El único estudio de este tipo para el impacto del Visón sobre la biodiversidad nativa de la Patagonia es el de Peris et al. (2009) (ver también Pescador et al. 2012), que compararon poblaciones y comunidades de aves acuáticas entre sitios con y sin Visón.

Como se ve, los estudios predictivos, de dieta y observacionales pueden proveer distintos grados y tipos de evidencia para apoyar la hipótesis del efecto perjudicial de un depredador exótico sobre especies nativas. Sin embargo, los estudios experimentales son los únicos que permiten inferir una relación causa-efecto entre la invasión del depredador introducido y la declinación de alguna presa nativa (Parker et al. 1999; Park 2004). La remoción o exclusión experimental del depredador exótico en áreas monitoreadas es la práctica manipulativa más usada. Si se tiene en cuenta la replicación y la asignación aleatoria de unidades experimentales al tratamiento y al control, esta técnica puede identificar al depredador exótico como un agente causal de cambios observados en las poblaciones y comunidades de especies nativas (Parker et al. 1999; Park 2004). A su vez, puede formar parte de una estrategia de manejo y proveer los beneficios de conservación buscados con el manejo de una especie exótica (Park 2004). Este tipo de estudio es el más costoso y complejo, y aunque hay algunas experiencias de control de Visón en Patagonia para conservar la biodiversidad nativa (ver Valenzuela et al. 2016), el de Fasola & Roesler (2016) es el único estudio que ha reportado resultados de la remoción de visones con implicancias sobre su impacto en aves nativas en de la región.

Estudios experimentales y observacionales en ecología de invasiones

El experimento constituye la principal técnica de estudio de la biología funcional (Mayr 1961). Como ya se observó, la ecología de invasiones biológicas forma parte de éste campo, por su interés en las causas próximas del impacto ecológico y en el funcionamiento de las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas. Debido a que permite identificar el agente causal de patrones de interés y es estrictamente aplicable al método hipotético-deductivo, el enfoque experimental goza de un valor superlativo dentro de la comunidad de ecólogos (e.g., Hurlbert 1984; Underwood 1990; Quinn & Keough 2002), incluyendo a ecólogos argentinos (e.g., Farji-Brener 2003, 2006;

Marone & Galetto 2011). Sin embargo, hay distintas razones para reconsiderar el estatus privilegiado de los experimentos dentro de la ecología, especialmente en relación con el estudio del impacto de los depredadores exóticos.

(a) Problemas de complejidad. El enfoque experimental es difícilmente aplicable a sistemas biológicos complejos como las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas, debido a su simplismo y reduccionismo inherentes (Mayr 1961; Eberhardt 1977; Eberhardt & Thomas 1991; Johnson 1999; Hewitt et al. 2007). En relación con la complejidad de los sistemas de estudio en ecología, existe una gran variedad de factores de confusión que deben considerarse cuidadosamente durante el diseño y la ejecución de los experimentos de campo para evitar resultados ambiguos o equívocos; el control, la replicación, la dispersión y la asignación aleatoria de tratamientos son fundamentales para reducir esta confusión (Hurlbert 1984; Underwood 1990; Eberhardt & Thomas 1991). A su vez, si un sistema biológico es más que la suma de sus partes, la comprensión final requiere observaciones del todo intacto y en funcionamiento (Eberhardt & Thomas 1991). “La mayoría de nuestros experimentos de laboratorio parecen seguir el clásico enfoque de un “factor a la vez”, por lo que ignoran características que son de fundamental importancia para la naturaleza, o destruyen las interacciones que pueden controlar los principales procesos de los ecosistemas”, afirma Eberhardt (1977).

(b) Problemas de escala. El enfoque experimental es poco factible a grandes escalas, dado que la variabilidad tiende a incrementar con el aumento de extensión temporal y espacial, y por lo tanto se requiere de una gran cantidad de réplicas para controlar esta variabilidad (Hewitt et al. 2007). En relación con este punto, experimentos ejecutados en una parte de la distribución de una especie son difícilmente replicables en otras localidades cuando factores extrínsecos (e.g., clima y topografía) no pueden ser controlados (Sagarin & Pauchard 2010). En este sentido, los resultados de estudios experimentales realizados en unas pocas localidades o momentos no pueden generalizarse cuando existen posibles factores o procesos de gran escala que pueden afectar los procesos de pequeña escala dilucidados por el experimento (Hewitt et al. 2007).

(c) Problemas de replicación. La escala del proceso manipulado puede generar problemas de pseudo-replicación –i.e., el uso de inferencias estadísticas para probar efectos de tratamiento cuando los tratamientos de un experimento no son replicados, o las réplicas no son estadísticamente independientes– (Hurlbert 1984). En los

experimentos de campo con grandes complicaciones logísticas, la pseudo-replicación es no solo un problema común, sino dominante (Hurlbert 1984). A su vez, los costos de los experimentos de campo que resuelven los problemas de pseudo-replicación y complejidad, hacen que la cantidad de réplicas sea mínima y que el poder estadístico de las pruebas de hipótesis posteriores sea demasiado bajo como para identificar diferencias significativas entre tratamientos (Hurlbert 1984; Eberhardt & Thomas 1991). Una cantidad suficiente de unidades experimentales es particularmente poco factible y muy costosa en experimentos con animales móviles, ya que exige que las parcelas sean lo suficientemente grandes como para abarcar uno o más territorios, y que estén lo suficientemente separadas para que sean independientes (Eberhardt 1977).

(d) Problemas con la remoción de depredadores exóticos. En relación con los problemas de complejidad, escala y pseudo-replicación, varios autores han analizado las dificultades de experimentar con la remoción de depredadores en general para evaluar su efecto sobre las poblaciones de presas (e.g., Hurlbert 1984; Underwood 1990; Eberhardt & Thomas 1991). En relación con la evaluación del impacto de depredadores exóticos sobre la biodiversidad, se ha observado que las prácticas manipulativas pueden ser éticamente cuestionables (ya sea en relación con la introducción así como con la remoción de individuos), y que estas, aunque factibles a pequeña escala, son costosamente sostenidas a gran escala (Park 2004; Hewitt et al. 2007; Sagarin & Pauchard 2010). A su vez, cuando la hipótesis del efecto perjudicial del depredador exótico es refutada por el experimento, esta no es necesariamente falseada –e.g., puede ser necesario más tiempo o hacer ajustes adaptativos a la práctica manipulativa– (Park 2004 y Sagarin & Pauchard 2010), lo cual dificulta su aplicabilidad al método hipotético-deductivo falsacionista, que no admitiría hipótesis *ad hoc* (Underwood 1990).

En cuanto a los estudios observacionales o correlacionales, uno de sus problemas es la incapacidad de proponer inferencias robustas ante la posibilidad de establecer correlaciones espurias (Hewitt et al. 2007). Otro problema es que este tipo de enfoque no puede demostrar por sí solo causalidad en ecología (Eberhardt & Thomas 1991; Sagarin & Pauchard 2010), tal como se reconoce en estudios sobre la evaluación del impacto de depredadores exóticos (Park 2004). Estos dos problemas han llevado a la creencia generalizada por parte de los ecólogos de que el enfoque observacional es menos riguroso que el experimental (ver Hewitt et al. 2007 y Sagarin & Pauchard

2010). Sin embargo, hay distintas razones para considerar el valor científico de los estudios observacionales.

(a) En ecología, la descripción de patrones es la primera en establecer un problema de investigación y representa así el comienzo del proceso hipotético-deductivo (Underwood 1990). Los estudios observacionales permiten describir de forma cuantitativa y robusta estos patrones, siendo fundamentales para construir hipótesis sólidas en las que se basarán los estudios deductivos ulteriores, incluyendo los estudios experimentales (Underwood 1990; Eberhardt & Thomas 1991; Quinn & Keough 2002).

(b) Al igual que los experimentos, las observaciones sin manipulación y correlaciones entre variables también pueden ser aplicadas a la contrastación de hipótesis ecológicas (Underwood 1990; Eberhardt & Thomas 1991).

(c) Los estudios observacionales resuelven la mayoría de los problemas que tienen los estudios experimentales. Son holísticos, ya que incorporan de forma implícita o explícita la variabilidad espacial y temporal, y son aplicables y factibles a gran escala, todo lo cual permite que sus resultados puedan ser generalizables (Hewitt et al. 2007).

(d) Allí donde la manipulación experimental no es factible, los estudios observacionales representan la única fuente de apoyo empírico para hipótesis ecológicas sobre causalidad (Sagarin & Pauchard 2010), como la de que un depredador exótico es el agente causal de la declinación poblacional o extinción local de una posible presa nativa (Park 2004).

(e) Los estudios observacionales han re-emergido en la ecología a partir de la década de 1990 debido a la trascendencia de los descubrimientos ecológicos más allá de la comunidad científica, por un lado, y a la urgencia por resolver los problemas ecológicos del cambio ambiental global, por el otro. El abordaje de estas problemáticas ambientales como problema de investigación de la ecología demanda un enfoque aplicable a gran escala y en situaciones que no pueden ser fácilmente manipuladas (Sagarin & Pauchard 2010).

(f) Los estudios observacionales son rigurosos y pueden trabajar independientemente de los experimentos en el establecimiento de causalidad en ecología (Hewitt et al. 2007; Sagarin & Pauchard 2010; Ricklefs 2012). Muchas generalizaciones robustas sobre relaciones ecológicas, difícilmente contrastables mediante experimentos, han sido descubiertas y confirmadas por estudios observacionales (e.g., el ciclo del taxón de E. O. Wilson, el gradiente latitudinal de biodiversidad, la hipótesis de la heterogeneidad de hábitat, el cambio ambiental global), sugiriendo que la observación sin manipulación

puede trabajar independientemente de los experimentos en el apoyo empírico de hipótesis sobre relaciones causales (Sagarin & Pauchard 2010; Ricklefs 2012). A su vez, los estudios observacionales han confirmado hipótesis ecológicas ulteriormente confirmadas por estudios experimentales, o han refutado hipótesis ecológicas bien establecidas, confirmadas previamente por estudios experimentales (Sagarin & Pauchard 2010).

Se ha propuesto una integración metodológica para la ecología empírica, entendiendo a los enfoques observacional y experimental como opuestos complementarios para abordar estudios de patrones y procesos ecológicos complejos (Eberhardt & Thomas 1991; Pickett et al. 1994; Hewitt et al. 2007; Sagarin & Pauchard 2010). Específicamente para la evaluación del impacto de un depredador exótico sobre la diversidad nativa, una estrategia de investigación eficiente comenzaría por identificar relaciones robustas y generalizables entre el depredador y las presas mediante comparaciones temporales y espaciales a gran escala, replicando de forma aleatoria suficientes unidades de muestreo independientes, y controlando o midiendo variables que representan posibles factores de confusión. Luego, contrastaría y refinaría hipótesis sobre procesos o mecanismos subyacentes a las relaciones observadas, mediante manipulaciones experimentales a escala local (Parker et al. 1999; Park 2004; Hewitt et al. 2007). Tal diseño implicaría un estudio costoso y sofisticado a largo plazo, más adecuado para el desarrollo de un programa de investigación que para la ejecución de un trabajo de tesis doctoral. Las evaluaciones de impacto de especies exóticas son generalmente motivadas luego de que estas han invadido un área (Parker et al. 1999), tal como ha sido el caso del Visón en el norte de la Patagonia andina (Peris et al. 2009; Pescador et al. 2012), lo cual imposibilita las comparaciones temporales del enfoque observacional (Park 2004; Sagarin & Pauchard 2010). A su vez, los cambios esperados luego de la remoción de un depredador exótico pueden tardar mucho tiempo en observarse, o incluso no observarse a menos que se realicen ajustes en el diseño y la ejecución de la remoción experimental (Park 2004).

Un estudio integrado, con observaciones sin manipulación y análisis de dieta, para evaluar el impacto del Visón sobre las aves nativas del norte de la Patagonia andina

En el contexto de la crisis ecológica global, es urgentemente necesaria la confirmación de sistemas coherentes de afirmaciones que reflejen múltiples causas subyacentes de un mismo patrón, aunque sea ofreciendo conclusiones contingentes y probabilísticas –más

que universales y absolutas— para la resolución de problemáticas ambientales concretas (Pickett et al. 1994; Sagarin & Pauchard 2010). En este contexto, y tal como ha sido observado para la evaluación del impacto del Visón sobre la biodiversidad nativa de la Patagonia (Valenzuela et al. 2016), los estudios observacionales a gran escala complementados con estudios de dieta pueden proveer evidencia circunstancial persuasiva para apoyar la hipótesis del impacto de un depredador exótico sobre la biodiversidad nativa (e.g., Strachan et al. 1998; Ferreras & Macdonald 1999), siempre y cuando no se descuiden la replicación espacial, la asignación aleatoria de unidades de muestreo y el control o la medición de las posibles variables de confusión (Park 2004; Hewitt et al. 2007).

Así, en función del objetivo de investigación; de las observaciones hechas a los trabajos previos de Peris et al (2009) y Pescador et al. (2012); de las sugerencias hechas por Peris et al. (2009), Fasola et al. (2011) y Valenzuela et al. (2013a) a futuros estudios sobre el impacto del Visón en Patagonia; y de los recursos y el tiempo disponibles; este estudio evaluó el impacto del Visón sobre las aves nativas del norte de la Patagonia andina mediante un enfoque observacional a gran escala espacial (i.e., varios sitios pertenecientes a distintas cuencas hidrográficas, incorporando variabilidad espacial a lo largo de gradientes ambientales evidentes), incorporando variabilidad temporal entre y dentro de distintas épocas reproductivas (i.e., 2-3 años de observaciones en el campo, visitando 2-3 veces cada sitio en una misma época reproductiva). Se compararon poblaciones y comunidades de aves (distintos niveles de complejidad biológica), entre múltiples e independientes sitios con y sin Visón Americano (tres y cuatro, respectivamente).

La principal hipótesis *a priori* que este estudio contrastó afirma que, mediante la depredación, el Visón exótico ejerce un efecto ecológico perjudicial sobre las aves nativas de la Patagonia andina. Para contrastarla, se realizaron comparaciones espaciales entre ensambles y poblaciones de aves de sitios con distintas abundancias de Visón, deduciéndose una relación estadística negativa entre la abundancia del Visón y las variables comunitarias y poblacionales de las aves. Para resolver el problema de los factores de confusión en estudios observacionales, se eliminaron algunas variables durante la etapa de selección de los sitios de estudio. A su vez, para resolver el problema de otros factores que podrían explicar los patrones de uso de hábitat de las aves, se controlaron y midieron otras variables seleccionadas en función de hipótesis sobre asociaciones de hábitat de las aves. Para contrarrestar las limitaciones inherentes a

los estudios observacionales, este trabajo se complementó con un estudio de dieta que permitió apoyar empíricamente las relaciones identificadas y así robustecer las conclusiones acerca del impacto del Visón sobre las aves nativas. En suma, esto permitió superar algunas de las limitaciones observadas previamente para los trabajos de Peris et al. (2009) y Pescador et al. (2012).

GENERALIDADES DEL ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional (PN) Lanín, un área protegida de 412420 ha de superficie, localizada en el norte de la Patagonia andina, entre Los Andes Patagónicos y la estepa patagónica (Funes et al. 2006). Geográficamente se ubica en el sur de la provincia de Neuquén, Argentina (lat. 39,11° – 40,67°S, lon. 71,14° – 71,83°O, Figura 3), y las tres localidades más cercanas son: San Martín de Los Andes (40,16°S, 71,35°O), emplazada en el sur de la jurisdicción del parque; Junín de Los Andes (39,95°S, 71,07°O), a 24 km de la portada del parque en el lago Huechulafquen; y Aluminé (39,24°S, 70,92°O), a 26.3 km de la portada del parque en el lago Rucachoroi (Figura 5).

El PN Lanín representa un Área Importante para la Conservación de las Aves (Veiga 2005), y junto con otros parques nacionales de Argentina (i.e., Nahuel Huapi, Lago Puelo y Los Alerces) conforma la Reserva de Biósfera “Andino Norpatagónica” (www.unesco.org), que limita al este con una serie de áreas protegidas de Chile (i.e., Villarrica, Puyehue y Vicente Pérez Rosales), y constituye así un sistema de áreas protegidas único en toda la región (Funes et al. 2006).

Para mayor organización y operatividad, el PN Lanín se ha dividido en cuatro unidades de gestión descentralizada: las zonas Norte, Centro, Lácar y Sur, cada una con distintas cuencas hidrográficas bajo su jurisdicción (Administración de Parques Nacionales 2012, com. pública). La Zona Norte contiene a las cuencas Pulmarí, Rucachoroi y Quillén; la Zona Centro a las cuencas Malleo, Chimehuín y Curruhué; la Zona Lácar a las cuencas Quilquihue y Hua Hum; y la Zona Sur a las cuencas Hermoso, Meliquina y Filo Hua Hum (Figura 5).

El ambiente físico del Parque Nacional Lanín

El clima del área protegida es templado húmedo, con precipitaciones predominantemente invernales y probabilidad de heladas todo el año. La temperatura media es de 4°C en invierno y 20°C en verano, la precipitación media anual de

1800mm, y las nevadas se producen entre mayo y octubre (Funes et al. 2006). Como en el resto de la Patagonia (Cabrera & Willink 1980; Morello et al. 2014), los vientos soplan mayoritariamente desde el oeste y existe un gradiente longitudinal de disminución de precipitaciones que va desde más de 2500 mm en algunos sectores del oeste del parque (e.g., Queñi y Quillén), a 700 mm en el este (Funes et al. 2006).

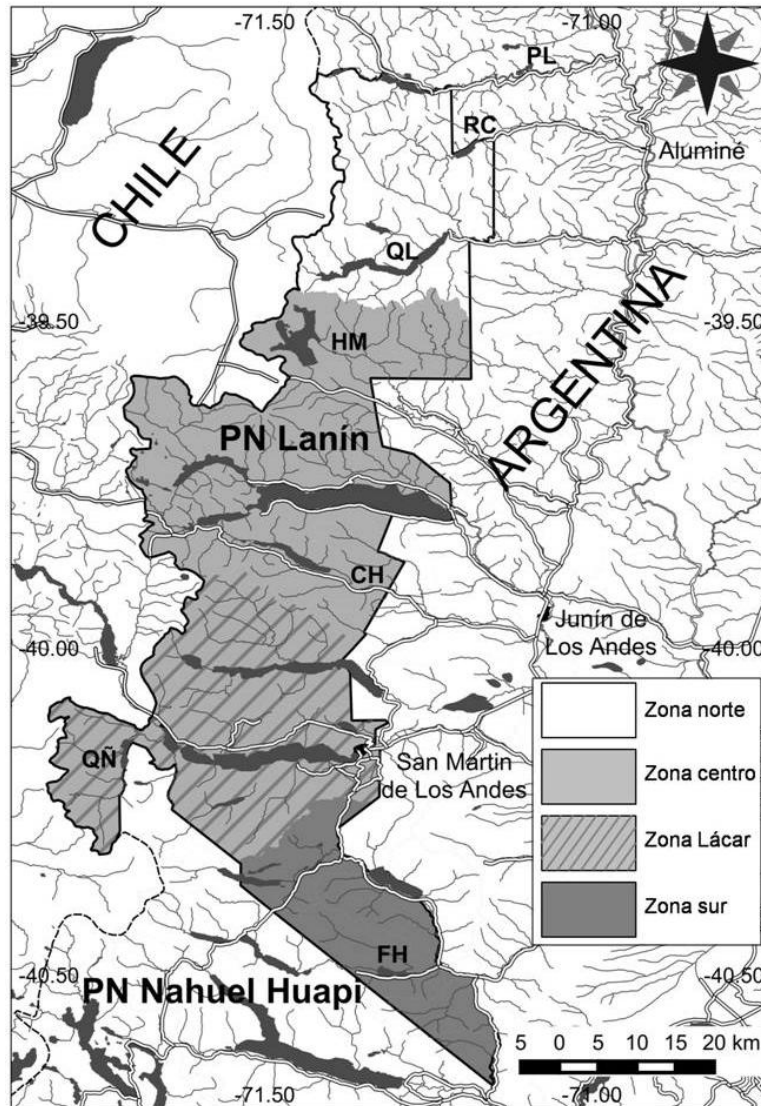


Figura 5. Parque Nacional Lanín, mostrando las unidades descentralizadas (zonas Norte, Centro, Lácar y Sur), las localidades más cercanas, y los sitios de estudio: Lago Pulmarí (PL), Lago Rucachoroi (RC), Lago Quillén (QL), Laguna Huaca Mamuil (HM), Lago Curruhué Chico (CH), Lago Queñi (QÑ) y Lago Filo Hua Hum (FH).

En relación con la geomorfología del PN Lanín, se destacan las cumbres y afloramientos rocosos, los valles y lagos glaciares, y las planicies y terrazas glacifluviales. El único volcán activo dentro del parque es el Volcán Lanín (39,54°S, 71,50°O), con 3776 m de altitud (Funes et al. 2006).

Los bosques del Parque Nacional Lanín

En el área protegida están representadas dos provincias biogeográficas: la Provincia Altoandina, (Dominio Andino-Patagónico de la Región Neotropical), con estepas gramíneas que se extienden desde los 1600 m de altitud hasta las altas cumbres de las montañas; y la Provincia Subantártica (Dominio Subantártico de la Región Antártica), con bosques de *Nothofagus* que se extienden desde la costa de lagos y ríos hasta los 1600 m de altitud (Cabrera & Willink 1980; Funes et al. 2006). Dentro de la Provincia Subantártica, el PN Lanín presenta tres distritos: el Distrito del Pehuén, con bosques de Pehuén *Araucaria araucana* asociado a Ñire *N. antártica* y Lengua *N. pumilio*; el Distrito Valdiviano, caracterizado bosques dominados por Coihue *N. dombeyi* y Roble Pellín *N. obliqua*, sotobosques densos dominados por Caña Colihue *Chusquea culeou*, y presencia de enredaderas, epífitas y helechos; y el Distrito del Bosque Caducifolio, con bosques de Ñire, Lengua y/o Ciprés de Cordillera *Austrocedrus chilensis* (Cabrera & Willink 1980).

El tipo de vegetación más abundante del parque es el de los bosques de Lengua. En general, los bosques son mixtos y pueden estar dominados por Pehuén, Ciprés de Cordillera, o alguna especie de *Nothofagus* (principalmente Lengua, Coihue o Roble Pellín). También hay sectores de pastizal, de estepa herbácea/arbustiva y de ecotono – i.e., estepas con Pehuén o Ciprés de Cordillera– (Funes et al. 2006).

Las comunidades de bosques de coníferas, bien característicos del ecotono, se extienden a lo largo de todo el parque, aunque las especies dominantes cambian latitudinalmente. El Pehuén se encuentra presente en el norte y el centro del parque (i.e., cuencas Pulmarí, Rucachoroi, Quillén y Malleo), y los bosques dominados por Ciprés de Cordillera se concentran en el centro y el sur del parque (e.g., cuenca Filo Hua Hum). Por otro lado, los bosques de *Nothofagus* se extienden a lo largo de todo el parque, y pueden estar dominados por una u otra especie, dependiendo de las condiciones climáticas. Los bosques altos con Coihue y/o Roble Pellín se encuentran a baja altitud y en sectores del parque con mucha humedad, mientras que los bosques más achaparrados de Ñire y Lengua se encuentran a mayor altitud, en sectores más fríos y secos (Funes et al. 2006).

Los humedales del Parque Nacional Lanín

La importancia de los ambientes acuáticos para el parque se debe a que: Representan una proporción relativamente alta de la superficie del parque; constituyen áreas de recreación y uso turístico, albergando especies de importancia turística –e.g., Trucha

Marrón, Trucha Arcoiris–; y son ambientes de valor especial para la conservación, ya que sostienen una gran diversidad biológica y albergan especies endémicas, raras y/o amenazadas –e.g., Sapito de Darwin *Rhinoderma darwini*, Pato de Anteojos *Specularias specularis*, Huillín *Lontra provocax*– (Iglesias & Pérez 1998; Funes et al. 2006). En este sentido, los ambientes acuáticos sin Visión representan ambientes de valor especial para la conservación en el parque, debido a que presentarían mayor integridad ecológica y tendrían completo el ensamble de aves nativas (Funes et al. 2006).

El PN Lanín contiene 14 cuencas hidrográficas que en su mayoría forman parte de la gran cuenca del río Aluminé-Collón Cura, de vertiente atlántica (la excepción la representa la cuenca Hua Hum, de vertiente pacífica). Las cuencas con mayor superficie de ambientes acuáticos son Chimehuín, Hua Hum y Quillen (Funes et al. 2006).

Los ambientes acuáticos pueden ser ribereños (i.e., cursos de agua como ríos y arroyos permanentes o temporarios), o lacustres (lagos y lagunas permanentes o temporarias). A estos se agregan otros humedales presentes en baja proporción, como las vegas, o presentes en sitios muy puntuales, como las turberas y las aguas termales (Iglesias & Pérez 1998; Funes et al. 2006).

En general, los lagos del PN Lanín son oligotróficos, dimícticos y tienen origen glaciario, aunque también hay algunos lagos eutróficos y lagunas someras. La profundidad de los lagos va de 4 a 155 m, y la superficie de 6 a 8300 ha (Funes et al. 2006; Pescador et al. 2012). En general, en lagos profundos con más de 50 ha de superficie el agua es moderadamente ácida (pH 6,1-5,5), mientras que en lagos con menos de 25 ha el agua es alcalina (pH 7,9-9,0) (Peris et al. 2009; Pescador et al. 2012). Por otro lado, la mayoría de los ríos y arroyos son correntosos y de aguas transparentes, aunque también hay algunos ríos sinuosos en valles aluviales –e.g., río Filo Hua Hum Superior, y algunos tramos del río Pulmarí– (Pescador et al. 2012; Funes et al. 2006). Los lagos representan un 7,30% de la superficie de todo el parque, y los cursos de agua un 6% –la importancia de las lagunas es baja, representando un 0,13% de la superficie del parque– (Funes et al. 2006).

La avifauna del Parque Nacional Lanín

En el transcurso de más de 10 años, se ha registrado en el PN Lanín y alrededores un total de 128 especies de aves pertenecientes a 37 familias y 19 órdenes (JM Girini, obs. pers.; ver Apéndice A, Tabla 22; comparar con Christie et al. 2004). Comparado con otras áreas protegidas del centro y el norte de la Argentina, las aves acuáticas del PN

Lanín representan una proporción relativamente alta de la avifauna: el 31% de especies y el 31% de familias de aves son acuáticas. Estas proporciones son superiores a las del PN Quebrada del Condorito –i.e., 175 especies y 39 familias en total, un 26% de las especies y un 22% de las familias de aves son acuáticas– (Miatello et al. 1999), o de la Reserva El Bagual –i.e., 336 especies y 57 familias en total, un 21% de las especies y un 28% de las familias de aves son acuáticas– (Di Giácomo 2005). A su vez, estas proporciones son comparables a las del PN Pre-Delta –i.e., 240 especies y 48 familias en total, un 30% de las especies y un 35,42% de las familias de aves son acuáticas–, donde los ambientes acuáticos y los humedales son dominantes (Alonso 2008). Más que por una alta riqueza de aves acuáticas, este hecho podría ser explicado por la baja riqueza específica de aves terrestres en los bosques patagónicos. La importancia relativa de las aves acuáticas en la avifauna del PN Lanín implica que cualquier amenaza para su conservación debe ser evaluada y controlada.

El PN Lanín se encuentra dentro del rango latitudinal de los bosques patagónicos con la mayor riqueza de aves terrestres de bosque –i.e., entre los 35°S y los 44°S– (Vuilleumier 1985). Entre las aves terrestres de bosque, las más comunes del parque son el Fío-fío Silbón *Elaenia albiceps*, el Rayadito *Aphrastura spinicauda* y la Ratona Común *Troglodytes aedon* (Christie et al. 2004). El gremio de aves especialistas del sotobosque también está bien representado, con el Chucao *Scelorchilus rubecula* y el Churrín Andino *Scytalopus magellanicus* como las especies más comunes, y el Churrín Grande la más rara (Christie et al. 2004; JM Girini, obs. pers.).

En el parque se han registrado 40 especies de aves acuáticas pertenecientes a 11 familias (Christie et al. 2004; Pescador & Peris 2009; JM Girini, obs. pers., ver Apéndice A, Tabla 22). Las aves acuáticas más abundantes del parque son el Cauquén Real *Chloephaga poliocephala*, los patos Maicero *Anas georgica*, Barcino *A. flavirostris* y Overo *A. sibilatrix*, y la Gallareta Ligas Rojas *Fulica armillata* (Christie et al. 2004; Pescador y Peris 2009). Otras aves que no son estrictamente acuáticas, pero que están asociadas a los humedales y son muy comunes, son el Tero Común *Vanellus chilensis* y las remolineras Araucana *Cinclodes patagonicus* y Común *C. fuscus* (Christie et al. 2004).

El Visón Americano en el Parque Nacional Lanín

A mediados de la década de 1990 el Visón invade el área protegida desde el sur, por el PN Nahuel Huapi, y desde Chile, por la cuenca Hua Hum (Funes et al. 2006; Peris et al.

2009). Desde entonces se ha ido expandiendo hacia el norte a una tasa de avance lineal de 20 km/año en costas de lagos, y 80 km/año en costas de ríos, y actualmente está presente en 10 de las 13 cuencas hidrográficas del parque, ocupando un 4% de la superficie del parque, siempre en asociación con ambientes ribereños y lacustres (Funes et al. 2006). Debido a que la invasión ha sido desde el sur, las cuencas hidrográficas de la Zona Norte (i.e., cuencas Pulmarí, Rucachoroi y Quillén) son las únicas que no han sido colonizadas por este carnívoro exótico (Figura 6) (Funes et al. 2006; Guichón et al. 2016).

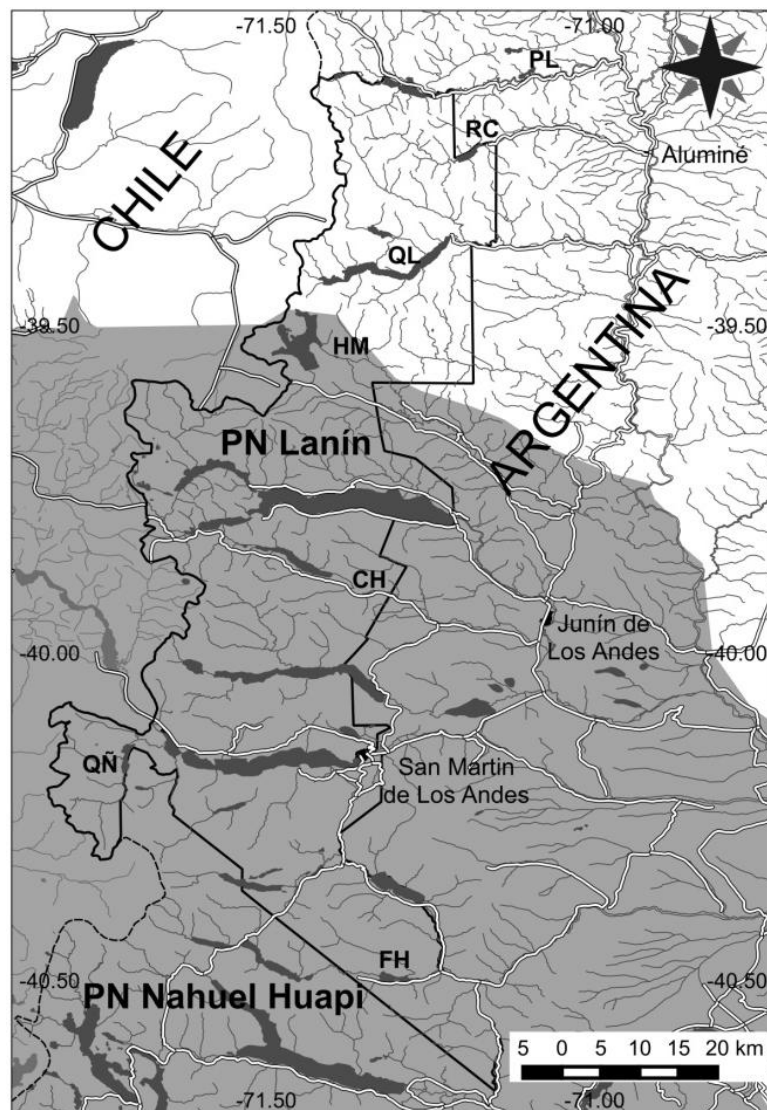


Figura 6. Distribución de Visón Americano (*Neovison vison*) (gris) en el sur de Neuquén, abarcando las zonas Sur, Lácar y Centro del Parque Nacional Lanín. Modificado de Guichón et al. (2016).

Desde 1998, pobladores locales y guardaparques han venido observando y registrando la declinación y desaparición de distintas especies de aves acuáticas, incluyendo al

Cauquén Real en Filo Hua Hum (N Fernández Bestchedt, pobladora local, com. pers.) y al Pato de los Torrentes *Merganetta armata* en Hua Hum, y también se han observado cambios en los ensambles de aves acuáticas en Queñi (CG Márquez, guardaparque, com.pers.).

Sitios de estudio

El estudio se llevó a cabo en ambientes lacustres del PN Lanín, que con respecto a ríos y arroyos sería el tipo de hábitat acuático donde hay mayor abundancia de aves acuáticas y donde el Visón depredaría más aves (Gerell 1967; Jędrzejewska et al. 2001; Schüttler et al. 2008). En orden decreciente de prioridad, los criterios para seleccionar los sitios de estudio fueron:

(a) El conjunto de los sitios de estudio debía mostrar todas las combinaciones posibles entre sitios con/sin Visón y los tipos generales de humedales lacustres observados en el norte de la Patagonia andina: pequeños y grandes, alcalinos y ácidos, con/sin vegetación emergente. Debido a su poca representatividad en el PN Lanín, se excluyeron lagunas de cuencas endorreicas (Funes et al. 2006).

(b) El conjunto de los sitios de estudio debía mostrar todas las combinaciones posibles entre sitios con/sin Visón y los tipos de vegetación generales observados en los humedales el norte de la Patagonia andina: bosques y mallines o vegas. A su vez, también debían estar bien representadas las categorías generales dentro del bosque: bosque alto de *Nothofagus* –i.e., dominados por Coihue, Roble Pellín o Raulí–, bosque bajo de *Nothofagus* –i.e., dominado por Ñire o Lenga– y bosque ecotonal de coníferas nativas –i.e., dominado por Pehuén o Ciprés de Cordillera–.

(c) Ausencia o baja importancia de variables antrópicas y naturales que pudieran confundir las asociaciones entre las variables de las aves y la ocurrencia del Visón: incendios recientes, asentamientos humanos (comunidades mapuche, estancias de pobladores preexistentes y loteos residenciales), uso ganadero, actividad forestal (i.e., extracción de madera y leña de bosques nativos, plantaciones de árboles exóticos), actividades de recreación y servicios turísticos de alto impacto (e.g., navegación comercial, excursiones 4x4, navegación a motor en lancha, motocross).

(d) Afluencia turística baja o media.

(e) Accesibilidad al sitio.

Para la selección de sitios de estudio, primero se consultó bibliografía disponible sobre el PN Lanín y luego se visitaron los sitios candidatos para evaluar su pertinencia para el estudio. Los sitios de estudio seleccionados fueron los siguientes:

(1) Lago Pulmarí (39,115°S, 71,104°O; Figura 7). Es un lago somero y alcalino de 395,7 ha de superficie, ubicado a 1100 m de altitud (Pescador et al. 2012), y con la mayoría de sus márgenes dominados por vegetación acuática palustre. Hay amplios humedales del tipo de los mallines y vegas, rodeados por bosques de Ciprés y Pehuén sobre estepa (Funes et al. 2006). El lago pertenece a la cuenca hidrográfica del río Pulmarí, y fue el único sitio de estudio ubicado fuera del PN Lanín, encontrándose a tan solo 13 km de la portada del parque en la jurisdicción del lago Ñorquinco. En la visita de campo se observó que de todos los lagos presentes en Zona Norte, el lago Ñorquinco fue el más afectado por la presencia de asentamientos humanos, el uso ganadero y las actividades turísticas. En 1998, el lago Pulmarí fue concesionado a un particular para desarrollar un emprendimiento turístico y actualmente se desarrolla un uso ganadero moderado en el área (JM Girini, obs. pers.). Este sitio no ha sido colonizado por el Visón (Guichón et al. 2016), no hay actividad forestal de ningún tipo, hay uso ganadero en algunos sectores de mallines y vegas, no se desarrollan actividades turísticas del alto impacto (excepto pesca deportiva), y la afluencia turística de la cuenca es muy baja (Funes et al. 2006).

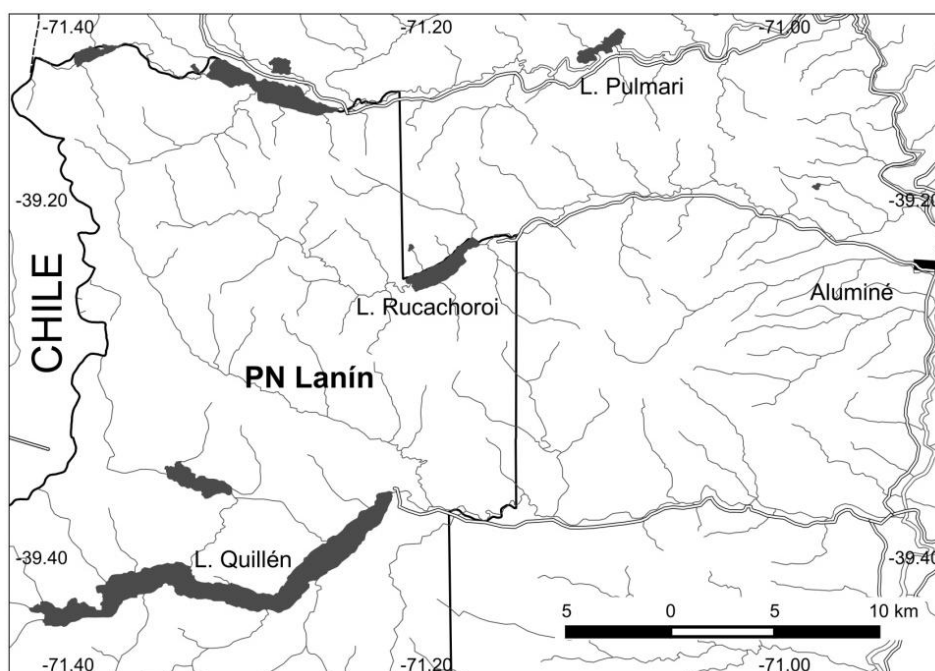


Figura 7. Zona norte del Parque Nacional Lanín, mostrando los sitios de estudio: Lago Pulmarí, Lago Rucachoroi y Lago Quillén.

(2) Margen norte del lago Rucachoroi (39,235°S, 71,186°O; Figura 7). Es un lago oligotrófico de 593,1 ha de superficie, ubicado a 1240 m de altitud. Tiene un pH moderadamente ácido (Pescador et al. 2012), y márgenes rocosos y bosques mixtos de Pehuén y Lenga en la ladera de exposición sur (Funes et al. 2006). Pertenece a la cuenca del río Rucachoroi y corresponde a la jurisdicción de la Zona Norte del PN Lanín. No ha sido colonizado por el Visón (Guichón et al. 2016), existe un asentamiento humano en el oeste del lago, hay extracción de leña y caña por parte de la comunidad Mapuche, hay uso ganadero en los márgenes este y sur, no se desarrollan actividades turísticas de alto impacto (excepto pesca deportiva), y la afluencia turística es baja (Funes et al. 2006).

(3) Sector noreste del lago Quillén (39,381°S, 71,236°O; Figura 7). Lago oligotrófico y ácido de 4232,7 ha de superficie ubicado a 990 m de altitud. En el este hay márgenes rocosos y bosques mixtos de Pehuén y *Nothofagus*, principalmente de Roble Pellín (Funes et al. 2006). El lago pertenece a la cuenca del río Quillén y corresponde a la jurisdicción de la Zona Norte del parque (Funes et al. 2006). Perteneciendo a la cuenca más austral de la Zona Norte, el Visón no ha colonizado aún este sitio (Guichón et al. 2016). Hay loteos residenciales en el margen norte del lago, no se desarrolla ningún tipo de actividad forestal, no hay uso ganadero, se desarrolla navegación a motor en lancha y hay pesca deportiva, pero la afluencia turística es de muy baja a media (Funes et al. 2006).

(4) Laguna Huaca Mamuil (39,547°S, 71,395°O; Figura 8). Es un lago somero y pequeño de 42,6 ha de superficie, ubicado a 1100 m de altitud. Tiene pH alcalino (Pescador et al. 2012), cuenta con márgenes rocosos y algunos sectores fangosos dominados por vegetación acuática palustre, y está rodeado por bosques de Ñire y Coihue (Funes et al. 2006). Pertenece a la cuenca del río Malleo y corresponde a la jurisdicción de la Zona Centro del parque (Funes et al. 2006). El lago ha sido recientemente colonizado por el Visón (Funes et al. 2005; Guichón et al. 2016). No se desarrolla ningún tipo de actividad forestal, no hay uso ganadero, no se desarrollan actividades turísticas de alto impacto (excepto pesca deportiva) y actualmente la afluencia turística es nula (Funes et al. 2006).

(5) Lago Curruhué Chico (39,909°S, 71,343°O; Figura 8). Es un lago somero y pequeño de 78,42 ha de superficie, ubicado a 1100 m de altitud. Tiene pH alcalino (Pescador et al. 2012), cuenta con márgenes rocosos y algunos sectores fangosos dominados por vegetación acuática palustre, y está rodeado por bosques de Ñire y Coihue y algunas

zonas de mallines y vegas (Funes et al. 2006). Pertenece a la cuenca del río Curruhué y corresponde a la jurisdicción de la Zona Centro del parque (Funes et al. 2006). El Visón se encuentra presente en la cuenca desde 1996 (Funes et al. 2006; J Sanguinetti, PN Lanín, com. pers.). No hay actividad forestal de ningún tipo, no hay uso ganadero, no se desarrollan actividades turísticas de alto impacto (excepto pesca deportiva) y la afluencia turística en la cuenca es alta (Funes et al. 2006).

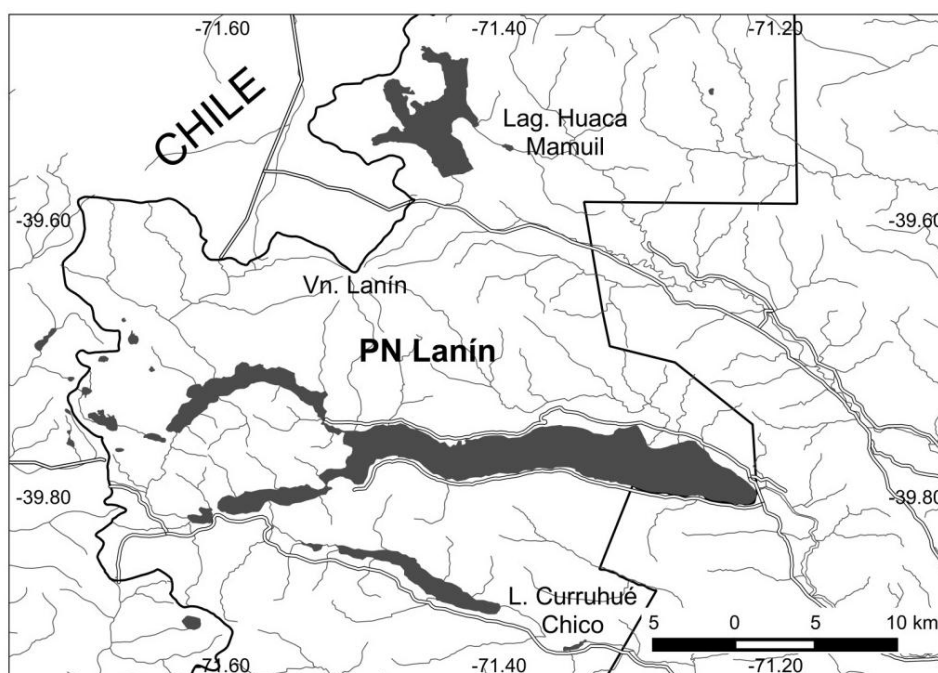


Figura 8. Zona centro del Parque Nacional Lanín, mostrando los sitios de estudio: Laguna Huaca Mamuil y Lago Curruhué Chico.

(6) Lago Queñi ($40,159^{\circ}\text{S}$, $71,713^{\circ}\text{O}$; Figura 9). Es un lago oligotrófico de 708,3 ha de superficie, ubicado a 830 m de altitud. Tiene pH ácido (Pescador et al. 2012), cuenta con márgenes rocosos y algunos sectores fangosos dominados por vegetación acuática palustre, y está rodeado principalmente de bosques de Coihue y Raulí, y hay algunas zonas de mallines y vegas (Funes et al. 2006; Peris et al. 2009; Pescador et al. 2012). Pertenece a la cuenca del río Hua Hum, y corresponde a la jurisdicción de la Zona Lácar del parque (Funes et al. 2006). El Visón se encuentra presente en este sitio al menos desde 1998 (Funes et al. 2006). Actualmente no hay actividad forestal de ningún tipo. Tampoco hay uso ganadero ni se desarrollan actividades turísticas de alto impacto (excepto pesca deportiva), y la afluencia turística es media (Funes et al. 2006).

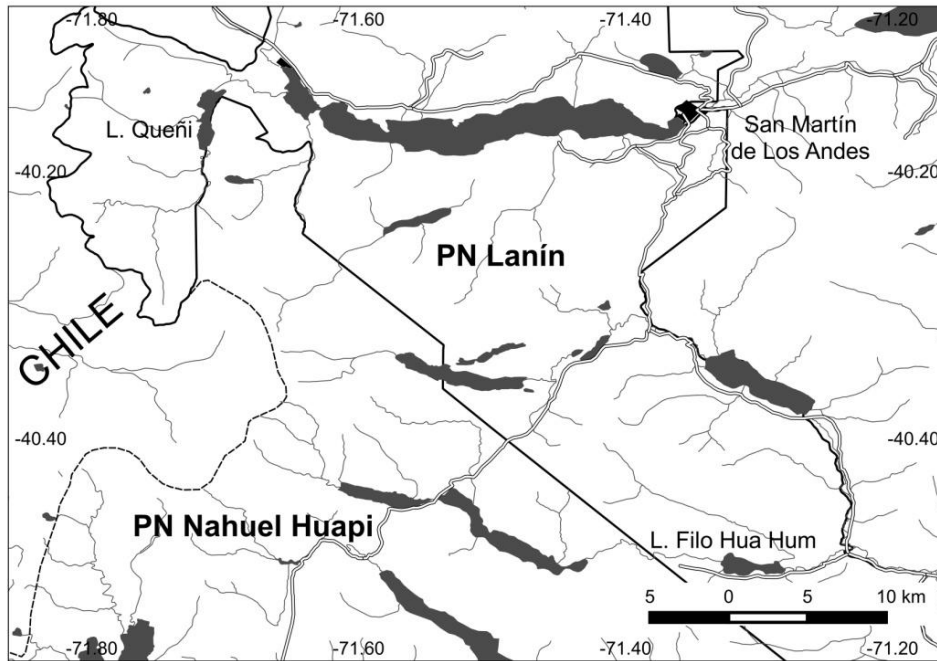


Figura 9. Zonas Lácar y sur del Parque Nacional Lanín, mostrando los sitios de estudio: Lago Queñi y Lago Filo Hua Hum.

(7) Lago Filo Hua Hum ($40,496^{\circ}\text{S}$, $71,305^{\circ}\text{O}$; Figura 9). Es un lago oligotrófico de 722,6 ha de superficie, ubicado a 845 m de altitud. Tiene un pH ácido (Pescador et al. 2012) y cuenta con márgenes fangosos dominados por vegetación acuática palustre en el margen oeste, aunque la mayoría de las costas son rocosas (Funes et al. 2006; Peris et al. 2009; Pescador et al. 2012). Hay bosques de Coihue y bosques ecotonaes de Ciprés, y en el oeste se desarrollan humedales de mallines y vegas (Funes et al. 2006). Pertenece a la cuenca del río Filo Hua Hum y corresponde a la jurisdicción de la Zona Sur del parque (Funes et al. 2006). El Visón se encuentra presente en este sitio desde 1998 (Funes et al. 2006; N Fernández Bestchedt, pobladora local, com. pers.). Hay plantaciones exóticas en el margen este del lago, hay uso ganadero en el margen oeste del lago, no se desarrollan actividades turísticas de alto impacto (excepto pesca deportiva) y la afluencia turística es alta (Funes et al. 2006).

GENERALIDADES DEL ANÁLISIS DE DATOS

Uso de modelos para evaluar el impacto del Visón sobre las aves nativas

En general, los modelos son aproximaciones o simplificaciones de la realidad que surgen a partir de preguntas sobre la realidad y de cómo la realidad funciona (Burnham & Anderson 2002). Es decir, son constructos conceptuales que representan la realidad mostrando estados de sistema y relaciones causales o correlaciones entre entidades

teóricas (Pickett et al. 1994). Pueden ser verbales, gráficos o matemáticos, y sirven para describir, explicar y predecir los patrones observados en la naturaleza (Underwood 1990; Pickett et al. 1994; Burnham & Anderson 2002; Quinn & Keough 2002). Dado que permiten explicar la realidad, los modelos satisfacen el principal objetivo de la ciencia, que es comprender la realidad (Pickett et al. 1994; Burnham & Anderson 2002). En este sentido, los modelos son hipótesis científicas, forman parte de la zona teórica, y junto con la base empírica conforman una teoría científica (Pickett et al. 1994; Quinn & Keough 2002).

Los modelos tienen tres propiedades intrínsecas que pueden maximizarse independientemente para cumplir alguna de las funciones de las teorías científicas (i.e., describir, explicar y predecir): la generalidad, el realismo y la precisión. Aunque un modelo ideal maximizaría las tres, solo puede hacerlo con dos, sacrificando una de ellas (Levins 1966). En función de las propiedades que maximiza y la propiedad que sacrifica, existen tres tipos de modelos generales:

(a) Los modelos que sacrifican precisión por realismo y generalidad se conocen como mecanísticos, funcionales o basados en procesos (Guisan & Zimmermann 2000). Si bien pueden expresar relaciones cuantitativas, generalmente consisten en gráficos que muestran relaciones cualitativas (e.g., positivas o negativas, convexas o cóncavas, mayores o menores que un valor dado), y no buscan hacer predicciones precisas sino describir interacciones causales y explicar patrones en función de los mecanismos hipotetizados por alguna teoría científica (Levins 1966; Guisan & Zimmermann 2000).

(b) Los modelos que sacrifican realismo por generalidad y precisión se conocen como teóricos, analíticos o matemáticos propiamente dichos (Pickett et al. 1994; Guisan & Zimmermann 2000; Quinn & Keough 2002). Consisten en fórmulas matemáticas generales, construidas en el marco de una teoría científica determinada, para predecir respuestas exactas y precisas dentro de una realidad simplificada por una serie de supuestos poco realistas (Levins 1966; Guisan & Zimmerman 2000).

(c) Los modelos que sacrifican generalidad por realismo y precisión se conocen como estadísticos, empíricos o fenomenológicos (Pickett et al. 1994; Guisan & Zimmermann 2000; Quinn & Keough 2002). Consisten en fórmulas matemáticas (e.g., regresiones o correlaciones) que no buscan predecir respuestas absolutas ni mostrar causalidad, funciones o procesos subyacentes, sino condensar hechos empíricos observados en condiciones singulares y describir relaciones entre variables (Guisan & Zimmermann 2000; Quinn & Keough 2002). En un modelo de regresión, una variable explicatoria o

independiente es un factor que puede tener un efecto pequeño, moderado o grande sobre la variable respuesta o dependiente; luego del ajuste del modelo, el parámetro es el efecto estimado o el coeficiente de ese factor –i.e., su magnitud y signo– (Burnham & Anderson 2002). El fenómeno interesante de la realidad se simplifica a algunas variables explicatorias relevantes para el investigador, se realizan mediciones lo más exactas y precisas posible, y se resuelve el modelo matemático (Levins 1966).

En función del enfoque observacional usado por este estudio para evaluar el impacto del Visión sobre las aves nativas del norte de la Patagonia andina, se usaron modelos estadísticos para dar cuenta de los patrones de uso de hábitat de las aves observados en el PN Lanín. Dado que los modelos estadísticos sacrifican la generalidad (Levins 1966; Guisan & Zimmerman 2000), y a que es una responsabilidad de los ecólogos especificar las limitaciones y utilidades de sus modelos desarrollados en contextos de manejo y conservación (Milesi & López de Casenave 2005; Feinsinger 2012), se enfatiza que los alcances de los resultados de este estudio se restringen ambientalmente a lagos, bosques y mallines o vegas; se limitan geográficamente al norte de la Patagonia andina; y se circunscriben temporalmente a la época reproductiva del período 2013-16. La extrapolación de los resultados y conclusiones de este estudio a otras condiciones ambientales y tipos de hábitat, a otras áreas geográficas y a otros momentos pasados o futuros, debe hacerse con cuidado (ver abajo).

Uso de modelos para explicar (no predecir) los patrones de uso de hábitat de las aves

“Las cosas son similares: esto hace posible la ciencia. Las cosas son diferentes: esto hace a la ciencia necesaria”. Richard Levins y Richard Lewontin (1980, pp. 57).

Dentro del paradigma de la ciencia moderna, las ciencias naturales buscan afirmaciones universales y determinísticas que den cuenta de las causas de un fenómeno y que permitan predecir hechos o eventos que aún no han sido observados (Klimovsky 1997; Lawton 1999). Según la visión clásica de causalidad, una hipótesis que puede explicar fenómenos también puede predecirlos, debido a que la estructura lógica de la explicación y la predicción es la misma: un razonamiento deductivo (Bunge 1961; Hempel 1987; Klimovsky 1997). Esta visión de causalidad es aplicable a la física clásica, pero en la biología, las hipótesis causales más importantes (e.g., la ley de la selección natural como explicación de la diversidad biológica) pueden explicar patrones

biológicos pero no pueden predecirlos (Mayr 1961; Gould 2008). Este indeterminismo, o imposibilidad de predecir hechos con exactitud, es especialmente notorio en las hipótesis de la ecología, particularmente a nivel de comunidades (Levins & Lewontin 1980; Lodge 1993; Lawton 1999; Ricklefs 2012). A su vez, los modelos estadísticos tampoco pueden predecir con exactitud y precisión la mayoría de los hechos y patrones ecológicos (Levins 1966; Guisan & Zimmermann 2000; Burnham & Anderson 2002; Milesi & López de Casenave 2005). Ante la necesidad de un progreso científico eficiente y la urgencia por aplicar descubrimientos en un contexto global de problemáticas ambientales, el indeterminismo pone en duda la utilidad práctica de las hipótesis ecológicas y de los modelos estadísticos en ecología (Lawton 1999; Milesi & López de Casenave 2005; Feinsinger 2012). Para un estudio como este, que aborda un problema de investigación mediante hipótesis ecológicas y modelos estadísticos, la posible indeterminación de las inferencias resultantes pone en duda su utilidad.

El indeterminismo de las hipótesis en biología se debe a que los patrones biológicos son el resultado de procesos contingentes, es decir, de procesos históricos en los que un evento es influenciado por el estado previo, y en los que el efecto de una fuerza no puede ser especificado en general pero sí en un contexto particular (Lewontin 1983). Esta contingencia –i.e., la secuencia impredecible de estados antecedentes que determina un estado observado– (Gould 2008), es especialmente profusa a nivel de comunidades (Levins & Lewontin 1980; Lawton 1999; Ricklefs 2012) y se explica por –o se predice a partir de– una serie de principios generales de la biología: (a) los sistemas biológicos son extremadamente complejos y están formados por muchas y diversas entidades interdependientes; (b) las propiedades de un nivel dado de complejidad biológica dependen de procesos que ocurren en otros niveles de complejidad, tanto inferiores como superiores; y (c) dichos procesos –y sus patrones resultantes– son influenciados por “accidentes históricos” o eventos aleatorios particulares (Mayr 1961; Lawton 1999; Gould 2008). Dado que estos principios biológicos son particularmente evidentes en ecología, las hipótesis ecológicas no son deterministas sino contingentes –i.e., son verdaderas bajo determinadas circunstancias–, y dependiendo de los detalles y las condiciones iniciales, un mismo patrón puede ser explicado por distintas hipótesis y una misma hipótesis puede explicar diferentes patrones (Lawton 1999).

Como es de esperarse, la contingencia y la complejidad de los sistemas biológicos también generan indeterminación en los modelos estadísticos, que en definitiva son

hipótesis científicas expresadas en fórmulas matemáticas (Burnham & Anderson 2002). En principio, los modelos son aproximaciones de la realidad, y por definición no pueden explicar ni predecir exactamente un fenómeno. Pero en biología, además, la realidad total es muy compleja, y no existe un modelo verdadero que pueda representarla (Burnham & Anderson 2002). A su vez, en los estudios de campo de la ecología y la ornitología, las condiciones en las que se colectan los datos son difícilmente repetibles debido a la interacción entre la contingencia, la complejidad de los sistemas de estudio y las particularidades del proceso de colección de datos (Eberhardt 1977; Eberhardt & Thomas 1991; Anderson 2001). En estas condiciones, la búsqueda de predicciones correctas a partir de modelos estadísticos exige mediciones de campo rigurosas y modelos con muchos parámetros, lo cual implica que se deben medir muchas variables y se deben coleccionar muchos datos, a la vez que los modelos estadísticos estimados, tan complejos y rebuscados, son incomprensibles (Burnham & Anderson 2002).

El paradigma de la ciencia moderna tiene como referencia a la física clásica y busca afirmaciones mecanicistas, universales y deterministas que expliquen hechos observados y predigan hechos no observados (Mayr 1961; Klimovsky 1997; Lawton 1999). En la física, los sistemas de estudio son simples (Burnham & Anderson 2002), y la simetría entre explicación y predicción es factible (Bunge 1961; Mayr 1961). Sin embargo, la biología se aleja de la física por la contingencia y la complejidad, y se acerca a disciplinas contingentes y holísticas, tales como la historia, incapaces de predecir hechos futuros (Mayr 1961; Gould 2008). Esta idea ha comenzado a ser abrazada por la ecología (e.g., Johnson 1999; Gilbert 2011; Ricklefs 2012; Feinsinger 2013), incluyendo a la ecología de invasiones (Lodge 1993), y forma parte de un cambio de enfoque en todo el paradigma científico moderno que está revolucionando el estudio de las problemáticas que enfrenta la humanidad (Capra 1998; de Sousa Santos 2009).

Así, aunque la predicción de fenómenos pueda ser importante para la ecología y sus aplicaciones (Lawton 1999; Milesi & López de Casenave 2005), es la comprensión de la realidad la que representa el principal objetivo de la ciencia, y la comprensión se logra mediante explicaciones (Pickett et al. 1994). En cuanto a la ecología de comunidades y de invasiones, la contingencia es tan importante que es imposible predecir con exactitud el destino y el impacto de una especie exótica (Lodge 1993; Lawton 1999). A su vez, la comprensión de la realidad también es el principal objetivo de los modelos estadísticos, y los estudios observacionales sobre problemas ecológicos complejos deben formular

modelos simples y comprensibles, entendidos como aproximaciones a la información explicable contenida en los datos empíricos (Eberhardt 1977; Burnham & Anderson 2002). En suma, el objetivo de predecir a partir de hipótesis ecológicas y modelos estadísticos se vuelve pretencioso.

En función del enfoque observacional usado por este estudio para evaluar el impacto del Visón sobre las aves nativas del norte Patagonia andina, se analizaron los datos mediante modelos estadísticos, no para predecir o extrapolar sino para explicar (y así comprender) los patrones de uso de hábitat de las aves observados en el PN Lanín. Si los resultados y conclusiones de este estudio no sirven para predecir, ¿cuál es su utilidad teórica o práctica? Desde un punto de vista inductivista, y en relación con la teoría de la ecología de las invasiones biológicas, los resultados de este estudio pueden proveer apoyo empírico a la hipótesis contingente acerca del efecto perjudicial de los depredadores exóticos sobre la biodiversidad nativa. A pesar del prestigio del que goza el falsacionismo en la ciencia moderna en general y en la ecología en particular, la observación y la inducción siguen siendo fundamentales para inferir patrones y procesos de la naturaleza (Platt 1964; Cohen 1994; Ricklefs 2012). Desde el punto de vista de la biología de la conservación y el manejo de la vida silvestre, la comprensión alcanzada por este estudio puede ofrecer fundamentos para diseñar y ejecutar prácticas de manejo de Visón para conservar aves nativas en la Patagonia andina, una cuestión de interés en la comunidad de ecólogos y gestores de la región (Fasola et al. 2011; Valenzuela et al. 2016; J Sanguinetti y ML Guichón com. pers.).

Un enfoque holístico con múltiples hipótesis para explicar el uso de hábitat de las aves

Debido a la importancia de la contingencia y la complejidad en los fenómenos naturales, el paradigma científico en general y la biología en particular están yendo del reduccionismo al holismo en el enfoque de los problemas de investigación (Capra 1998; de Sousa Santos 2009), lo cual incluye también al diseño de los estudios y al análisis de los datos (Johnson 1999; Burnham & Anderson 2002). Para comprender el significado con el que se usa el término “holismo” en ecología, Wilson (1988) distingue tres sentidos o acepciones diferentes: (a) el holismo mecanicista, que tiene en cuenta muchas variables distintas para comprender el sistema de estudio en cuestión, y tiene valor conceptual porque incorpora la noción de complejidad; (b) el holismo descriptivo, que busca patrones de correlaciones precisas (en vez de relaciones causales entre las partes del sistema de estudio), y tiene un valor práctico que lo hace útil para, por ejemplo, el

manejo de vida silvestre; y (c) el holismo metafísico, que busca explicar la causa de un fenómeno en función del contexto y no de las partes (i.e., “causalidad hacia abajo”), y tiene valor conceptual porque incorpora la noción de que la totalidad integrada impone un orden sobre sus partes.

Con un enfoque holístico del análisis de datos, el método de múltiples hipótesis de trabajo de Chamberlain (1965), con auxilio del método de la inferencia fuerte de Platt (1964), ha renacido y es adecuado para abordar problemas de investigación complejos como los que enfrentan la ecología y el manejo de la vida silvestre actualmente (Burnham & Anderson 2002). Este enfoque se basa en algunas características de una actitud científica genuina, en contraste con una actitud dogmática-creyente (ver Bunge 1966), ampliamente difundida entre los científicos modernos (Platt 1964; Chamberlain 1965), a saber: imparcialidad hacia una hipótesis tentativa y/o dominante para explicar un fenómeno particular, y creatividad para proponer una familia de hipótesis alternativas que expliquen dicho fenómeno –i.e., no una sino múltiples hipótesis de trabajo–. Con respecto al método de la hipótesis de trabajo única, este enfoque implica un razonamiento riguroso (en relación con la lógica y el conocimiento usados), minucioso (en el sentido del análisis del fenómeno) y holístico (en el sentido de la síntesis de los factores), todo lo cual es necesario para formular y justificar explicaciones complejas conformadas por múltiples factores, o múltiples explicaciones igualmente plausibles (Chamberlain 1965). A su vez, este tipo de razonamiento produce una investigación científica orientada al problema (no al método), rica en técnicas de observación, métodos de justificación y conocimientos, más realista y efectiva ante la complejidad de los sistemas biológicos y la necesidad de resolver las problemáticas ambientales (Platt 1964; Chamberlain 1965; Burnham & Anderson 2002).

Las propiedades de las poblaciones y comunidades no se ven afectadas únicamente por sus depredadores, sino también por otros muchos factores ambientales (Begon et al. 1999). Para identificar patrones realistas de relaciones, los estudios observacionales que usan modelos para evaluar la relación entre un depredador exótico y sus presas nativas, deben controlar o medir los factores de confusión que no pueden ser eliminados o estandarizados durante el diseño y la ejecución del estudio (Ferrerías & Macdonald 1999; Park 2004; Hewitt et al. 2007). Dado que se busca comprender los patrones de uso de hábitat de las aves en el norte de la Patagonia andina, y dado que estos patrones pueden ser explicados por varios factores además del efecto del Visón exótico mediante la depredación, este estudio tiene un enfoque holístico en los sentidos mecanicista y

descriptivo de Wilson (1988). De esta forma, además de evaluar la relación entre la abundancia del Visón y distintas variables poblacionales y comunitarias de las aves, también se incorporaron otras variables ambientales, elegidas en función del conocimiento previo (i.e., experiencia personal y bibliografía) sobre los factores que influyen en el proceso de selección de hábitat y los patrones de uso de hábitat de las aves de bosques y humedales de la Patagonia o de otro lugar. Es decir, siguiendo a Chamberlain (1965), se formularon múltiples hipótesis de trabajo sobre factores que también explican los patrones de uso de hábitat en las aves de bosques y humedales. Así, descartando aquellas hipótesis sin apoyo empírico observacional, se podrán diseñar nuevos estudios experimentales, procediendo en el sentido de la inferencia fuerte de Platt (1964).

La prueba de hipótesis y la teoría de la información para el análisis de datos

En general, la inferencia estadística se define como el razonamiento inductivo basado en el análisis estadístico de los datos empíricos, que va desde la evidencia (i.e., la información contenida en los datos) hasta la población o el proceso de interés (Burnham & Anderson 2002). Actualmente, el enfoque de la prueba de hipótesis constituye el paradigma dominante para analizar los datos y hacer inferencias estadísticas (Cohen 1994; Nester 1996; Johnson 1999; Anderson et al. 2000; Nakagawa & Cuthill 2007). Consiste en el siguiente procedimiento: (i) formular una hipótesis biológica ante la observación de un problema de investigación, deducir una consecuencia observacional o predicción biológica, y especificar la “hipótesis” estadística alternativa (H_A), la “hipótesis” estadística nula (H_0) y el estadístico de prueba; (ii) especificar *a priori* el nivel de significancia (α); (iii) coleccionar los datos a partir de muestras aleatorias de una o más poblaciones, y calcular el estadístico de prueba a partir de los datos empíricos; y (iv) comparar el valor del estadístico de prueba con la distribución de probabilidades, asumiendo la H_0 verdadera: si la probabilidad de obtener ese valor es menor que α , se rechaza la H_0 (resultado “significativo”), y así se corrobora la hipótesis biológica; si la probabilidad de obtener ese valor es mayor o igual que α , se retiene la H_0 (resultado “no-significativo”), y así se refuta la hipótesis biológica (Underwood 1997; Johnson 1999; Quinn & Keough 2002; Farji-Brener 2004, 2006).

El enfoque de la prueba de hipótesis goza de algunas ventajas: se fundamenta filosóficamente en el falsacionismo de Popper y se relaciona con el método dominante de justificación científica en la comunidad de ecólogos, es decir, el método hipotético-

deductivo (Underwood 1990; Quinn & Keough 2002; Farji-Brener 2003, 2006; Marone & Galetto 2011); el método de descartar hipótesis científicas mediante prueba de hipótesis, de forma secuencial y consecutiva a lo largo del árbol lógico de la inducción condicionada, produce un progreso eficiente del conocimiento científico (Platt 1964; Farji-Brener 2006); y es adecuado para estudios experimentales, con replicación y asignación aleatoria de los tratamientos (Hurlbert 1984; Underwood 1990; Johnson 1999; Burnham & Anderson 2002). Sin embargo, las críticas a este enfoque han existido desde 1930 y han ido aumentando de forma sostenida en el seno de muchas disciplinas (e.g., Cohen 1994, Nester 1996), incluyendo a la ecología (e.g., Johnson 1995, 1999; Anderson et al. 2000; Burnham et al. 2011). Algunas críticas fundamentales se resumen a continuación.

(a) La especificación *a priori* del nivel de significancia (e.g., $\alpha = 0,05$), como criterio para rechazar o aceptar la H_0 , es arbitraria; por lo tanto, la distinción de los resultados en “significativo” y “no-significativo” estadísticamente, también es arbitraria (Johnson 1999; Anderson et al. 2000). Esto hace que el enfoque de la prueba de hipótesis sea lógicamente pobre, que carezca de justificación teórica, que sea independiente del conocimiento científico y del problema de investigación en cuestión, y que consista en un razonamiento no-científico de aceptación-rechazo de una hipótesis científica (Cohen 1994; Anderson et al. 2000; ver Quinn & Keough 2002).

(b) En relación con esta crítica, la significancia estadística es independiente de la significancia biológica (i.e., un resultado significativo estadísticamente puede ser no significativo biológicamente, y viceversa). Dado que la clasificación de los resultados en “significativo” y “no-significativo” estadísticamente es arbitraria y no tiene sentido biológico, los resultados de una prueba de hipótesis carecen por sí solos de importancia biológica (Johnson 1995, 1999; Anderson et al. 2000; ver Farji-Brener 2006).

(c) Los resultados de la prueba de hipótesis dependen del tamaño de la muestra –i.e., a mayor tamaño de la muestra, mayor probabilidad de rechazar la H_0 y obtener resultados significativos estadísticamente–. Por un lado, esto implica que un resultado significativo no muestra más que el poder de la prueba de hipótesis (Nester 1996). Por el otro, que ante la presencia de efectos triviales –i.e., sutiles diferencias entre tratamientos o poblaciones, o una pendiente de regresión muy pequeña–, tamaños muestrales enormes produzcan resultados significativos estadísticamente, pero de poca importancia biológica (Johnson 1995, 1999; Anderson et al. 2000; ver Farji-Brener 2006).

(d) En biología, la prueba de una H_0 es trivial porque la H_0 es falsa *a priori* (Johnson 1995, 1999; Anderson et al. 2000; Burnham et al. 2011; ver Cohen 1994 y Nester 1996). Así, los resultados “significativos” de una prueba de hipótesis no son importantes en sí mismos para ser aplicados a asuntos prácticos de cualquier disciplina, aún mostrando los valores de p de la prueba de hipótesis (Cohen 1994; Johnson 1995, 1999; Nester 1996; Anderson et al. 2000; Burnham et al. 2011; ver Johnson 1999, Quinn & Keough 2002 y Farji-Brener 2006).

(e) Los valores de p no pueden ser interpretados como evidencia de las hipótesis estadísticas y las hipótesis científicas. El valor de p es la probabilidad de los datos dada la H_0 , no a la inversa, y la magnitud del valor de p no indica de forma apropiada la fuerza de la evidencia para la H_A –i.e., la probabilidad de H_A dada los datos–, sino más bien el grado de consistencia (o inconsistencia) entre los datos y la H_0 (Cohen 1994; Johnson 1999; Anderson et al. 2000; Burnham et al. 2011).

(f) El enfoque de la prueba de hipótesis no provee, necesariamente, los dos resultados más importantes de la inferencia estadística: (1) la estimación del tamaño o la magnitud de los efectos, y (2) la precisión de esa estimación –e.g., error estándar e intervalos de confianza– (Cohen 1994; Nester 1996; Johnson 1999; Anderson et al. 2000; Nakagawa & Cuthill 2007; Burnham et al. 2011). En base a estas críticas, los resultados de la prueba de hipótesis son poco informativos, y por sí mismos tienen poca importancia para el progreso científico y para ser aplicados a asuntos prácticos de la ecología, tales como problemáticas de conservación y decisiones de manejo de vida silvestre (Johnson 1995, 1999; Anderson et al. 2000; Burnham et al. 2011).

(g) Por último, el enfoque de la prueba de hipótesis no es adecuado para datos provenientes de estudios observacionales, debido a la definición de “valor de p ” (Johnson et al. 1999; Anderson et al. 2000; Burnham et al. 2011). Por definición, el valor de p está explícitamente condicionado por la H_0 : es calculado en función de la distribución de probabilidades del estadístico de prueba, asumiendo que la H_0 es verdadera, el modelo asumido es correcto, y la colección de los datos fue aleatoria. En estudios experimentales, la distribución de probabilidades del estadístico de prueba, dada la H_0 verdadera, puede coincidir con la distribución de probabilidades de los datos. Sin embargo, en estudios observacionales, la distribución de probabilidades es desconocida y debe asumirse por la falta de aleatoriedad y la presencia de factores de confusión, haciendo que la interpretación de los resultados sea problemática (Anderson et al. 2000).

Todos estos problemas intrínsecos de la prueba de hipótesis acarrear los malos usos y abusos del enfoque por parte de los investigadores de cualquier disciplina (Cohen 1994; Nester 1996; Johnson 1999). Una inferencia estadística válida y formal necesita estimar parámetros y su precisión, medir la evidencia que apoya cada hipótesis, y seleccionar el mejor modelo, nada de lo cual puede ser resuelto por pruebas de hipótesis (Burnham & Anderson 2002; Aho et al. 2014). Ante estas necesidades, una alternativa satisfactoria es el enfoque de la teoría de la información de Akaike (Johnson 1999; Anderson et al. 2000; Burnham & Anderson 2002; Burnham et al. 2011). Se basa en el principio de parsimonia, que establece un criterio filosófico útil para cualquier método de selección de modelos: el mejor modelo resultará de un balance entre ajuste y complejidad (Burnham & Anderson 2002; Aho et al. 2014). Es decir, a medida que aumenta la cantidad de parámetros en el modelo, aumenta su ajuste y aproximación a la realidad, pero también aumenta su complejidad, lo cual genera los problemas de sobre-ajuste del modelo (Burnham & Anderson 2002). Además de fundamentarse en la parsimonia, este enfoque se diferencia de otros métodos de selección de modelos porque se basa en una relación formal entre dos teorías dominantes o paradigmas:

(a) La teoría de la verosimilitud de Fisher, que permite estimar parámetros dados los datos y el modelo. Conceptualmente, la verosimilitud o “credibilidad” es la evidencia basada en los datos que soporta a una afirmación sobre algo desconocido (Burnham et al. 2011); matemáticamente, es la función de un parámetro dados los datos y el modelo, $\mathcal{L}(\theta | x, g)$ (Burnham & Anderson 2002). De esta teoría se deriva el método de la máxima verosimilitud, que estima parámetros de un modelo maximizando la verosimilitud de la estimación (Burnham & Anderson 2002).

(b) La teoría de información, que permite seleccionar el mejor modelo dados los datos y un set de modelos. Dentro de esta teoría, Akaike se basó particularmente en la información de Kullback-Leibler (K-L), que es una extensión del concepto de información de Shannon-Weiner, está relacionado con el concepto de entropía de Boltzmann, y representa la información perdida cuando el modelo i se usa para aproximarse a la realidad, es decir, representa la distancia entre el modelo i y la realidad (Burnham & Anderson 2002; Burnham et al. 2011). Matemáticamente, la información de K-L es la función $I(f, g)$ que estima la distancia relativa del modelo g al modelo f , y permite seleccionar el mejor modelo.

En base a la función de verosimilitud y el concepto de la información de K-L, Akaike dedujo un criterio de información (AIC, del inglés “Akaike’s Information Criterion”), para estimar la información K-L del modelo i (Anderson et al. 2000; Burnham et al. 2011):

$$\text{AIC} = -2\log(\mathcal{L}(\theta' | x, g)) + 2K,$$

donde $\log\mathcal{L}(\theta' | x, g)$ es la verosimilitud del modelo estimado y corresponde a los valores de las estimaciones de máxima verosimilitud de los parámetros, y K es el número de parámetros estimables del modelo (Burnham & Anderson 2002; Aho et al. 2014). Por un lado, este criterio es una estimación de la distancia relativa esperada entre el modelo i y la “realidad”, o el mecanismo subyacente que generó los datos empíricos. Pero dado que el primer término de la fórmula implica una medida del ajuste del modelo, y el segundo una medida de la complejidad, este criterio también lleva implícito el principio de parsimonia para seleccionar modelos (Burnham & Anderson 2002) y puede entenderse como una medida de la parsimonia relativa de un modelo (Aho et al. 2014). Así, a partir de un set de modelos candidatos formulados como aproximaciones a la realidad, el AIC permite seleccionar el mejor modelo en el sentido de K-L y el principio de parsimonia (Burnham & Anderson 2002). El enfoque consiste en el siguiente procedimiento (Burnham & Anderson 2002; ver también Anderson et al. 2000 y Burnham et al. 2011):

(1) Formulación de modelos. Formulación *a priori* de un set reducido de modelos candidatos (i.e., 4-20 modelos), cada uno representando una hipótesis alternativa de trabajo científicamente plausible. Es *a priori* porque se realiza antes de la colección y del análisis de los datos empíricos. Para formular las distintas hipótesis alternativas y considerar su plausibilidad científica, exige un conocimiento minucioso del problema de investigación y un razonamiento riguroso, creativo y holístico. No deben considerarse todas las combinaciones posibles de variables explicativas (i.e., selección de todos los modelos posibles), ni todas las variables explicativas posibles; un enfoque así es apropiado solo para fases exploratorias de investigación inicial, elude el conocimiento y el razonamiento científicos, puede producir (sub)modelos ecológicamente implausibles, dificulta la convergencia del modelo global, y conduce a modelos sobre-ajustados e inestables con efectos espurios (Burnham & Anderson 2002; Grueber et al. 2011). Es

importante destacar que nunca se asume que el modelo verdadero se encuentra en el set ni que existe un modelo de toda la realidad (Burnham & Anderson 2002).

(2) Selección de modelos. Para cada modelo se calcula algún criterio de información (e.g., AIC), y se comparan y ordenan todos los modelos de “mejor” a “peor” –i.e., a menor AIC del modelo i , menor información de K-L y mejor el modelo i –. Luego se estima la fuerza relativa de la evidencia que soporta a cada modelo candidato del set mediante la diferencia entre los criterios de información del modelo i y el mejor modelo (i.e., $\Delta_i = AIC_i - \min AIC$). A partir del Δ_i se pueden calcular otras dos formas de expresar formalmente la fuerza de la evidencia que soporta a cada modelo. Por un lado, la verosimilitud de cada modelo candidato

$$\mathcal{L}_i = \exp(-1/2 * \Delta_i)$$

que permite hacer comparaciones formales de la fuerza de la evidencia que soporta a distintos modelos. Por el otro, el peso de Akaike para cada modelo candidato

$$w_i = \mathcal{L}_i / \sum \mathcal{L}_n$$

que se puede interpretar como el grado de importancia relativa para un modelo i , o como la probabilidad dada los datos observados de que ese sea, de hecho, el mejor modelo. A su vez, el w_i provee una idea de la incertidumbre de la selección de modelos –i.e., cuanto más bajo el w_i del mejor modelo, mayor es la incertidumbre de la selección–.

(3) Estimación de los parámetros y medición de la precisión. La estimación de los efectos se realiza durante el ajuste de los modelos mediante los métodos de máxima verosimilitud o de los mínimos cuadrados. Luego de la selección de modelos, se usa el w_i para estimar la varianza incondicional como una medida de la precisión de la estimación de los parámetros de un modelo i . A partir de la varianza incondicional se pueden calcular los intervalos de confianza incondicionales, muy útiles para mostrar la precisión de los parámetros estimados y además resumir información sobre el tamaño y el signo del efecto. Aquellos parámetros con intervalos de confianza que incluyan al cero tendrían efectos poco significativos según el enfoque hipotético deductivo (Cohen 1994).

(4) Inferencia estadística, válida y formal. En este enfoque, la inferencia estadística es condicionada por los datos empíricos y el set de modelos candidatos. Cuando hay suficiente confianza en la selección de modelos (e.g., el mejor modelo tiene un $w_i > 0,7$), la inferencia se realiza a partir del “mejor” modelo, así como de juicios de valor

sobre todos los modelos del set basándose en las medidas formales del soporte de la evidencia (i.e., Δ_i , \mathcal{L}_i y w_i). Cuando la realidad es muy compleja y hay una incertidumbre importante en la selección del mejor modelo (e.g, el mejor modelo tiene un $w_i \leq 0,7$), la inferencia debe hacerse a partir de todos los modelos del set, en función de los w_i (e.g., a partir de todos modelos estimados del set, se estima la importancia relativa de las variables explicatorias, el promedio de los modelos con promedios y las varianzas incondicionales de todos los parámetros). Para hacer una inferencia válida, es útil advertir que en los sistemas biológicos los factores pueden ordenarse de forma decreciente según el achicamiento del tamaño de sus efectos: hay algunos pocos factores de primer orden que tienen efectos muy grandes, varios factores de segundo orden con efectos más pequeños, y así sucesivamente hasta llegar a una gran cantidad de factores de último orden, con efectos de tamaño muy pequeño. Esto implica que a medida que disminuya el tamaño del efecto, el tamaño de la muestra debe ser mayor para poder captarlo mediante análisis estadísticos.

El enfoque de la teoría de la información goza de varias ventajas con respecto al enfoque de la prueba de hipótesis:

(a) La formulación del set de modelos candidatos se fundamenta en los métodos de las múltiples hipótesis de trabajo de Chamberlain (1965). Esto exige un conocimiento minucioso del problema de investigación y de un razonamiento riguroso, holístico y creativo, necesarios para un progreso científico eficiente y para la resolución de asuntos prácticos de la actualidad, tales como las problemáticas de conservación y el diseño de prácticas de manejo (Johnson 1999; Anderson et al. 2000; Burnham et al. 2011).

(b) Sus resultados no dependen del tamaño de la muestra ni de un criterio arbitrario de significancia estadística. En cambio, están condicionados por el set de modelos candidatos y por la información contenida en los datos empíricos, y tienen importancia biológica intrínseca porque el conocimiento y el razonamiento científicos sobre el problema de investigación entran directamente en el análisis y la colección de los datos a través de la formulación *a priori* del set de modelos candidatos. A su vez, la selección del mejor modelo se basa en un criterio que no es arbitrario sino que tiene una profunda fundamentación teórica (Burnham & Anderson 2002).

(c) Además de la selección de modelos, las estimaciones del tamaño del efecto y las medidas de precisión de la estimación ocupan un lugar fundamental en la exposición de los resultados (Anderson et al. 2000; Burnham et al. 2011). Estas medidas formales son

aclamadas por la comunidad de ecólogos y gestores ambientales para que los resultados de los análisis de datos tengan importancia en la toma de decisiones de manejo (Johnson 1999; Anderson et al. 2000). A su vez, se mide la fuerza de la evidencia que soporta a las distintas hipótesis de trabajo. La medición formal de la fuerza de la evidencia que apoya a una hipótesis representa una cuestión metodológica fundamental para todas las ciencias fácticas, y constituye un avance importante para las ciencias biológicas (Anderson et al. 2000; Burnham et al. 2011).

(d) Es apropiado para el análisis de datos de estudios observacionales (Burnham & Anderson 2002; Burnham et al. 2011), cada vez más importantes en la aplicación de sus resultados a asuntos ecológicos (Sagarin & Pauchard 2010). A su vez, es útil para disciplinas científicas “ruidosas” con objetos de estudio influenciados por muchos factores de confusión, tales como la ecología (Eberhardt & Thomas 1991; Anderson et al. 2000).

Uso del enfoque de la teoría de la información para el análisis de los datos empíricos

Dado que la colección de los datos también influye en la interpretación de los datos, la inferencia estadística no sólo debe basarse en los resultados del análisis de datos, sino también en el diseño del estudio (Hurlbert 1984; Eberhardt & Thomas 1991). El enfoque de la prueba de hipótesis para el análisis de datos es apropiado para hacer inferencias válidas a partir de datos provenientes de estudios experimentales, mientras que el enfoque de la teoría de la información es adecuado para estudios observacionales (Burnham & Anderson 2002). En este trabajo se usó el enfoque de la teoría de la información, que es apropiado para los objetivos de investigación y para el diseño del estudio. Con un enfoque observacional se aborda un problema de investigación complejo –i.e., existen múltiples hipótesis alternativas acerca de factores ambientales que influyen en los patrones de uso de hábitat de las aves en el norte de la Patagonia andina–, para lo cual el enfoque de la prueba de hipótesis es limitado. El problema de investigación está relacionado con una problemática de conservación y de manejo –i.e., una de las hipótesis alternativas afirma que el Visón exótico ejerce un efecto ecológico perjudicial sobre las aves nativas–, por lo que se necesita información diferente a la provista por la prueba de hipótesis –i.e., son importantes el tamaño del efecto (absoluto o relativo) y la precisión, así como la fuerza de la evidencia que soporta a cada hipótesis alternativa–. A su vez, el estudio busca modelos estadísticos para explicar y comprender los patrones de uso de hábitat de las aves –i.e., busca los “mejores” modelos para hacer

inferencias válidas a partir de los datos—. En base al conocimiento científico y la experiencia personal se formularon *a priori* distintas hipótesis alternativas de trabajo, cada una afirmando una relación ecológicamente plausible entre las aves nativas y uno o más factores ambientales. Dado que las hipótesis no son mutuamente excluyentes, los modelos candidatos del set incluyeron combinaciones de variables explicatorias compatibles y no redundantes.

HIPÓTESIS AUXILIARES

Las hipótesis auxiliares son afirmaciones presupuestas, independientes de la hipótesis principal que se va a poner a prueba, las cuales se refieren al objeto de estudio y/o a los materiales y métodos, y sirven como premisas-ley adicionales para deducir las predicciones o implicaciones contrastadoras (Hempel 1987; Klimovsky 1997). Dado que una de las responsabilidades de los ecólogos es explicitar sus hipótesis de trabajo, supuestos y predicciones para que el origen y el alcance de sus estudios puedan ser abiertamente evaluados (Pickett et al. 1994; Farji-Brener 2003; Marone & Galetto 2011), y debido a que ya se han explicitado las hipótesis de trabajo y las predicciones, a continuación se describen algunas hipótesis auxiliares importantes que se tuvieron en cuenta en este estudio.

La latitud no afecta la ocurrencia y la riqueza de aves en el Parque Nacional Lanín

Uno de los patrones más ampliamente reconocidos en ecología es el del gradiente latitudinal de diversidad, que establece que la riqueza de especies disminuye desde los trópicos hacia los polos. Este patrón ha sido observado para una amplia variedad de organismos, a escalas diferentes y en distintas regiones del mundo, y la relación parece ser una generalidad para las aves y los ecosistemas terrestres (Begon et al. 1999; Hillebrand 2004). A lo largo de los bosques patagónicos, el número de especies de aves disminuye gradualmente a medida que se incrementa la latitud (Vuilleumier 1985; Anderson & Rozzi 2000). Dado que el Visón ha invadido el PN Lanín desde el sur y actualmente se encuentra presente en el sur y en el centro del área protegida, la ausencia o menor de abundancia de algunas especies en el sur del parque podrían explicarse por (a) la hipótesis del efecto perjudicial del Visón sobre las aves nativas, y/o (b) el gradiente latitudinal de diversidad.

Las razones para suponer que la disminución latitudinal de la diversidad no puede explicar la variación en la ocurrencia y la abundancia de las aves a lo largo del PN Lanín son:

- (a) La disminución latitudinal de diversidad es significativa a escala regional, pero no es significativa a escala local (Hillebrand 2004), y a lo largo de los bosques patagónicos las diferencias de riqueza de especies se observan entre comunidades distanciadas por más de 3° de latitud (Vuilleumier 1985; Anderson & Rozzi 2000). Aunque este estudio abarcó toda la extensión latitudinal del PN Lanín, las transectas más alejadas no se encontraron distanciadas por más de 1,5° de latitud (39,11071°S y 40,50115°S).
- (b) En los bosques patagónicos, la disminución latitudinal de la riqueza de especies de bosque es muy gradual y se observa a partir de los 44°S (Vuilleumier 1985), 3,5° más al sur del extremo sur del PN Lanín.
- (c) En los PNs Nahuel Huapi y Lanín, la ocurrencia, la abundancia relativa y la riqueza específica de aves no estuvieron relacionadas de forma negativa con el incremento de la latitud antes de la colonización del Visón (Christie et al. 2004).

Los patrones geográficos de abundancia de los carnívoros nativos no afectan los patrones de uso de hábitat de las aves en el Parque Nacional Lanín

Los carnívoros nativos más comunes y abundantes en el norte de la Patagonia andina son el Zorro Colorado *Pseudalopex culpaeus*, el Zorro Gris *Pseudalopex griseus*, el Puma *Puma concolor*, el Zorrino Común *Conepatus chinga* y el Hurón Menor *Galictis cuja* (Novaro et al. 2000; Wilson & Mittermeier 2009). Carnívoros más raros presentes en el PN Lanín son el Gato Huiña *Leopardus guigna*, el Gato Montés *Leopardus geoffroyi*, el Huillín *Lontra provocax* y el Huroncito Menor *Lyncodon patagonicus* (Funes et al. 2006; Administración de Parques Nacionales 2012, com. pública). En Patagonia, la mayoría de estos carnívoros habitan tipos de hábitat abiertos y semiabiertos –e.g., pastizales, estepas herbáceas y arbustivas, matorrales xerofíticos–, aunque el Puma y el Zorro Colorado también pueden habitar bosques, y el Hurón Menor puede estar asociado a cuerpos de agua (Delibes et al. 2003; Wilson & Mittermeier 2009).

Todos son carnívoros generalistas y oportunistas, y depredan aves nativas (principalmente aves terrestres) en baja proporción (Novaro et al. 2000; Wilson & Mittermeier 2009; Delibes et al. 2003), aunque los zorros pueden alimentarse también de huevos de aves acuáticas que nidifican en el suelo (Liljeström et al. 2014; N Cossa,

CONICET, datos no publ.). En el norte de la Patagonia andina, depredan principalmente mamíferos introducidos como el Ciervo Colorado *Cervus elaphus*, la Liebre Europea *Lepus europaeus* y el Conejo Europeo *Oryctolagus cuniculus* (Diuk-Wasser & Cassini 1998; Novaro et al. 2000; Delibes et al. 2003), que son muy abundantes y se encuentran en expansión dentro del PN Lanín (Funes et al. 2006; Guichón et al. 2016). Este patrón de la composición de la dieta también se ha observado en aves rapaces nativas (Hiraldo et al. 1995; Donázar et al. 1997; Traviani et al. 1998), sugiriendo un cambio en las preferencias de los depredadores nativos y/o en la disponibilidad de presas nativas (Novaro et al. 2000).

En el PN Lanín la densidad de carnívoros nativos podría estar relacionada de forma positiva con la densidad de Visón debido a una mayor densidad de presas exóticas en el centro y el sur del parque (Funes et al. 2006; Administración de Parques Nacionales 2012, com. pública; J Sanguinetti, PN Lanín, com. pers.). Esta correlación entre la densidad de carnívoros nativos y de presas exóticas podría deberse al efecto positivo de las presas en la supervivencia poblacional de depredadores, así como a la agregación de depredadores en áreas provechosas con más alimento (Begon et al. 1999). Este patrón se ha observado en el Puma, que habita en todas las cuencas y en la mayoría de los ambientes del parque, pero que según la abundancia de huellas y heces sería más abundante en el centro y el sur del área protegida, donde hay más jabalíes y ciervos (Administración de Parques Nacionales 2012, com. pública). Por lo tanto, la ausencia o menor abundancia de aves en el sur del parque podrían explicarse por (a) la hipótesis del efecto perjudicial del Visón sobre las aves nativas, y/o (b) la mayor abundancia de carnívoros nativos en el sur del parque. Las razones para suponer que la abundancia de carnívoros nativos no puede explicar la variación en la ocurrencia y la abundancia de las aves a lo largo del PN Lanín son:

(a) Las presas no son necesariamente más vulnerables a la depredación en áreas con mayor densidad de depredadores. La interferencia mutua entre depredadores aumenta con la densidad, conduce a una reducción de la tasa de consumo y tiende a estabilizar la dinámica general depredador-presa (Begon et al. 1999).

(b) En el norte de la Patagonia andina, los carnívoros nativos más comunes depredan principalmente mamíferos exóticos, y las aves son presas ocasionales o secundarias. El Puma se alimenta principalmente de ciervos y liebres, el Zorro Colorado de ovejas y liebres, y el Hurón Menor de liebres y conejos (Novaro et al. 2000; Delibes et al. 2003).

Por otro lado, el Gato Montés depreda principalmente roedores cricétidos, y el Zorrino Común invertebrados (Novaro et al. 2000).

(c) Registros propios y del sistema de información de biodiversidad de la Administración de Parques Nacionales (www.sib.gov.ar), así como entrevistas a pobladores locales y guardaparques, sugieren una relación positiva entre las ocurrencias de Visón y carnívoros nativos únicamente para el caso del Puma, y en este caso solo para algunas cuencas del sur del parque (i.e., Filo Hua Hum). El Puma también es abundante en algunas cuencas del norte del parque (e.g., Pulmarí y Quillén), y consume únicamente aves terrestres en muy bajas cantidades (Novaro et al. 2000).

La erupción del complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle (2011) no afecta a las aves en el sur del Parque Nacional Lanín

Los disturbios a gran escala tienen efectos imprevisibles en su sentido y magnitud sobre los procesos ecosistémicos y la dinámica de poblaciones (Fraterrigo & Rusak 2008; Berenstecher et al. 2016). Esto se debe a que producen cambios complejos y diversos sobre los factores ambientales, y a que las poblaciones y comunidades también responden de forma diversa frente a estos cambios (Fraterrigo & Rusak 2008). Entre los diversos disturbios naturales a gran escala, las erupciones volcánicas constituyen uno de los más importantes en cuanto a la magnitud de sus efectos, y la deposición de ceniza volcánica puede provocar cambios en los factores físicos y en la dinámica poblacional de plantas y animales de los bosques y humedales, incluyendo a las aves (Butcher 1981; Hayward et al. 1982; Andersen & MacMahon 1986; Dalsgaard et al. 2007).

La deposición de ceniza volcánica puede perjudicar directamente a la salud y a la reproducción de las aves acuáticas y terrestres (Butcher 1981; Hayward et al. 1982; Inbar et al. 1995; Dalsgaard et al. 2007). La ceniza en el suelo puede dificultar la locomoción de las aves terrestres y perjudicar su condición corporal, como se ha observado también en otros vertebrados (Inbar et al. 1995; Ibargüengoytía et al. 2016). También tiene efectos negativos sobre los artrópodos que habitan en el follaje y en el suelo (Elizalde 2014), disminuyendo la abundancia de alimento para las aves insectívoras que se alimentan en el dosel arbóreo y el suelo (Butcher 1981; Dalsgaard et al. 2007). Al afectar a la vegetación y disminuir la cobertura del suelo y el ocultamiento, la ceniza también puede aumentar la vulnerabilidad de las aves y sus nidos ante depredadores que pueden detectar a sus presas con la visión (Anderson & MacMahon 1986; Dalsgaard et al. 2007).

El 4 de junio de 2011, el complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle (40,533°S, 72,117°O) sufrió una erupción arrojando una gran cantidad de ceniza volcánica que se depositó en el norte de la Patagonia andina, principalmente en las provincias de Río Negro y Neuquén (Gaitán et al. 2011). En el PN Lanín, la zona sur fue la más afectada por la deposición de ceniza, siendo el lago Filo Hua Hum (ubicado a ~70 km del volcán) el único sitio de estudio en el que se observó una capa de ceniza superior a los 3 cm de profundidad (Gaitán et al. 2011; Berenstecher et al. 2016). Se ha observado que la deposición masiva de ceniza del Puyehue ha afectado a plantas (e.g., Magnin et al. 2016) y animales de los ecosistemas acuáticos y terrestres aledaños, ya sean invertebrados (e.g., Balseiro et al. 2014; Berenstecher et al. 2016) o vertebrados (e.g., Iburgüengoytía et al. 2016). Aunque no hay estudios que evalúen el efecto de la ceniza del Puyehue sobre las aves, la ausencia o menor abundancia de aves en el sur del PN Lanín podría explicarse por (a) la hipótesis del efecto perjudicial del Visón sobre las aves nativas, y/o (b) la deposición masiva de la ceniza volcánica en el sur del parque. Las razones para suponer que la deposición de ceniza no puede explicar la variación en la ocurrencia y la abundancia de las aves a lo largo del PN Lanín son:

(a) En bosques y humedales del hemisferio norte afectados severamente por la deposición de ceniza volcánica, la ceniza afectó débilmente a la salud de aves acuáticas y terrestres expuestas directamente a la misma, sin comprometer seriamente su supervivencia (Butcher 1981; Hayward et al. 1982). En el sur del PN Lanín, donde el impacto de la erupción fue moderado a leve (Gaitán et al. 2011), la supervivencia de las aves no debería haberse visto afectada por la ceniza, al menos directamente.

(b) En bosques del hemisferio norte, a pesar de afectar severamente a la vegetación y los artrópodos, la deposición de ceniza ha tenido efectos perjudiciales débiles sobre la avifauna, sin disminuir significativamente la ocurrencia y la abundancia de la mayoría de las especies (Butcher 1981; Dalsgaard et al. 2007). A su vez, el impacto de las erupciones volcánicas sobre las aves acuáticas y terrestres disminuye a medida que aumenta la distancia hacia el volcán, dado que disminuyen el tamaño y la cantidad de las partículas volcánicas depositadas (Hayward et al. 1982; Andersen & MacMahon 1986). En el PN Nahuel Huapi, donde se encuentran las áreas de la Patagonia más impactadas por la deposición de ceniza del Puyehue (Gaitán et al. 2011), sólo se ha observado una disminución en la ocurrencia y la abundancia de algunas pocas especies (i.e., Chucao y Huet-huet) en sitios severamente afectados por la erupción, como son el Paso Cardenal Samoré y el Cerro Bayo (V Ojeda, CONICET, com. pers.). (En el Paso

Cardenal Samoré, a ~20 km del volcán, se depositaron 15-30 cm de ceniza, y en el Cerro Bayo, a ~50 km del volcán, se depositaron 10-15 cm de ceniza, Gaitán et al. 2011.) En el sur del PN Lanín, donde el impacto del Puyehue ha sido más leve que en estos sitios (Gaitán et al. 2011), las poblaciones de todas las aves terrestres del bosque no deberían haber sido afectadas por la deposición ceniza.

(c) Las aves insectívoras que se alimentan en el suelo serían las más afectadas por la deposición de ceniza, posiblemente debido al efecto negativo de la ceniza sobre los artrópodos del suelo de los que se alimentan (Dalsgaard et al. 2007). A diferencia de lo esperado, en las cuencas del sur del PN Lanín la abundancia de artrópodos del suelo aumentó luego de la deposición de ceniza del Puyehue (Berenstecher et al. 2016), por lo que habría más alimento para las aves especialistas del sotobosque, hipotéticamente más vulnerables.

(d) En bosques del hemisferio norte se observó una recuperación del tamaño poblacional en la mayoría de las aves para el primer o segundo año luego de la deposición de ceniza (Andersen & MacMahon 1986; Dalsgaard et al. 2007). Dado que la erupción volcánica del Puyehue se produjo en junio de 2011, las poblaciones de aves del bosque en el sur del PN Lanín deberían haberse recuperado para la época reproductiva de 2013-14, cuando este estudio comenzó con los muestreos de aves. En este sentido, en el norte de la Patagonia andina se ha observado una recuperación poblacional rápida luego de la erupción del Puyehue para invertebrados del suelo en el bosque (Berenstecher et al. 2016) y lagartijas de la estepa (Ibargüengoytía et al. 2016).

Por último, la deposición de ceniza puede tener efectos benéficos sobre la vegetación de ecosistemas terrestres (Magnin et al. 2016) y el fitoplancton de los lagos oligotróficos (Modenutti et al. 2013; Balseiro et al. 2014), beneficiando indirectamente a las aves acuáticas del PN Lanín que se alimentan de hierbas y/o invertebrados acuáticos (J Sanguinetti, PN Lanín, com. pers.). De esta forma, la observación de un efecto nulo/positivo del Visón sobre las aves acuáticas del PN Lanín podría explicarse por (a) el rechazo de la hipótesis del efecto perjudicial del Visón sobre las aves nativas, y/o (b) la deposición masiva de la ceniza volcánica en el sur del parque. Las razones para suponer que la deposición de ceniza no puede explicar la variación en la abundancia de las aves acuáticas a lo largo del PN Lanín son:

(a) El efecto volcánico del Puyehue sobre los lagos del norte de la Patagonia andina fue alto en lagos ubicados a menos de 50 km del volcán (Modenutti et al. 2013; Balseiro et al. 2014), recibiendo 10-30 cm de cenizas (Gaitán et al. 2011). El lago Filo Hua Hum

está ubicado a una mayor distancia del Puyehue y ha recibido la misma cantidad de ceniza que los lagos del PN Nahuel Huapi cuyos parámetros limnológicos no han cambiado después de la erupción (Modenutti et al. 2013). Por lo tanto, no deberían haber ocurrido cambios significativos en el plancton del lago Filo Hua Hum después de la erupción.

(b) Aunque benefició al fitoplancton, la ceniza del Puyehue afectó negativamente al zooplancton de los lagos en el norte de la Patagonia andina (Modenutti et al. 2013; Balseiro et al. 2014). Por lo tanto, de haber ocurrido algún cambio, las aves acuáticas no habrían tenido más sino menos alimento que antes de la erupción.

(c) Las condiciones iniciales del fitoplancton y el zooplancton en los lagos del PN Nahuel Huapi se recuperaron para el primer año después de la erupción del Puyehue (Balseiro et al. 2014). Dado que la erupción volcánica del Puyehue se produjo en junio de 2011, la comunidad planctónica en el sur del PN Lanín debería haberse recuperado para la época reproductiva de 2013-14, cuando este estudio comenzó con los muestreos de aves.

La sementera de Pehuén y Caña Colihue (2013) no afectó a las aves del bosque en el norte del Parque Nacional Lanín

Otro disturbio natural de gran escala con efectos imprevisibles sobre las comunidades terrestres (particularmente en los bosques templados) es la sementera o semillación, es decir, la producción intermitente, masiva y sincrónica de semillas en una población de plantas perennes (Kelly 1994; Begon et al. 1999; Gallardo & Mercado 1999). En general, los años de sementera están separados por períodos de varios años con una producción baja o nula de semillas, y cuando ocurren desencadenan cambios rápidos y de gran magnitud en la comunidad del bosque, particularmente en los gremios de consumidores de semillas y sus depredadores (Kelly 1994; Begon et al. 1999).

En los bosques templados de la Patagonia andina existen plantas con años de sementera que pueden desencadenar efectos de gran magnitud sobre las comunidades del bosque: las cañas leñosas del género *Chusquea*, con sementeras cada 14-60 años (Jaksic & Lima 2003; Guerreiro 2014); y el Pehuén, con sementeras cada 3-7 años (Sanguinetti & Kitzberger 2008; Sanguinetti 2014). Entre los consumidores de semillas de Pehuén y Caña Colihue se encuentran ratones y aves nativas, así como mamíferos exóticos, incluyendo a las ratas exóticas *Rattus rattus* y *R. norvegicus* (Sage et al. 2007; Shepherd & Ditgen 2013), dos especies omnívoras que pueden impactar en aves del bosque

mediante la depredación (Moors 1983; Major 1991; Brown 1997; Brown et al. 1998), principalmente en islas pero también en áreas continentales (ver Hernández-Brito et al. 2014). Las sementeras de cañas se asocian a “ratadas” –i.e., explosiones ecológicas de las poblaciones de roedores–, así como también a aumentos en la abundancia de depredadores tales como zorros y lechuzas (Gallardo & Mercado 1999; Jaksic & Lima 2003; Sage et al. 2007; Milesi et al. 2017). En el norte de la Patagonia andina, luego de las ratadas han seguido explosiones ecológicas de ratas exóticas (Sage et al. 2007), las cuales podrían causar la declinación poblacional de algunas aves insectívoras (J Sanguinetti, PN Lanín, com. pers.), tal como ha sido sugerido para los bosques de Nueva Zelanda luego de las sementeras de *Nothofagus* (Brown 1997; King & Moller 1997).

En el verano-otoño de 2013 se produjo una sementera para el Pehuén y para la Caña Colihue en el norte del PN Lanín (Milesi et al. 2017), unos meses después de que este estudio comenzara con los muestreos de aves. Este constituye el primer registro de un año de sementera simultánea para Pehuén y Caña Colihue, y debido a la abundancia inusual de semillas de caña (pequeñas, pero muy abundantes y dispersas) y de Pehuén (grandes y nutritivas, pero agregadas), se predijeron efectos de gran magnitud sobre la comunidad a través de la cadena trófica, incluyendo a las ratas (Milesi et al. 2017). Dado que las ratas son depredadores exóticos y pueden impactar en las poblaciones de aves nativas del bosque (Moors 1983; Major 1991; Brown 1997; Brown et al. 1998), y dado que su abundancia podría haberse incrementado luego de la sementera de Pehuén y Caña Colihue en el PN Lanín (King & Moller 1997; Sage et al. 2007; Milesi et al. 2017), se podría esperar una declinación en las poblaciones de aves del bosque 1-2 años después de esta sementera debido a la depredación de las ratas (J Sanguinetti, PN Lanín, com. pers.), precisamente en el segundo y tercer año de muestreo de este estudio. Aunque no hay estudios que evalúen el efecto de las ratas y de las sementeras de Pehuén y cañas sobre las aves insectívoras, la misma ocurrencia y abundancia de aves en el norte y el sur del PN Lanín podría explicarse por (a) el rechazo de la hipótesis del efecto perjudicial del Visón sobre las aves nativas, y/o (b) la sementera de Pehuén y Caña Colihue en el norte del Parque. Las razones para suponer que la sementera de 2013 no puede explicar la variación espacial en la ocurrencia y la abundancia de las aves del bosque a lo largo del PN Lanín son:

(a) Sorpresivamente, no se produjo ni la ratada ni la explosión ecológica de ratas. A su vez, aunque se observó un incremento aislado en la abundancia de ratas en Quillén, la

abundancia relativa de roedores fue baja comparada con los registros de otros estudios hechos en los bosques patagónicos durante años sin sementeras. En relación con el pico de abundancia de roedores en Quillén, éste solo se observó en otoño de 2013 y verano de 2014 (Milesi et al. 2017).

(b) Los únicos cambios observados en la comunidad de aves se produjeron en el gremio de aves granívoras (Milesi et al. 2017), que no constituye el foco de este estudio. Este gremio incluye a la Cachaña *Enicognathus ferrugineus* (Psittacidae), la Paloma Araucana *Patagioenas araucana* (Columbidae), el Comesebo Patagónico *Prhygilus patagonicus* (Thraupidae), el Chingolo *Zonotrichia capensis* (Emberizidae) y el Cabecitanegra Austral *Spinus barbatus* (Fringillidae). A su vez, la abundancia de estas especies se incrementó en el verano-otoño del 2013 (fuera de la época de muestreo de este estudio), y volvió a niveles normales un año después (Milesi et al. 2017).

SÍNTESIS

El objetivo de este trabajo de tesis doctoral fue evaluar el efecto ecológico del Visón sobre las aves nativas del norte de la Patagonia andina, y el estudio se llevó a cabo en distintos lagos pequeños y medianos del PN Lanín. Se usó un enfoque observacional que incorporó variabilidad espacial y temporal, y consistió en la comparación de poblaciones y comunidades de aves entre sitios con distintas abundancias de visones. Algunos factores de confusión se eliminaron durante la etapa de selección de los sitios de estudio, otros se controlaron mediante la medición de variables seleccionadas según hipótesis ecológicas plausibles sobre asociaciones de hábitat de las aves. Los datos se analizaron mediante modelos estadísticos, sin el objetivo de predecir sino de explicar y comprender los patrones de uso de hábitat observados en las aves. Respondiendo a un holismo mecanicista y descriptivo, para hacer inferencias estadísticas se usó el enfoque de la teoría de la información, formulándonos múltiples hipótesis ecológicas sobre factores ambientales que pudieran explicar patrones de uso de hábitat de las aves. Para darle apoyo empírico a las relaciones identificadas, el estudio observacional se complementó con un estudio de dieta. En suma, todo esto permitió superar algunas de las limitaciones observadas en los trabajos previos de Peris et al. (2009) y Pescador et al. (2012).

Capítulo 4. Las aves y la dieta del Visón Americano en un área protegida del norte de la Patagonia andina: dilemas para la conservación de las comunidades nativas en los bosques patagónicos

El sapo no bebe toda el agua de la laguna en la que vive. Proverbio Sioux.

La depredación de especies nativas representa uno de los mecanismos más obvios, ubicuos y dramáticos por los cuales las especies introducidas causan pérdida de biodiversidad (Lodge 1993; Clout & Russell 2011; Simberloff 2013), y la comprensión de éste fenómeno representa una cuestión fundamental para la conservación de distintos grupos de vertebrados (Park 2004; Doherty et al. 2016). Como primera aproximación, los estudios de dieta de los carnívoros en general han servido para analizar las complejas relaciones depredador-presa (Nilsen et al. 2012), y actualmente constituyen uno de los métodos descriptivos más comunes para evaluar el impacto ecológico de los depredadores exóticos (Park 2004). Sin embargo, cuando la información de este tipo de estudios se ha relacionado con la disponibilidad de las presas, se han podido dilucidar aspectos interesantes sobre la ecología trófica de los depredadores (Errington 1954; Nilsen et al. 2012), tal como se ha hecho con mamíferos depredadores exóticos de dietas generalistas y oportunistas (e.g., Paltridge 2002; Caut et al. 2008). A partir de estos estudios se inducen dos generalizaciones con importantes implicancias de conservación: (i) que los depredadores exóticos generalistas y oportunistas pueden cambiar su dieta para sobrevivir y sostener sus poblaciones cuando las presas provechosas no están disponibles; y (ii) que su impacto sobre distintos taxones puede depender de la disponibilidad de las presas más provechosas.

Por ser un depredador generalista y oportunista, el Visón representa una seria amenaza para muchos animales nativos de la Patagonia (Valenzuela et al. 2016), pero debido a sus hábitos semiacuáticos y a sus impactos sobre las aves de ríos y lagos de Europa, existe una preocupación particular por su efecto sobre las aves acuáticas de la región (Pagnoni et al. 1986; Peris et al. 2009; Fasola & Valenzuela 2014). En el estudio observacional llevado a cabo por Peris et al. (2009), los autores concluyeron que este depredador exótico estaría afectando negativamente a poblaciones y ensambles de aves acuáticas. Sin embargo, los autores no estudiaron la dieta de este carnívoro exótico para

apoyar las relaciones observadas (Valenzuela et al. 2016), y los estudios de dieta hechos en la región no permiten evaluar la plausibilidad de sus conclusiones.

En la región tampoco hay muchos estudios de dieta que se hayan preocupado por identificar las aves depredadas por el Visón al menor nivel taxonómico posible. En el sur de la Patagonia insular, Schüttler et al. (2008) encontraron una gran variedad de taxones de aves en las fecas de Visón. Sin embargo, al no identificar las aves consumidas a un nivel taxonómico menor a Orden, estos autores no pudieron saber si el Visón depredaba pájaros que nidificaban en el suelo o en los árboles, y se vieron forzados a especular sobre qué especies de la isla podrían ser las más afectadas. Otros trabajos que identificaron restos de aves (i.e., Ibarra et al. 2009; Valenzuela et al. 2013a; Roesler 2015) no determinaron la importancia relativa de los distintos taxones encontrados, y sus conclusiones se vieron limitadas a comparaciones entre la importancia de las grandes categorías taxonómicas. Dado que existe una preocupación particular por el efecto de la depredación del Visón sobre las aves nativas de Patagonia, es necesario identificar y determinar la importancia de las aves depredadas para apoyar o refutar previas especulaciones sobre las aves más vulnerables, así como para reformular hipótesis sobre nuevas amenazas.

Por otro lado, la descripción de la variedad ecológica de las presas de un depredador exótico generalista como el Visón no es un objeto de estudio común. Algunos autores (e.g., Birks & Dunstone 1985 y Bonesi et al. 2004 en Europa; Schüttler et al. 2008 y Valenzuela et al. 2013a en Patagonia) compararon la importancia de presas de Visón provenientes de distintos tipos de hábitat, pero se limitaron únicamente a distinguir entre presas acuáticas y terrestres. Sin embargo, la descripción de la dieta del Visón usando los gremios como categorías de presa podría ayudar no solo a comprender la ecología trófica de este depredador exótico, sino también a evaluar su impacto ecológico sobre las comunidades invadidas y a diseñar estrategias de manejo (Úbeda et al. 1990). Por lo tanto, un estudio de dieta del Visón en Patagonia puede ser más completo y útil desde el punto de vista conservacionista si se complementa la descripción de la variedad taxonómica de las presas con el análisis de su variedad ecológica.

Por último, el estudio de la dieta del Visón en respuesta a la disponibilidad de distintas presas merece más atención en Patagonia (Fasola et al. 2011). En Europa, distintos trabajos que evaluaron la relación entre la abundancia de presas y su importancia en la dieta confirmaron la naturaleza oportunista del Visón y encontraron que consume aves

acuáticas en función de su disponibilidad (Gerell 1967; Wise et al. 1981; Bartoszewicz & Zaleuski 2003; Brzeziński 2008; Fischer et al. 2009). En Patagonia, Fasola et al. (2011) evaluaron este tipo de relación para algunas presas, pero aunque encontraron una correlación positiva para los crustáceos, no observaron ninguna relación para las aves. Esto podría haberse debido a que las aves terrestres (e.g., Passeriformes) fueron presas más importantes que las aves acuáticas (ver Schüttler et al. 2008), y los autores relacionaron la importancia de las aves en general con la abundancia de aves acuáticas en particular. Por ello, para estudiar este tipo de relaciones también sería necesario distinguir entre los distintos taxones de aves y estimar su importancia relativa.

A su vez, la disponibilidad de aves acuáticas también podría condicionar el consumo de otros tipos de presa menos preferidos para los visones, tales como insectos, ranas y lagartijas. Los carnívoros generalistas muestran una preferencia cualitativa por presas provechosas –i.e., con más valor energético por tiempo de manipulación– (Begon et al. 1999), y sólo cuando este tipo de presa es más raro deberían consumir otras presas menos valiosas (Nilsen et al. 2012). En algunas áreas continentales de Europa, insectos y anfibios han sido más depredados por el Visón cuando otros taxones –incluyendo las aves– han estado menos disponibles, indicando que estos últimos grupos serían preferidos (Gerell 1967; Jędrzejewska et al. 2001). Por un lado, esto se debería a que la digestibilidad de los insectos es la más baja con respecto a los demás tipos de presa (Schüttler et al. 2008), y los visones deberían evitar su consumo en condiciones normales, cuando otras presas más provechosas se encuentran disponibles (Day & Linn 1972). Por el otro, las ranas tienen una digestibilidad superior a la de los mamíferos y las aves (Brzeziński & Marzec 2003), pero son presas mucho más pequeñas y deberían ser menos provechosas en cuanto a la recompensa recibida a cambio del tiempo de manipulación invertido. Dado que en Patagonia las condiciones ecológicas son muy variables, es probable que el Visón esté consumiendo más insectos, ranas y lagartijas en aquellas áreas donde otras presas más provechosas –tales como las aves acuáticas– estén menos disponibles.

Con el objetivo general de evaluar el impacto del Visón sobre las aves y otros taxones del norte de la Patagonia andina, en éste capítulo se estudió la dieta de este depredador exótico durante la época reproductiva de las aves en lagos pequeños y medianos del PN Lanín, un área protegida que constituye un Área Importante para la Conservación de las Aves (Veiga 2005) y protege humedales importantes para la conservación de otros grupos de vertebrados, incluyendo ranas y lagartijas (Iglesias & Pérez 1998; Funes et al.

2006; Ojeda et al. 2016). Los objetivos específicos fueron: (i) determinar la importancia relativa de las aves con respecto a otras categorías taxonómicas de presa, (ii) identificar los taxones de aves depredadas al menor nivel taxonómico posible, (iii) describir la variedad ecológica de las presas –haciendo hincapié en las aves–, y (iv) evaluar la relación entre la abundancia de aves acuáticas y la importancia de distintos tipos de presa. Con respecto a éste último objetivo, y en base a los resultados de Peris et al. (2009), se evaluó la hipótesis de que el Visón –un carnívoro generalista y oportunista– puede sobrevivir y sostener sus poblaciones cambiando la dieta luego de afectar al ensamble de aves acuáticas. De esto se deduce que en aquellos sitios del PN Lanín en los que hay más visones habrá menos aves acuáticas, y éste carnívoro exótico depredará más insectos, ranas y reptiles –tipos de presa menos preferidos que las aves–, mientras que el consumo de crustáceos y mamíferos –tipos de presa más preferidos– no tendrá una relación con la abundancia de visones y aves.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en lagos del PN Lanín durante la primavera y verano australes (noviembre-febrero) de los años 2013-14 y 2014-15. Dado que la depredación de aves aumenta durante la primavera y el verano, (Bartoszewicz & Zalewski 2003; Brzeziński 2008; Schüttler et al. 2008; Ibarra et al. 2009), el estudio se concentró en la época reproductiva de las aves. Los sitios de estudio fueron: laguna Huaca Mamuil (43 ha) y lago Curruhué Chico (78 ha), dos sitios con ensambles de aves acuáticas abundantes y diversos; y lago Queñi (708 ha) y lago Filo Hua Hum (723 ha), dos sitios que antes de la colonización del Visón (i.e., ~1998) contaban con ensambles de aves acuáticas abundantes y diversos (Iglesias & Pérez 1998; Funes et al. 2006; Peris et al. 2009). Estos cuatro humedales tienen crustáceos (Cassini et al. 2009), pertenecen a cuencas hidrográficas diferentes, y están alejados entre sí por más de 40 km de distancia (Figura 10). Para la descripción de la dieta también se incluyeron muestras de la desembocadura del lago Nonthué (40,124°S, 71,654°O), un lago oligotrófico de 468 ha, con un pH moderadamente ácido, ubicado a una altitud de 643 m sobre el nivel del mar. Para determinar las costas que se podían transitar a pie se recorrieron los márgenes de cada lago en kayak y se mapearon las costas con un Sistema de Posicionamiento Global (GPS, de sus siglas en inglés “Global Positioning System”).

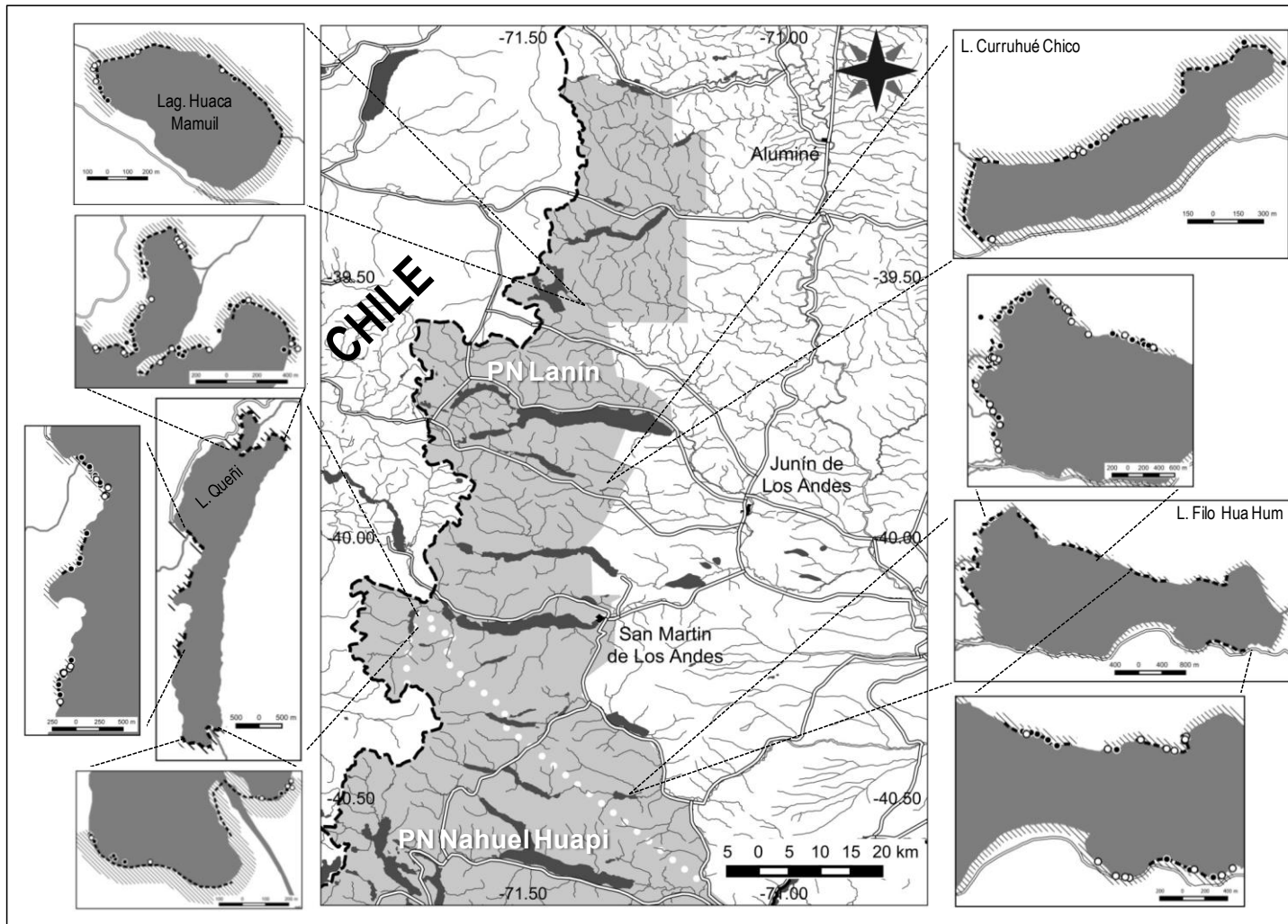


Figura 10. Mapa del Parque Nacional Lanín, mostrando los sitios de estudio, las costas transitables (barrado oblicuo), y las localidades donde se colectaron heces de Visón Americano en las temporadas de muestreo 2013-14 (círculos negros) y 2014-15 (círculos blancos).

Para los muestreos se seleccionaron aquellas costas transitables con más de 500 m de longitud, resultando en un total de 15 costas con un promedio de 1880 m de longitud (rango 600-5200 m) (Figura 10).

Muestreo de Visón y recolección de heces

Para estimar la abundancia relativa del Visón se realizaron muestreos indirectos mediante búsqueda de signos (i.e., huellas y heces). Para ello, 1-3 personas entrenadas recorrieron las costas transitables buscando signos de visones al menos tres veces por cada temporada –i.e., una vez en diciembre, otra en enero y otra en febrero–. Cada signo fue georreferenciado con GPS, y las heces se recolectaron y guardaron en bolsas de papel rotuladas con un código para el análisis de laboratorio (Marucco et al. 2008; Nilsen et al. 2012). Las costas transitables se dividieron en secciones contiguas de 500 m y se estimó la abundancia relativa de Visón para cada lago y cada temporada como la proporción de secciones positivas con al menos un signo registrado durante toda la temporada (Bonesi & Macdonald 2004b; Schüttler et al. 2009).

La identificación incorrecta de signos durante la recolección de heces es una fuente de error o sesgo importante en los estudios de dieta (Marucco et al. 2008; Nilsen et al. 2012), y los signos de distintos mustélidos con un tamaño semejante pueden confundirse fácilmente (Sidorovich 1999; Harrington et al. 2008b, 2010). El Hurón Menor es un mustélido presente en el norte de la Patagonia andina que puede habitar ambientes riparios (Delibes et al. 2003; Yensen & Tarifa 2003; Larivière & Jennings 2009), por lo que sus signos podrían confundirse con los de los visones. Dado que las huellas de hurones y visones son diferentes en forma y tamaño (Sidorovich 1999; Yensen & Tarifa 2003; Canevari & Vaccaro 2007), también se buscaron huellas de hurones en costas que pudieran oscurecer la identificación de las heces recolectadas. A su vez, dado que la verificación en gabinete de los signos identificados en el campo es crucial para asegurar un muestreo riguroso y confiable (Harrington et al. 2010), se confirmó la especie a la que pertenecieron las heces recolectadas mediante la identificación de pelos de guarda (Chehébar & Martín 1989; Gómez et al. 2010), para todas aquellas heces en las que se encontró éste tipo de material.

Para tener en cuenta el efecto de la autocorrelación espacial en las heces recolectadas (ver abajo), entre todos los lagos se distinguieron en total 12 sectores independientes – i.e., con diferentes territorios de aves acuáticas y de visones–, distanciados entre sí por un mínimo de 1,5 km de costa lineal. Esta distancia se basó en las estimaciones de

densidad para el Visón en Patagonia: Schüttler et al. (2010) estimaron un promedio un individuo por 1,33 km de costa (rango 0,8-4 km); Fasola & Valenzuela (2014) asumieron que la densidad de la especie en el PN Lanín debía ser inferior a un individuo por 1,5 km de costa; y Medina-Vogel et al. (2015) asumieron que la densidad de la especie en ríos y lagos de la Patagonia chilena debía ser de un individuo por 1,2 km de costa. Solo cuando se observaron diferentes familias de visones con sus respectivas madrigueras, y se registraron diferentes territorios y parejas de aves acuáticas con sus nidos y pichones, los sectores contiguos dentro una misma costa transitable se separaron por una distancia menor.

Por último, para describir la dieta también se buscaron cadáveres de animales en rastros, letrinas y madrigueras de visones (Birks & Dunstone 1984; Marucco et al. 2008; Nilsen et al. 2012). Aunque proveen información incompleta sobre la dieta de un carnívoro, los restos no consumidos y cadáveres intactos de las presas permiten una identificación a un menor nivel taxonómico que los restos no digeridos encontrados en las fecas (Birks & Dunstone 1984). A partir de este método se puede estimar la importancia relativa de las categorías de presa (Birks & Dunstone 1984; Marucco et al. 2008), pero este estudio se limitó a identificar los restos encontrados y a listar las presas identificadas. También se agregaron algunas presas ocasionales encontradas en fecas colectadas en años previos (2012-13) y en sitios diferentes que estuvieron dentro del área de estudio –i.e., laguna Pudu Pudu (40,364°S, 71,473°O), lago Machónico (40,331°S, 71,421°O), de Zona Sur del PN Lanín–.

Muestreo de aves acuáticas

Para estimar la abundancia total del ensamble de aves acuáticas por sector, se recorrieron transectas lineales de 500 m de largo ubicadas de forma aleatoria sistemática en las costas transitables y distanciadas entre sí por al menos 250 m –la distancia mínima necesaria para evitar dobles conteos en áreas abiertas– (Bibby et al. 1992). El total de transectas fue de 22 –2 en Huaca Mamuil, 3 en Curruhué Chico, 9 en Queñi y 8 en Filo Hua Hum– (Figura 10), y en general, cada sector tuvo 1-2 transectas (excepto uno de los sectores del lago Queñi, que tuvo 4). Cada transecta se recorrió a 2 km/h aproximadamente en un promedio de 26 minutos (rango 15-45 minutos), identificando, contando y registrando lo más exactamente posible todas las aves acuáticas detectadas en el ambiente terrestre hasta 30 m del borde de costa, y en el ambiente acuático hasta 250 m hacia el lago desde el borde de costa.

Para estandarizar las principales fuentes de error de muestreo, el mismo observador visitó todas las transectas entre las 8:00 y las 11:00 hs, en mañanas sin neblina, viento ni lluvia (Bibby et al. 1992; Peris et al. 2009). A su vez, para abarcar toda la variación temporal que se puede observar a lo largo de la temporada reproductiva, cada transecta se visitó tres veces por temporada (Sutherland et al. 2005), una vez en noviembre-diciembre (período de establecimiento de territorios y de nidificación de las aves acuáticas), otra vez en diciembre-enero (período de cría de pichones) y otra vez en febrero (período post-reproductivo) (Peris et al. 2009). Por último, para cada sector en cada año, los muestreos de las tres visitas por temporada se promediaron y se calculó un índice de abundancia relativa.

Análisis de laboratorio

En el laboratorio se analizaron 352 heces en total –179 de 2013-14 y 173 de 2014-15; 18 provenientes de Huaca Mamuil, 21 de Curruhué Chico, 28 de Nonthué, 159 de Queñi y 126 de Filo Hua Hum–. Las heces se disgregaron en cápsulas de Petri y con ayuda de una lupa binocular se asignaron los restos no digeridos a una de siete categorías principales de presa: crustáceos (exoesqueletos), insectos (exoesqueletos), peces (escamas y huesos), anfibios (huesos), reptiles (huesos y escamas), mamíferos (pelos, dientes y huesos) y aves (plumas y huesos). Para cada hez, además de registrar todas las categorías de presa presentes, se estimó el porcentaje del volumen de dichas categorías con respecto al volumen total de la hez. Dado que las heces fueron muy pequeñas, el porcentaje del volumen para cada categoría de presa se estimó visualmente usando como referencia una cápsula de Petri dividida en ocho porciones equivalentes (i.e., representando un 12,5% del volumen total de la cápsula), y distribuyendo de forma homogénea el volumen de la hez en la cápsula (Valenzuela et al. 2013a).

Crustáceos, mamíferos y aves se identificaron al menor nivel taxonómico posible. Los crustáceos se identificaron a partir de los apéndices y fragmentos de exoesqueleto (Lopretto 1995), y los mamíferos a partir de huesos, dientes y pelos (Day 1966; Chehébar & Martín 1989; Pearson 1995). Por su parte, la identificación de las aves se basó enteramente en características de las plumas. Primero se distinguió entre “adulto” y “pichón”, asignando las plumas a ésta última categoría si y sólo si presentaban al menos una de las siguientes características: ausencia de coloración, presencia de papilas o canutos –i.e., tegumento cubriendo el segmento proximal de la pluma–, forma truncada, barbas largas y delgadas en un raquis corto, y ausencia de barbas pennáceas –

i.e., aquellas que tienen bárbulas con hamuli– (Schüttler et al. 2008). Luego, con ayuda de un microscopio óptico provisto de micrómetro ocular, las plumas de adultos se identificaron a nivel de familia a partir de su microestructura (Day 1966; Brom 1986; Reyes 1992; Dove 2000; Rau & Martínez 2004). Por último, una vez que las plumas fueron asignadas a una familia y el rango de especies posible quedó restringido a la lista de aves del PN Lanín (Apéndice A, Tabla 22), las mismas se identificaron a nivel de especie a partir de sus características macroscópicas (i.e., tamaño, forma y patrón de coloración), comparándolas con plumas de ejemplares de la colección de ornitología del Museo de La Plata. Los restos vegetales se consideraron material adherido a las fecas o ingestas secundarias o accidentales, y por lo tanto fueron excluidos del análisis (Schüttler et al. 2008; Valenzuela et al. 2013a). Los pelos de guarda o felpa de Visón se interpretaron como pelos ingeridos por acicalamiento (Day & Linn 1972).

Por último, para describir la variedad ecológica de presas de Visón, los restos identificados al menor nivel taxonómico posible se asignaron a las siguientes categorías mutuamente excluyentes de gremios según el uso del espacio para alimentarse, refugiarse y reproducirse (Úbeda et al. 1990), y por lo tanto según el tipo de hábitat en el que podrían ser capturadas por los visones: (i) acuático –presas que pueden ser capturadas potencial o exclusivamente en el medio acuático–, y (ii) terrestre –presas que son capturadas exclusivamente en el medio terrestre–. A su vez, las presas acuáticas se asignaron a distintos gremios según el estrato del ambiente lacustre que más usan (Úbeda et al. 1990): (a) semiacuático –presas que pueden ser capturadas en la costa, en la zona litoral o en las aguas someras–; (b) bentónico –presas que son capturadas en el bentos–; (c) pelágico –presas subacuáticas que son capturadas en la columna de agua–; y (d) superficial –presas que son capturadas en la superficie del agua–. Por su parte, las presas terrestres se asignaron a distintos gremios según el estrato del ambiente terrestre que más usan (Úbeda et al. 1990): (a) semifosorial –presas de hábitos cavadores que pueden refugiarse y reproducirse en cuevas excavadas en el suelo–; (b) terrestre propiamente dicho –presas de hábitos cursoriales que viven sobre el suelo y que no se refugian, se alimentan o se reproducen en arbustos ni árboles–; (c) escansorial –presas terrestres de hábitos trepadores que pueden refugiarse, descansar y alimentarse en arbustos y árboles–; y (d) arborícola –presas que se refugian, descansan y se alimentan en los árboles–. Por último, para las aves se distinguió entre los siguientes gremios en base al sustrato en el que se alimentan y nidifican: (i) especies que nidifican y se alimentan en el agua, (ii) especies que nidifican en tierra pero se alimentan en el agua,

(iii) especies que nidifican y se alimentan en tierra cerca del suelo, (iv) especies que se alimentan y nidifican en el follaje, y (v) especies que se alimentan en el follaje y nidifican en cavidades. Para asignar las presas a cada uno de los gremios se consultó bibliografía especializada (Scolaro 2006; Domínguez & Fernández 2009; Altamirano et al. 2012; Chébez et al. 2014).

Análisis de datos

Como el total de heces por sitio no superó el tamaño muestral mínimo para hacer comparaciones entre poblaciones diferentes –i.e., 94 heces por población– (Trites & Joy 2005), se agruparon todas las muestras para describir la dieta del Visón en el PN Lanín. Para cada categoría de presa se estimaron cuatro índices de importancia relativa: (i) la frecuencia de ocurrencia (FO) –i.e., el porcentaje de heces con la categoría de presa i con respecto al número total de heces–; (ii) la frecuencia de ocurrencia relativa (FOR) –i.e., el porcentaje de ocurrencias de la categoría de presa i con respecto al número total de ocurrencias de todas las categorías de presa–; (iii) el volumen estimado promedio (VEP) –i.e., el promedio de todos los porcentajes de volumen estimados para la categoría de presa i –; y (iv) la frecuencia de ocurrencia como categoría dominante (DOM) –i.e., el porcentaje de ocurrencias de la categoría de presa i cuando es dominante en las heces con respecto al total de ocurrencias de presas cuando son dominantes (considerando como dominante para cada hez a la categoría de presa con el mayor porcentaje de volumen estimado, pudiendo haber dos o más categorías dominantes por hez)– (Valenzuela et al. 2013a).

Cada índice tiene ventajas y desventajas, y es necesario usar distintos índices para describir la dieta de una especie (Fasola et al. 2011; Valenzuela et al. 2013a). La FO y la FOR son los índices más usados porque se calculan fácilmente, permiten comparaciones entre estudios, y detectan aquellos ítems que son altamente digeridos. Sin embargo, sobrestiman la importancia de las categorías de presa pequeñas o que se consumen en bajas cantidades. El VEP parece reflejar mejor lo que es encontrado en las heces, pero no necesariamente representa la cantidad de presa consumidas ya que los distintos tipos de presa presentan diferentes coeficientes de digestibilidad y tienen distintas cantidades de partes indigeribles, por lo que subestima la importancia de las presas altamente digeribles. La DOM puede resolver la sobrestimación de la importancia de presas ocasionales, pero también subestima la importancia de presas altamente digeribles (Schüttler et al. 2008; Fasola et al. 2011; Valenzuela et al. 2013a). A pesar de esto, si los

índices están correlacionados entre sí, la descripción de la dieta se puede hacer en base a uno solo de ellos. Para evaluar si los índices eran comparables entre sí se estimó el coeficiente de correlación de Spearman (r_s) entre los distintos índices para las distintas categorías principales de presa, incluyendo los restos no identificados (Schüttler et al. 2008). El r_s mostró que todos los índices estuvieron correlacionados entre sí (Apéndice B, Tabla 23), por lo que para las descripciones y comparaciones generales de este estudio se usó la FOR, el índice más común entre los estudios de dieta de Visón en Patagonia (e.g., Fasola et al. 2011; Valenzuela et al. 2013a).

Dado que muchas de las heces fueron colectadas en letrinas y rastros dentro de un mismo sector, es posible que algunas muestras provengan de los mismos individuos, sean pseudoréplicas, y el análisis de heces conduzca a una sobrestimación de la importancia de algunas presas en la dieta de los visones. En particular, depredadores tales como los mustélidos que se alimentan de presas más grandes que ellos pueden producir agregados de heces altamente correlacionados (Marucco et al. 2008). Evaluando las diferencias entre la muestra con todas las heces ($n = 352$) y submuestras aleatorias con una hez por letrina ($n = 182$) y una hez por sector ($n = 52$) por visita, la FOR de las categorías principales de presa fueron comparables para los objetivos de este estudio (Apéndice B, Figura 22), pero con los dos tipos de submuestra se excluyeron algunas presas ocasionales de un nivel taxonómico menor a Orden. Por lo tanto, para describir la dieta e incluir la mayor cantidad posible de taxones depredados, se usó la muestra total de 352 heces.

Para evaluar la relación entre la abundancia de aves acuáticas y la importancia de las distintas presas del Visón se hicieron dos tipos de análisis. En una primera instancia, se hizo un análisis exploratorio mediante escalamientos multidimensionales no-métricos (NMDS, de sus siglas en inglés “Nonmetric Multidimensional Scaling”), un método multivariado iterativo de ordenación con el que se pueden usar datos no normales y no lineales (Legendre & Legendre 1998). Si bien los NMDS son comúnmente usados para evaluar la similitud entre comunidades en base a su composición, también pueden emplearse en otros tipos de estudio (Legendre & Legendre 1998), incluyendo estudios de dieta (e.g., Gow et al. 2013). Aquí las unidades de análisis fueron las heces ($n = 294$) y se evaluó la importancia relativa de las principales categorías taxonómicas de presa expresada como el porcentaje del volumen estimado (Gow et al. 2013). Para construir la matriz de disimilitud entre unidades de análisis se usó la distancia de Bray-Curtis, que es considerada una medida robusta para bases de datos con muchos ceros (Legendre &

Legendre 1998). Dado que los valores de estrés del ordenamiento bidimensional fueron razonables (i.e., cercanos a cero), los escalamientos se limitaron a dos dimensiones. Por último, se ajustaron las abundancias relativas del Visón y de las aves acuáticas como vectores ambientales sobre la ordenación resultante (Oksanen et al. 2015).

En una segunda instancia, se evaluó la relación entre la presencia/ausencia por hez de las principales categorías de presa y la abundancia total de aves acuáticas. Para ello se construyeron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM, de sus siglas en inglés “Generalized Lineal Mixed Models”), con el sector y la temporada como efectos aleatorios, y la familia de errores binomial con función de enlace logit (Zuur et al. 2009). Las unidades de análisis fueron las heces y se usó la submuestra con una feca seleccionada por letrina por visita ($n = 182$). Las variables respuesta fueron las ocurrencias por hez para insectos, crustáceos, anfibios, reptiles, mamíferos, aves en general y aves acuáticas y aves terrestres. Dado que la Familia Rallidae representa uno de los taxones de aves más depredadas en ríos y lagos de Europa (Wise et al. 1981; Ferreras & Macdonald 1999; Bartoszewicz & Zalewski 2003; Brzeziński 2008), y dado que en el periodo de estudio hubo una gran variación temporal y espacial en la abundancia de gallaretas, también se analizó la relación entre la presencia/ausencia de Gallareta Ligas Rojas *Fulica armillata* en las heces y su abundancia en los distintos sectores. Para cada variable respuesta se comparó el modelo nulo con el modelo alternativo –i.e., con el efecto fijo– según el enfoque de la teoría de la información (Burnham et al. 2011). Se seleccionó el mejor modelo según el Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras (AIC_c), se calculó el Δ_i –i.e., la diferencia entre el AIC_c del mejor modelo y de otro modelo–, y se estimó la verosimilitud de cada modelo dados los datos como

$$\mathcal{L}_i = \exp(-1/2 * \Delta_i)$$

que toma valores ≥ 0 y provee una medida formal de la fuerza de la evidencia para un modelo. Además, se estimó el peso de Akaike de los modelos como

$$w_i = \mathcal{L}_i / \sum \mathcal{L}_n$$

que representa la certidumbre de que el modelo específico seleccionado sea el mejor de dos o más modelos candidatos (si $w_i > 0,70$, entonces hay certidumbre). También se estimó el cociente de la evidencia ($\mathcal{L}_i / \mathcal{L}_j$) para el mejor modelo, que toma valores ≥ 0 y permite cuantificar cuántas veces es más plausible –i.e., tiene más soporte empírico según los datos– un modelo con respecto a otro –i.e., cuando el valor es menor a 1, tiene

menos soporte; cuando el valor es mayor a 1, tiene más soporte– (Burnham & Anderson 2002).

Todos los análisis se realizaron con el software R versión 3.1.3 (R Core Team 2015). Para el ordenamiento NMDS se usó el paquete *vegan* (Oksanen et al. 2015), para el ajuste de modelos se usó el paquete *glmmADMB* (Fournier et al. 2012; Skaug et al. 2015) y para la selección de modelos se usó el paquete *MuMIn* (Barton 2016).

RESULTADOS

Descripción de la dieta

Durante la época reproductiva de las aves, la dieta del Visón en lagos pequeños y medianos del PN Lanín estuvo compuesta por una gran variedad taxonómica y ecológica de presas (tablas 3 y 4). Entre las distintas categorías taxonómicas, los mamíferos y los insectos representaron las presas principales, seguidos en orden de importancia por las aves y los crustáceos. Los mamíferos más importantes para la dieta del Visón fueron los roedores cricétidos y el Conejo Europeo *Oryctolagus cuniculus* (tablas 3 y 4). Si bien no se identificaron los insectos al menor nivel taxonómico posible, se pudo determinar que la mayoría correspondió a larvas acuáticas –principalmente de odonatos del género *Rhionaeschna*–, aunque también hubo coleópteros –tres ocurrencias de *Hylamorphia elegans*–. Por su parte, las aves, los crustáceos y los peces fueron presas comúnmente consumidas, mientras que los anuros y reptiles constituyeron presas ocasionales o secundarias (Tabla 3). Los crustáceos estuvieron representados por la Pancora *Aegla* sp. y el Camarón de Río *Samastacus spinifrons* (tablas 3 y 4). Si bien no se identificaron los peces al menor nivel taxonómico, se infiere que hubieron tanto salmónidos exóticos como Perca *Perchichthys trucha* (Tabla 4).

Entre las distintas categorías de edad dentro de las aves, los adultos fueron las presas más importantes, aunque también fueron depredados pichones y, en menor medida, huevos (Tabla 3). A su vez, entre las distintas categorías taxonómicas de aves, la familia Rallidae constituyó el taxón más depredado, seguido en orden de importancia por Passeriformes y Anatidae, y luego por Podicipedidae. Otras aves consumidas fueron el Tero Común *Vanellus chilensis*, la Cachaña *Enicognathus ferrugineus* y algunos estrigiformes, pero estos taxones representaron presas secundarias (tablas 3 y 4). Entre las especies de aves encontradas en las heces, la Gallareta Ligas Rojas fue la más importante, seguida por el Pato Maicero *Anas georgica*, el Macá Grande *Podiceps*

Tabla 3. Número de ocurrencias (NO) y frecuencia de ocurrencia relativa (FOR) para las categorías de presa encontradas en heces de Visón Americano colectadas en lagos del Parque Nacional Lanín durante la época reproductiva de las aves en 2013-14 y 2014-15 ($n = 352$).

Categorías de presa	NO	FOR
Mamíferos	152	25,97
Cricetidae	86	14,50
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	8	1,35
<i>Abrothrix</i> sp.	7	1,18
<i>Irenomys tarsalis</i>	3	0,51
<i>Eligmodontia morgani</i>	2	0,34
<i>Loxodontomys micropus</i>	2	0,34
Cricétidos no determinados	64	10,79
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	13	2,19
<i>Dromiciops gliroides</i>	5	0,84
<i>Rattus norvegicus</i>	2	0,34
<i>Myocastor coypus</i>	1	0,17
Mamíferos no determinados	47	7,93
Insectos	143	24,11
Aves	111	18,72
Rallidae	36	6,07
<i>Fulica armillata</i>	36	6,07
Passeriformes	23	3,88
<i>Aphrastura spinicauda</i>	3	0,51
<i>Pteroptochos tarnii</i>	2	0,34
<i>Turdus falcklandii</i>	2	0,34
<i>Troglodytes aedon</i>	1	0,17
Pájaros no determinados	15	2,53
Anatidae	22	3,71
<i>Anas georgica</i>	6	1,01
<i>Anas flavirostris</i>	3	0,51
<i>Anas sibilatrix</i>	2	0,34
<i>Chloephaga picta</i>	1	0,17
Patos no determinados	10	1,69
Podicipedidae	17	2,87
<i>Podiceps major</i>	4	0,67
<i>Rollandia rolland</i>	2	0,34
Macáes no determinados	11	1,85
Charadriidae	1	0,17
<i>Vanellus chilensis</i>	1	0,17
Strigidae	1	0,17
<i>Asio flammeus</i>	1	0,17
Pichones	7	1,18
Huevos	1	0,17
Aves no determinadas	4	0,67
Crustáceos	86	14,50
<i>Aegla</i> sp.	36	6,07
<i>Samastacus spinifrons</i>	17	2,87
Crustáceos no determinados	33	5,56
Peces	50	8,43
Anfibios, Anura	24	4,05
Reptiles, Iguania	20	3,37
No determinados	5	0,84
Total	591	100

major y el Rayadito *Aphrastura spinicauda* (Tabla 3). Sin embargo, en comparación con especies de otros taxones tales como larvas de insectos, crustáceos y algunos

roedores cricétidos (i.e., *Abrothrix* sp. y Colilargo *Oligoryzomys longicaudatus*), sólo las gallaretas fueron presas importantes.

Tabla 4. Restos de presas de Visón Americano encontrados en lagos del Parque Nacional Lanín. Los restos no ingeridos correspondieron a cadáveres, plumas de aves, caparazones y apéndices de crustáceos, y se encontraron en rastros, letrinas y madrigueras de visones. Los restos no digeridos se encontraron en heces.

Presa	Tipo de restos	<i>n</i> de registros
Crustáceos		
<i>Aegla</i> sp.	Caparazones y apéndices en	> 10
<i>Sammastacus spinifrons</i>	letrinas	> 10
Peces		
<i>Salmo trutta</i>	Restos en letrinas	3
<i>Percichthys trucha</i>		2
Reptiles		
<i>Liolaemus chiliensis</i>	Cadáver en letrina	1
Mamíferos		
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	Cadáveres en letrinas	> 10
Aves		
Ardeidae	Feca	1
<i>Fulica armillata</i>	Cadáveres en rastros	2
<i>Vanellus chilensis</i>	Plumas en rastros	1
<i>Enicognathus ferrugineus</i>	Feca	1
<i>Tyto alba</i>	Cadáver en madriguera	1
<i>Pteroptochos tarnii</i>	Plumas en letrina	1
<i>Elaenia albiceps</i>	Plumas en letrina	1

En cuanto a la variedad ecológica de los tipos de presa, las presas acuáticas fueron más importantes que las presas terrestres (Tabla 5). Dentro de las presas acuáticas, el gremio de presas más importante fue el bentónico –i.e., ninfas de odonatos y crustáceos–, seguido por las presas superficiales –i.e., aves de las familias Podicipedidae y Rallidae–, y en último lugar las presas pelágicas –i.e., peces– y semiacuáticas (ranas, Coipo *Myocastor coypus* y aves de la familia Anatidae). Por su parte, dentro de las presas terrestres, los gremios más importantes fueron los de las presas escansoriales –i.e., lagartijas y colilargos– y semifosoriales –i.e., *Abrothrix* sp., Pericote Araucano *Loxodontomys micropus* y conejos europeos–, seguidos por las presas arborícolas –i.e., Monito de Monte *Dromiciops gliroides*, Ratón Arborícola *Irenomys tarsalis* y distintas especies de Passeriformes–, y en último lugar por las presas terrestres propiamente dichas –incluyendo al Tero Común y al Huet-huet Común *Pteroptochos tarnii*– (Tabla 5).

Tabla 5. Número de ocurrencias (NO) y frecuencia de ocurrencia relativa (FOR) de distintos gremios de presas del Visón Americano en lagos del Parque Nacional Lanín.

Gremios de animales depredados	NO	FOR
Presas de todos los taxones		
Acuático	379	71,51
Bentónico	229	43,21
Superficial	53	10,00
Pelágico	50	9,43
Semiacuático	47	8,89
Terrestre	151	28,49
Escansorial	28	5,28
Semifosorial	22	4,15
Arborícola	14	2,64
Terrestre propiamente dicho	8	1,51
Terrestres indet.	79	14,91
Total	530	100
Aves depredadas		
Aves que nidifican y se alimentan en el agua	53	70,67
Aves que nidifican en tierra y se alimentan en el agua	11	14,67
Aves que nidifican y se alimentan en tierra cerca del suelo	5	6,67
Aves que se alimentan en el follaje y nidifican en cavidades	4	5,33
Aves que se alimentan y nidifican en el follaje	2	2,67
Total	75	100

Por último, dentro de la variedad ecológica de aves depredadas, el gremio más importante fue el de las especies que nidifican y se alimentan en el agua –i.e., Podicipedidae y Rallidae–, seguido por el gremio de aves que nidifican en tierra y se alimentan en el agua –i.e., patos del género *Anas*–. Aves correspondientes a los gremios de especies que se alimentan y nidifican cerca del suelo –i.e., *Chloephaga*, Tero Común, y Lechuzón de Campo *Asio flammeus*– y de especies que se alimentan en el follaje y nidifican en cavidades –Rayadito y Ratona Común *Troglodytes aedon*– también estuvieron presentes en la dieta del Visón, pero en una proporción mucho menor. El Fio-fío Silbón *Elaenia albiceps* y el Zorzal Patagónico *Turdus falcklandii* fueron los únicos representantes del poco consumido gremio de aves que se alimentan y nidifican en el follaje (tablas 4 y 5).

Relaciones entre la abundancia de aves acuáticas y la importancia de distintas categorías de presa del Visón Americano

Los ordenamientos NMDS bidimensionales dejaron bien separados y sin solapamientos los distintos tipos de presa (estrés = 0,122; Figura 11). El consumo de aves, por un

lado, y el consumo de insectos, ranas y reptiles, por el otro, se separaron claramente a lo largo del eje NMDS2. Tal como se esperaba, se consumieron más aves cuando la abundancia de aves acuáticas fue mayor y la de visones fue menor, y se consumieron más insectos, lagartijas y ranas cuando la abundancia de visones fue mayor y la de aves acuáticas fue menor. A su vez, el consumo de mamíferos y de crustáceos se separó mejor a lo largo del eje NMDS1, y no mostró relaciones evidentes con la abundancia de aves acuáticas.

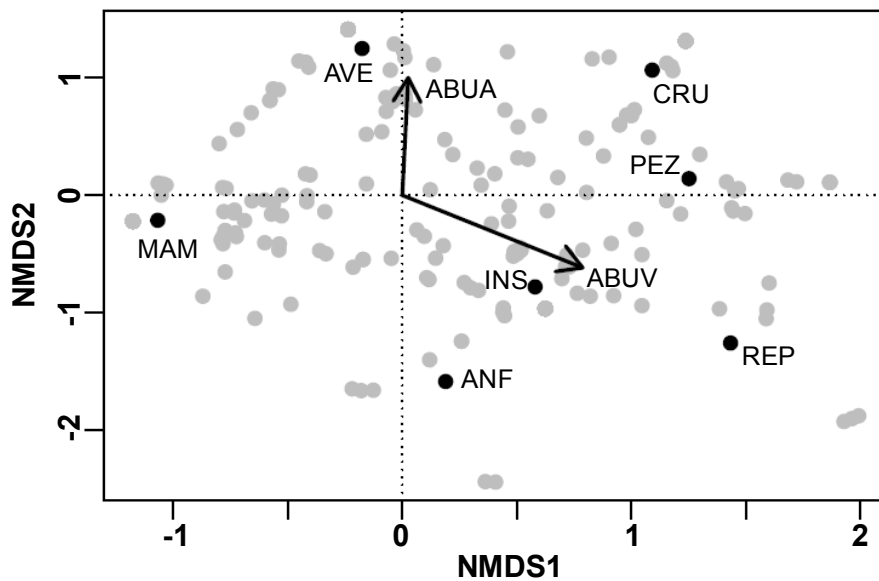


Figura 11. Triplot mostrando la posición de las heces (círculos grises) y de las principales categorías taxonómicas de presa (círculos negros) del Visón Americano en el espacio de la composición de la dieta representado por el eje NMDS1 contra el eje NMDS2. Los vectores representan la abundancia de aves acuáticas (ABUA) y la abundancia relativa de Visón (ABUV), donde el predictor más débil tiene una flecha más corta que el predictor más fuerte. El ángulo de los vectores indica cual de los ejes del NMDS están afectando más, y la dirección indica si los vectores son positivos o negativos con respecto a los ejes del NMDS. INS: insectos, CRU: crustáceos, PEZ: peces, ANF: anfibios (anuros), REP: reptiles (lagartijas), MAM: mamíferos, AVE: aves.

La comparación de los modelos nulos y alternativos corroboró algunas de las hipótesis formuladas (Tabla 6). Específicamente, la ocurrencia de insectos ($\beta_i = -0,04$; $w_i > 0,70$) y de ranas ($\beta_i = -0,73$; $w_i > 0,90$) fue mayor cuando la abundancia de aves acuáticas fue menor, el consumo de crustáceos y mamíferos no fue explicado por la abundancia de aves acuáticas, y el consumo de Gallareta Ligas Rojas fue mayor cuando la abundancia de esta especie fue mayor ($\beta_i = 0,05$; $w_i > 0,80$). Particularmente, habría suficiente

evidencia apoyando la hipótesis de que el consumo de ranas aumenta cuando disminuye la abundancia de aves acuáticas ($\mathcal{L}_i / \mathcal{L}_j > 30$). Sin embargo, la abundancia de aves acuáticas no explicó el consumo de reptiles, de aves en general ni de aves separadas en terrestres y acuáticas.

Tabla 6. Resumen para las variables respuesta (Y_i) de las comparaciones según el enfoque de la teoría de la información entre el modelo nulo y el modelo alternativo –i.e., con el efecto fijo (X_i)–. β_i : coeficiente de X_i ; Δ_i : diferencia entre el AICc del peor modelo y del mejor modelo; \mathcal{L}_i : verosimilitud del modelo; w_i : peso de Akaike del modelo; $\mathcal{L}_i / \mathcal{L}_j$: cociente de la evidencia. Las variables respuesta fueron las presencias/ausencias de las siguientes categorías de presa en las fecas de Visón Americano: insectos (INS), crustáceos (CRU), anfibios (ANF), reptiles (REP), mamíferos (MAM), aves (AVE), aves acuáticas (AVEA), aves terrestres (AVET) y *Fulica armillata* (FARM). Las variables explicatorias fueron la abundancia de aves acuáticas (ABUA) para la mayoría de las Y_i excepto FARM, y la abundancia de *F. armillata* (ABUFarm) para FARM.

Y_i	X_i	β_i	AICc	Δ_i	\mathcal{L}_i	w_i	$\mathcal{L}_i / \mathcal{L}_j$
INS	ABUA	-0,04	237,1	0,00	1,00	0,735	2,77
	Modelo nulo	-	239,2	2,04	0,36	0,265	
CRU	Modelo nulo	-	151,0	0,00	1,00	0,571	1,33
	ABUA	0,03	151,6	0,57	0,75	0,429	
ANF	ABUA	-0,73	86,1	0,00	1,00	0,971	33,13
	Modelo nulo	-	93,1	7,00	0,03	0,029	
REP	Modelo nulo	-	97,4	0,00	1,00	0,738	2,82
	ABUA	-0,004	99,5	2,07	0,36	0,262	
MAM	Modelo nulo	-	255,8	0,00	1,00	0,74	2,84
	ABUA	0,00	257,9	2,09	0,35	0,26	
AVE	Modelo nulo	-	229,6	0,00	1,00	0,718	2,54
	ABUA	0,006	231,4	1,87	0,39	0,282	
AVEA	Modelo nulo	-	185,6	0,00	1,00	0,575	1,35
	ABUA	0,02	186,3	0,61	0,74	0,425	
AVET	Modelo nulo	-	103,8	0,00	1,00	0,666	1,99
	ABUA	-0,02	105,1	1,38	0,50	0,334	
FARM	ABUFarm	0,05	128,7	0,00	1,00	0,835	5,05
	Modelo nulo	-	132,0	3,24	0,20	0,165	

DISCUSIÓN

Las aves del Parque Nacional Lanín en la dieta del Visón Americano

Durante la primavera y el verano de lagos pequeños y medianos del PN Lanín, las aves fueron una categoría de presa importante en la dieta del Visón, que estuvo compuesta por más de treinta taxones. Las presas secundarias, que se consumen ocasionalmente, se encuentran en menos del 5% de las heces (Trites & Joy 2005), y las aves tuvieron una FO de más de un 30%. Sin embargo, no representaron la categoría de presa más importante. En cuanto a la variabilidad taxonómica de la dieta del Visón, y con respecto a los trabajos previos hechos en ríos y grandes lagos del norte de la Patagonia andina (i.e., Medina 1997; Previtali 1998; Fasola et al. 2011), se destaca que los mamíferos y los insectos constituyeron los principales tipos de presa, seguidos por las aves y los crustáceos.

Tal como se ha visto en otras partes de la Patagonia (Medina 1997; Schüttler et al. 2008; Ibarra et al. 2009; Fasola et al. 2011; Valenzuela et al. 2013a) y en otras regiones del mundo (Errington 1954; Gerell 1967; Wise et al. 1981; Birks & Dinstone 1985; Ferreras & Macdonald 1999), los mamíferos constituyeron el principal tipo de presa para los visones (Tabla 7). A su vez, dentro de los mamíferos, los roedores cricétidos fueron el taxón más consumido, tal como se ha observado en ríos y lagos del sur y del norte de la región (Fasola et al. 2011; Valenzuela et al. 2013a). La presencia de Monito de Monte en cinco heces del lago Queñi confirma la ocurrencia de este marsupial en la dieta del Visón (Fasola et al. 2009), que a pesar de ser el mamífero más abundante del estrato arbóreo en los bosques valdivianos (Chébez et al. 2014), se encuentra cercano a la amenaza a nivel mundial (www.iucnredlist.org), es vulnerable a nivel nacional (Flores 2012), y es una especie de valor especial en el PN Lanín y otras áreas protegidas del norte de la Patagonia andina (Funes et al. 2006; Ojeda et al. 2016). La importancia del Conejo Europeo en la dieta del Visón fue menor que lo que se esperaba, dado que estuvo presente y fue abundante en cuatro de los cinco lagos de estudio. Aunque los conejos pueden representar una presa muy importante para el Visón en Europa (Day & Linn 1972; Wise et al. 1981; Birks & Dunstone 1985; Ferreras & Macdonald 1999), y se ha especulado con que su presencia amortiguaría el impacto de este depredador exótico sobre las aves acuáticas (Peris et al. 2009), en Filo Hua Hum –el sitio de estudio con mayor abundancia de conejos–, las gallaretas fueron presas más importantes, presentando un 36% del total de ocurrencias contra el 13% para los conejos.

Tabla 7. Dieta del Visón Americano, expresada en valores de frecuencia de ocurrencia relativa (FOR) para las principales categorías taxonómicas de presa, reportada para distintos ambientes y regiones. Para cada trabajo se destacan la categoría taxonómica de presa más importante (gris oscuro) y la segunda en orden de importancia (gris claro). *n* = cantidad de heces analizadas. EU: Europa, NA: Norteamérica, SA: Sudamérica. INS: insectos, CRU: crustáceos, PEZ: peces, ANF: anfibios (anuros), REP: reptiles (lagartijas), MAM: mamíferos, AVE: aves.

Ambiente	Región	<i>n</i>	Referencia	INS	CRU	PEZ	ANF	REP	MAM	AVE	Otros
Costa marina	Patagonia insular (SA)	92	Crego et al. 2016	6,0	11,0	42,0	0	0	14,0	18,0	9,0
Costa marina	Patagonia insular (SA)	11	Fasola et al. 2011	0	0	42,5	0	0	42,5	15,0	0
Costa marina	Patagonia insular (SA)	193	Schüttler et al. 2008	10,7	10,9	15,5	0	0	29,2	30,7	3
Costa marina	Patagonia insular (SA)	268	Valenzuela et al. 2013a	2,2	12,1	42,5	0	0	29,2	12,1	1,9
Lagos	Patagonia insular (SA)	414	Ibarra et al. 2009	17,9	1,4	6,3	0	0	42,7	31,7	0
Lagos	Patagonia continental (SA)	60	Previtali et al. 1998	22,9	35,5	13,3	0	1,2	15,1	10,8	1,2
Lagos	Patagonia continental (SA)	352	Presente trabajo	24,1	14,5	8,4	4,1	3,4	26	18,7	0,8
Lagos y ríos	Patagonia insular (SA)	110	Crego et al. 2016	21	0	5	0	0	39	23	12
Lagos y ríos	Patagonia continental (SA)	197	Fasola et al. 2011	6,0	22,0	14,0	0	2,0	37,0	19,0	0
Lagos y ríos	Patagonia continental (SA)	109	Medina 1997	1,3	48,1	8,4	0	0	40,1	2,6	0
Lagos y ríos	Patagonia insular (SA)	225	Valenzuela et al. 2013a	15,5	0	22,3	0	0	44,2	18,0	0
Ríos	Inglaterra (EU)	42	Bonesi et al. 2004	22,0	0	33,0	0	0	33,0	9,0	0
Ríos	Inglaterra (EU)	115	Ferreras & Macdonald 1999	2,3	4,0	17,7	0	0	52,3	22,7	1
Ríos	Polonia (EU)	200	Jędrzejewska et al. 2001	0	0	28,0	26,0	0	40,0	6,0	0
Ríos	Estonia (EU)	314	Maran et al. 1998	10,8	1,6	18,2	43,3	1,0	18,8	5,1	1,2
Ríos	España (EU)	444	Melero et al. 2008	1,5	73,3	10	0	0	8,8	5,8	0,7
Ríos	Estados Unidos (NA)	657	Melquist et al. 1981	16,1	0	40,2	0	1,4	29,1	13,2	0
Ríos	Bielorrusia (EU)	463	Sidorovich 2000	1,1	2,6	9,0	37,8	0	47,3	2,1	0
Ríos	Polonia (EU)	125	Skierczyński & Wiśniewska 2010	0	0	17,2	15,1	0	56,8	10,9	0

La mayor importancia de los insectos –principalmente ninfas de odonatos– con respecto a las aves y los crustáceos, es llamativa y no se esperaba que fuera tan alta. Sin embargo, en Europa y Asia este taxón puede ser frecuente en la dieta de los visones (Jedrzejewska et al. 2001; Bonesi et al. 2004; Kiseleva 2009), en el sur de la Patagonia representan una presa común en ambientes dulceacuícolas (Schüttler et al. 2008; Ibarra et al. 2009; Valenzuela et al. 2013a), y en el norte de la Patagonia andina ha llegado a ser más frecuente que las aves y otros taxones cuando los crustáceos fueron el principal tipo de presa (Previtali et al. 1998). Debido a su baja digestibilidad, la contribución de los insectos a la biomasa ingerida por el Visón puede ser despreciable, pero el hecho de que sean consumidos con tanta frecuencia solo puede deberse a que los visones los buscan activamente (Schüttler et al. 2008). Se ha sugerido que los insectos podrían ser una fuente de alimento segura para los visones juveniles (Melquist et al. 1981), y es posible que las ninfas de odonatos sean una presa fácil en Patagonia andina, particularmente durante el verano, cuando se encuentran vulnerables durante los períodos de emergencia (Domínguez & Fernández 2009).

Si bien las aves no fueron el principal tipo de presa, su importancia fue mayor a la observada en el Lago Moreno durante el verano –i.e., FOR < 10%– (Fasola et al. 2011), un gran lago del PN Nahuel Huapi, provincia de Río Negro. A su vez, su importancia también fue algo mayor a la registrada en ríos y grandes lagos de las cuencas Limay y Hua Hum –i.e., FOR = 8-17% (Previtali et al. 1998; Fasola et al. 2011)–, sugiriendo que en lagos pequeños y medianos del norte de la Patagonia andina, donde los ensambles de aves acuáticas son más abundantes (Pescador & Peris 2009; Pescador et al. 2012), el Visón podría aprovechar más este tipo de presa durante la época reproductiva de las aves.

Por otro lado, dado que el Visón consumió más insectos y aves que crustáceos, pero este depredador generalista incrementa el consumo de aves cuando los crustáceos patagónicos no están disponibles (Fasola et al. 2011), y en presencia de crustáceos los insectos son una presa secundaria (Gerell 1967; Jedrzejewska et al. 2001), es probable que los crustáceos hayan estado menos disponibles bajo las condiciones de este estudio y los visones hayan compensado esta deficiencia consumiendo más ninfas de odonatos, que pueden habitar tipos de sustrato más variados (Cassini et al. 2009; Domínguez & Fernández 2009). Aunque la abundancia de crustáceos parece ser la misma en ríos, lagos y lagunas del norte de la Patagonia andina, los cangrejos *Aegla* sp. parecieran preferir sustratos rocosos (Cassini et al. 2009), y los lagos muestreados en este estudio

tuvieron muchos márgenes con sustratos limosos y vegetados, apropiados para las ninfas de distintos insectos nativos (Domínguez & Fernández 2009).

La variedad taxonómica de aves en la dieta del Visón

Dentro de la variedad de aves depredadas por el Visón estuvieron bien representadas las familias más comunes y abundantes de aves acuáticas del norte de la Patagonia andina – i.e., Rallidae, Anatidae y Podicipedidae– (Pescador & Peris 2009; Pescador et al. 2012), así como los Passeriformes y otros grupos de aves terrestres. Dentro de esta variedad, la familia Rallidae fue el taxón más importante, seguido por el orden Passeriformes y las familias Anatidae (patos y cauquenes) y Podicipedidae (macáes). A su vez, la Gallareta Ligas Rojas fue la especie más consumida, seguida por los patos del género *Anas* y el Macá Grande. Los cauquenes y el Tero Común (Familia Charadriidae) también fueron depredados, pero de forma ocasional.

Por un lado, estos resultados responden a los patrones generales que se observan en ríos y lagos de otras regiones del mundo, donde las aves acuáticas son más depredadas por el Visón Americano que las aves terrestres (Larivière 1999), y las familias de aves más importantes pueden ser Rallidae o Anatidae, complementadas a su vez con distintas especies de Podicipedidae (Gerell 1967; Akande 1972; Day & Linn 1972; Chanin & Linn 1980; Wise et al. 1981; Ferreras & Macdonald 1999; Bartoszewicz & Zalewski 2003; Brzeziński 2008). Si bien el Visón tiene preferencias por las gallaretas y los patos antes que por los macáes (Gerell 1967; Wise et al. 1981; Bartoszewicz & Zalewski 2003; Brzeziński 2008), en este estudio las aves acuáticas más abundantes y frecuentes fueron las gallaretas, seguidas por los patos y cauquenes, y la mayor disponibilidad de estos taxones podría explicar la mayor importancia que tuvieron en la dieta de los visones (ver Capítulo 6).

Por otro lado, los resultados de este trabajo también apoyan las relaciones observadas por Peris et al. (2009). Estos autores encontraron que las poblaciones de macáes, patos del género *Anas*, cauquenes y gallaretas fueron menos abundantes en sitios sin visones, y concluyeron que esto podría haberse debido a los efectos de la depredación del Visón sobre la reproducción y la mortalidad de las aves acuáticas. A su vez, Pescador et al. (2012) también observaron que en los lagos con visones del PN Lanín el Tero Común era menos abundante, y la ocurrencia de teros en las fecas de Visón apoya la idea de que éste depredador exótico también podría afectar a sus poblaciones. El Tero Común es un ave frecuente en las costas de ríos y lagos patagónicos (Vuilleumier 1985), y al ser una

especie solitaria que nidifica en el suelo podría ser una presa fácil para los visones (Schüttler et al. 2009). De hecho, en Europa algunas familias de Charadriiformes – incluyendo a Charadriidae– pueden ser muy importantes en la dieta del Visón Americano (Birks & Dunstone 1985; Clode & Macdonald 1995), y se han registrado cadáveres de Avefría Europea *Vanellus vanellus* –que habita ambientes semejantes al Tero Común– en madrigueras de visones (Birks & Dunstone 1984).

Los Passeriformes también pueden ser una presa importante en la dieta del Visón (Akande 1972; Birks & Dunstone 1985; Brzeziński 2008), pudiendo llegar a ser el principal taxón de aves depredado cuando las aves acuáticas son menos abundantes o se encuentran ausentes (Wise et al. 1981). De hecho, en el sur de la Patagonia insular, donde las aves en general fueron la categoría de presa más importante en la dieta de los visones, los Passeriformes –tales como el Rayadito y la Ratona Común– fueron las aves más consumidas (Schüttler et al. 2008; Ibarra et al. 2009). En este estudio, luego de las gallaretas, los Passeriformes fueron el grupo de aves más importante en la dieta de los visones. Dentro de este grupo, estuvieron presentes el Rayadito y la Ratona, así como el Huet-huet Común, el Fío-fío Silbón y el Zorzal Patagónico. Estos resultados apoyan las advertencias acerca del impacto del Visón sobre los ensambles de aves terrestres de los bosques patagónicos, incluyendo las aves que nidifican en cavidades tales como rayaditos, tapaculos y ratonas (Willson et al. 2001; De Santo et al. 2002).

Otros taxones ocasionales fueron las familias Ardeidae, Strigidae –con una ocurrencia de Lechuzón de Campo en una hez colectada en Filo Hua Hum–, y Psittacidae –con una ocurrencia de Cachaña en una hez colectada en Queñi–. En Europa, el Visón depreda garzas (Brzezinsky 2008) y lechuzas (Chanin & Linn 1980), y el Lechuzón de Campo – un estrígido vulnerable a los visones porque habita distintos tipos de humedales y nidifica en el suelo de forma solitaria (Marks et al. 1999; Schüttler et al. 2009)–, se puede observar en los mallines del margen oeste de Filo Hua Hum. Por otro lado, la mayoría de los estudios de dieta de Visón se hicieron en Norteamérica y Europa, donde el Orden Psittaciformes no está presente –al menos no hay especies nativas– (Collar 1997), y el oportunismo de este depredador exótico explicaría su capacidad para ampliar el nicho trófico en el sur de Sudamérica, donde este y otros taxones están presentes.

Por último, la ocurrencia de cauquenes en la dieta del Visón fue ocasional y no se observaron restos de Cauquén Real en ninguna hez ni madriguera. Sin embargo, el Cauquén Real pareciera ser una de las especies más afectadas en el PN Lanín (Peris et al. 2009) y en el PN Nahuel Huapi puede ser una presa para los visones (Figura 12;

Mariano Diez Peña, com. pers.), así como otras especies de cauquenes pueden ser depredadas en el sur de la Patagonia (Valenzuela et al. 2013a). La baja importancia de los cauquenes en la dieta de los visones se puede deber a que su abundancia fue muy baja en todos los sitios de estudio del presente capítulo (ver Capítulo 6), aunque antes de la llegada del Visón al parque eran comunes (Christie et al. 2004) y se contaban por cientos en algunos lugares como Filo Hua Hum (Peris et al. 2009). A su vez, un depredador exótico puede afectar la distribución y abundancia de una especie nativa sin ejercer un efecto directo sobre la mortalidad y reproducción mediante la depredación, sino afectando el comportamiento y la selección de hábitat de ésta mediante su presencia y disturbio (Parker et al. 1999), tal como el efecto que parece haber ejercido el Visón sobre distintas especies de aves en Europa (Kilpi 1995; Craik 1995, 1997; Nordström & Korpimäki 2002; Brzeziński et al. 2012). Así, aunque este estudio no confirma de forma concluyente la depredación de cauquenes por los visones, el Cauquén Real es una especie amenazada a nivel nacional (López-Lanús et al. 2008), es una especie de valor especial en el PN Lanín (Ojeda et al. 2016), y el potencial impacto de este depredador exótico sobre sus poblaciones debe mantener alerta a los gestores y guardaparques del norte de la Patagonia andina.



Figura 12. Plumas de Cauquén Real *Chloephaga poliocephala* y Gallareta *Fulica* sp. en una madriguera de Visón Americano *Neovison vison* en el Lago Hess (41.356°S, 71.735°O), Parque Nacional Nahuel Huapi, Río Negro. Foto: Mariano Diez Peña.

La variedad ecológica de presas del Visón

Dentro de la variedad ecológica de presas consumidas por el Visón, el gremio de presas acuáticas fue más importante que el de presas terrestres. Al igual que se observa en la variedad taxonómica de presas (Tabla 7), el Visón es un depredador generalista y oportunista con una gran plasticidad trófica que puede consumir más presas acuáticas o más presas terrestres dependiendo de la disponibilidad de alimento (Melquist et al. 1981), del sexo del individuo (Birks & Dunstone 1985) o de la presencia de otros competidores en el gremio de mamíferos carnívoros –e.g., nutrias, especializadas en presas acuáticas– (Bonesi et al. 2004). Los resultados de este trabajo concuerdan con los estudios de dieta hechos en el norte de la Patagonia andina, donde las presas acuáticas fueron más importantes (Medina et al. 1997; Previtali et al. 1998). Sin embargo, en ríos y lagos del sur de la Patagonia las presas terrestres fueron más importantes (Schüttler et al. 2008; Valenzuela et al. 2013a), por lo que los resultados de este estudio no se pueden generalizar a toda la región.

Dentro de las presas acuáticas estuvieron presentes los gremios que usan todos los estratos del ambiente lacustre, y el más importante fue el de las presas bentónicas. Por su parte, dentro de las presas terrestres también estuvieron presentes los gremios que usan todos los estratos del ambiente terrestre, siendo el de las presas escansoriales el más importante. Esto demuestra la plasticidad trófica que tiene el Visón para explotar presas provenientes de distintos tipos de hábitat –lecho de los lagos, columna de agua, superficie del agua, suelo de la costa y del bosque, follaje del estrato arbustivo y arbóreo–, habilidad que no tendría ningún carnívoro nativo de la Patagonia y que permite explicar el éxito de este carnívoro introducido como especie invasora (ver Sidorovich 2000 y Macdonald & Harrington 2003).

Con respecto al consumo de aves, dentro de las presas acuáticas éstas estuvieron presentes en los gremios de presas semiacuáticas y de presas que habitan la superficie del agua, y dentro de las presas terrestres estuvieron presentes en los gremios de presas terrestres propiamente dichas y de presas arborícolas. A su vez, el gremio de aves más importante fue el de las especies que nidifican y se alimentan en el agua –i.e., gallaretas y macáes–, seguidas por las aves que nidifican en el suelo y se alimentan en el agua –i.e., patos del género *Anas*–. En suma, todo esto confirma las preocupaciones generales de gestores y científicos por el impacto del Visón sobre las aves acuáticas nativas de la Patagonia (Peris et al. 2009; Fasola & Valenzuela 2014), pero también apoya la alarma por su efecto sobre las aves terrestres (Willson et al. 2001; De Santo et al. 2002).

Con respecto a los taxones que el Visón puede capturar en el medio terrestre, es necesario destacar la relativa vulnerabilidad de las especies que usan los árboles para alimentarse, refugiarse y reproducirse. Este gremio funcional de presas fue poco importante en la dieta de los visones, pero estuvo representado por distintas especies, incluyendo el Monito de Monte, la Rata Arborícola y varias aves tales como algunos Passeriformes y la Cachaña. Distintos estudios en Patagonia se han focalizado por la vulnerabilidad de las aves que nidifican en el suelo cerca de la costa (e.g., Schüttler et al. 2009; Liljeström et al. 2014), pero es necesario evaluar los efectos de este depredador exótico sobre la reproducción y la mortalidad de aves y otros taxones que usan los árboles. El Visón es un hábil trepador de árboles (Larivière 1996) y en el sur del PN Lanín se ha observado trepando troncos de *Nothofagus* para buscar comida (Figura 13; M Monteverde, CEAN, com. pers.).



Figura 13. Foto de Visón Americano *Neovison vison* trepado en un árbol de Coihue *Nothofagus dombeyi*, capturada en 2005 en el Lago Nonthué, Parque Nacional Lanín, cerca de la seccional Hua Hum. La fotografía fue tomada con una cámara trampa que había sido ubicada a dos m de altura, frente a un cebo para atraer al Gato Huiña *Leopardus guigna*. Se puede ver cómo el visón estira su cuello para alcanzar el cebo, mientras se sostiene apoyándose en dos de los tres troncos de la base del árbol. Foto: Martín Monteverde, CEAN.

Por último, el uso de los gremios para describir las comunidades es útil para evaluar impactos ambientales, predecir problemáticas de conservación y diseñar estrategias de manejo (Úbeda et al. 1990). Por lo tanto, la descripción de la variedad ecológica de la

dieta de un depredador exótico generalista usando los gremios como categorías de presa puede ser útil no solo para comprender mejor la ecología trófica de éste, sino también para evaluar su impacto sobre las comunidades nativas. Por ejemplo, en el norte de la Patagonia andina, el gremio acuático es uno de los más pobres en especies de vertebrados (Úbeda et al. 1990), pero si se quitan los invertebrados del análisis de este estudio se observa que en los lagos pequeños y medianos del PN Lanín las ocurrencias de presas acuáticas fueron tantas como las de las presas terrestres (Tabla 5), aunque la variedad de taxones terrestres depredados fue mayor que la de taxones acuáticos (i.e., 17 y 9, respectivamente). Por lo tanto, en lagunas y lagos del norte de la Patagonia andina el impacto del Visón podría estar concentrándose en taxones que usan el ambiente acuático, incluyendo los gremios de aves acuáticas (Tabla 5).

La dieta del Visón y la disponibilidad de aves acuáticas

Las relaciones entre la abundancia de las aves acuáticas y su importancia y ocurrencia en la dieta del Visón fueron ambiguas. Por un lado, el análisis exploratorio con los ordenamientos NMDS sugiere que sí habría una relación positiva, tal como se predice a partir de la generalidad de que los visones depredan aves en función de su disponibilidad (Gerell 1967; Wise et al. 1981; Brzezński 2008). Sin embargo, no hubo evidencia suficiente para afirmar que las ocurrencias de las aves acuáticas se relacionaron de forma positiva con su abundancia, un resultado semejante al de Fasola et al. (2009). Esto se puede deber a dos razones: (i) que la abundancia de un recurso (e.g., una presa) no necesariamente refleja su disponibilidad para el consumidor (Hall et al. 1997), y las aves acuáticas más abundantes en el PN Lanín podrían estar poco disponibles para los visones; o (ii) que dentro de las aves acuáticas podrían haber taxones más preferidos y/o disponibles que otros, y su abundancia sí condicionaría su consumo por los visones pero no el de las aves acuáticas en general. Tal parece que la segunda explicación es la más plausible, dado que: (a) la abundancia de Gallareta Ligas Rojas y aves acuáticas en general estuvieron correlacionadas ($r_s = 0,79, p < 0,001$); (b) la abundancia de Gallareta Ligas Rojas tuvo un efecto positivo sobre la ocurrencia de gallaretas en las heces de los visones (Tabla 6); y (c) se ha sugerido que durante la época reproductiva las gallaretas parecieran encontrarse más disponibles para el Visón que otras aves acuáticas tales como los patos del género *Anas* (Gerell 1967).

Tal como se esperaba, el consumo de insectos, ranas y lagartijas fue mayor en sitios donde las aves acuáticas fueron menos abundantes. Si bien este fue un análisis

correlacional y no se evaluó la abundancia de estos taxones, el oportunismo del Visón ya ha sido confirmado en Patagonia (e.g., Valenzuela et al. 2013a) y en otras regiones del mundo (e.g., Sidorovich 2000; Brzeziński 2008), y el consumo de un tipo de presa condicionado por la disponibilidad de otros taxones también ha sido observado por otros autores (Gerell 1967; Jędrzejewska et al. 2001). De hecho, algunos depredadores generalistas introducidos en otras regiones del mundo también pueden mostrar cambios de dieta cuando una presa habitual está ausente. Por ejemplo, en el sur de Australia, gatos asilvestrados, zorros y dingos se alimentan preferentemente de conejos exóticos, pero en aquellas áreas del continente donde esta presa no está presente, estos carnívoros generalistas sostienen sus poblaciones consumiendo mamíferos pequeños, reptiles y aves nativos (Paltridge 2002). También en Nueva Caledonia se observó que las ratas negras cambian su dieta cuando los huevos y pichones de aves marinas no están disponibles, compensando la pérdida de este tipo preferido de presa con crías de la tortuga marina *Chelonia mydas*, una especie críticamente amenazada que no es consumida durante la época reproductiva de las aves marinas (Caut et al. 2008). De esta forma, el oportunismo de los depredadores exóticos de dieta generalista no se reduciría a la disponibilidad de sus presas por separado sino en su conjunto y según las preferencias del depredador en cuestión.

De esta forma, los resultados permiten comprender la ecología trófica del Visón en el norte de la Patagonia andina, a la vez que permiten explicar la importancia superlativa que tuvieron los insectos en los lagos del PN Lanín y en otras áreas de la región (e.g., Previtali et al. 1998; Schüttler et al. 2008). Aquí los visones podrían estar cambiando su dieta hacia presas menos provechosas pero más abundantes y disponibles, tales como ninfas acuáticas e insectos terrestres que vuelan poco (e.g., coleópteros), cuando otras presas más provechosas, tales como las aves acuáticas, se encuentran menos disponibles –e.g., en ríos y grandes lagos– (Pescador & Peris 2009; Pescador et al. 2012).

A su vez, estos resultados también permiten inferir que el efecto de la depredación de los visones sobre ranas y lagartijas nativas de la Patagonia andina aumentará cuando las aves acuáticas estén menos disponibles. El Visón ya ha afectado poblaciones de ranas en Europa (Ahola et al. 2006), y la herpetofauna nativa de la Patagonia andina incluye algunas especies endémicas y amenazadas a nivel nacional que representan especies de valor especial para la conservación en distintos parques nacionales del norte de la Patagonia andina (Úbeda et al. 1994; Scolaro et al. 2006; Ojeda et al. 2016). El nivel de endemismos de ranas en los bosques patagónicos es muy alto y refleja la historia de este

bioma “insular” (Vuilleumier 1968), y el posible impacto del Visón sobre los anuros de la Patagonia andina representa una amenaza no solo para la integridad de las comunidades nativas sino también para la identidad biogeográfica de los bosques patagónicos.

Ahora bien, si un depredador introducido con una dieta generalista y oportunista puede impactar en las poblaciones de sus presas más asequibles y preferidas, entonces se irá viendo forzado a cambiar la dieta hacia otras presas menos provechosas o más difíciles de capturar, afectando las poblaciones de distintos taxones en el orden inverso de su asequibilidad y/o valor energético. Dos ejemplos paradigmáticos de depredadores generalistas introducidos en ambientes aislados apoyan estas conjeturas: la Perca del Nilo *Lates* sp., introducida en el Lago Victoria (África), y la Serpiente Arborícola Marrón *Boiga irregularis*, introducida en la Isla Guam (Micronesia). Desde su explosión ecológica en las áreas invadidas, tanto la Perca del Nilo (Ogutu-Ohwayo 1990; Witte et al. 1992) como la Serpiente Arborícola Marrón (Fritts & Rodda 1998; Wiles et al. 2003) han causado de manera secuencial la declinación y la extinción local de distintos taxones de vertebrados, comenzando por los más vulnerables y provechosos, y continuando con los menos asequibles y valiosos, cambiando de forma concomitante su dieta y comportamiento de alimentación.

Los resultados sugieren que con el aumento de densidad, los visones podrían afectar a las aves acuáticas y así verse obligados a cambiar la dieta para sobrevivir, depredando otros taxones –generalmente ocasionales en su dieta– tales como insectos, ranas y lagartijas. Si bien el PN Lanín se encuentra dentro de un área continental y constituye un sistema abierto a la inmigración/emigración de aves acuáticas, los lagos y lagunas podrían comportarse como “islas” para taxones de reducida vagilidad (Begon et al. 1990), tales como ranas y lagartijas. Para tomar una dimensión realista del efecto del Visón sobre las comunidades nativas, además de confirmar su impacto sobre las aves nativas es necesario evaluar su efecto sobre otros taxones.

Conclusiones: dilemas para la conservación de las comunidades nativas

La variedad taxonómica y ecológica de presas del Visón permite explicar el éxito de su invasión en Patagonia, pero a la vez que resalta el alcance taxonómico y ecológico de su depredación, oscurece la certidumbre de nuestras proyecciones acerca de su impacto sobre las comunidades nativas. Es un carnívoro generalista y oportunista de hábitos semiacuáticos que según el contexto ecológico puede consumir más presas acuáticas o

más presas terrestres (Melquist et al. 1981; Bonesi et al. 2004) y usar distintos taxones como presas principales –mamíferos, crustáceos, aves, peces y anfibios– (Jędrzejewska et al. 2001; Tabla 7). Estas características le permiten sobrevivir en condiciones ambientales variables y desfavorables de regiones tales como la Patagonia (ver Sidorovich 2000), pudiendo cambiar de un taxón o un gremio de presas a otro según las condiciones del momento y el lugar. Si el contexto ecológico es tan importante para inferir su impacto en Patagonia, ¿qué condiciones deberían tenerse en cuenta?

Evaluando las relaciones entre la abundancia de aves acuáticas y el consumo de distintos taxones se observa que los visones pueden cambiar de dieta para sobrevivir y sostener sus poblaciones cuando presas más provechosas no están disponibles. Por lo tanto, su impacto sobre distintos taxones dependerá de la disponibilidad de otras presas, incluyendo aves acuáticas como las gallaretas. Si se confirman los efectos perjudiciales del Visón sobre las poblaciones de aves en la Patagonia andina, se infiere que este depredador exótico irá afectando a otros taxones, tales como ranas y lagartijas, que tienen un nivel de endemismos muy alto en la región y reflejan la historia singular de los bosques patagónicos.

Capítulo 5. Uso del hábitat por aves terrestres en bosques riparios del norte de la Patagonia andina invadidos por el Visón Americano

“... él rompe con su grito de agua mil años largos de silencio en que sólo cayeron hojas y las raíces ocuparon como invasores este reino.” Chucuo, en Arte de Pájaros, de Pablo Neruda (1973).

El estudio de las relaciones entre las aves y su hábitat tiene una larga trayectoria en la historia de la ornitología (Cody 1985; Block & Brennan 1993; Jones 2001), y ha contribuido a identificar patrones ecológicos generales de uso de hábitat por los organismos (Tews et al. 2004). Dado que los patrones de uso de hábitat de un ave son el resultado de la selección de hábitat (Jones 2001), su estudio es una aproximación a la comprensión del uso de los recursos, de la historia de vida y del nicho ecológico de esa especie (MacArthur & MacArthur 1961; Cody 1985; Block & Brennan 1993). Generalmente este tipo de estudios consiste en describir la ocurrencia o la abundancia de una especie a través de distintos tipos de hábitat y luego relacionarlas con factores físicos del ambiente (Hutto 1985). Sin embargo, puesto que los factores bióticos también influyen en la selección de hábitat (Block & Brennan 1993; Jones 2001), éstos también deberían tenerse en cuenta para comprender los patrones de uso de hábitat.

Los depredadores introducidos pueden afectar la supervivencia y el comportamiento de sus presas en el rango exótico, haciendo que éstas cambien sus patrones de uso de hábitat (Parker et al. 1999). El impacto del Visón sobre poblaciones de aves terrestres ha sido pobremente evaluado (e.g., Nordström et al. 2003), a pesar de que algunos estudios de dieta han demostrado que los Passeriformes pueden ser presas importantes (Akande 1972; Wise et al. 1981; Birks & Dunstone 1985; Brzeziński 2008). Las aves terrestres de los bosques patagónicos conforman una avifauna singular y vulnerable debido a la baja riqueza específica y al elevado nivel de endemismos pertenecientes a taxones estrictamente sudamericanos, principalmente Furnariidae y Rhinocryptidae (Vuilleumier 1967, 1985). A su vez, presentan aves endémicas de bioma que hacen de los bosques patagónicos una de las 70 Áreas de Aves Endémicas presentes en Sudamérica con altas prioridades de conservación como ecosistema (Birdlife International 2017b). Así, las aves terrestres de la Patagonia andina son importantes para la identidad biogeográfica y la conservación de los bosques patagónicos, pero

algunos estudios advierten que podrían ser afectadas por el Visón (Willson et al. 2001; De Santo et al. 2002; Schüttler et al. 2008; Maley et al. 2011). Debido al rápido avance de este depredador exótico en el norte de la Patagonia andina (Fasola et al. 2011; Guichón et al. 2016) –la zona de los bosques patagónicos con la mayor riqueza de aves terrestres (Vuilleumier 1985)–, en este capítulo se evalúa el impacto del Visón sobre el ensamble de aves terrestres y las poblaciones de algunos paseriformes del Parque Nacional (PN) Lanín.

El sistema de estudio ofrece algunas particularidades que deben considerarse. En primer lugar, el ámbito del hogar de los visones se extiende de 500 m a 4 km a lo largo de riberas y costas de lagos, pero comprende una estrecha franja de ambiente terrestre de 10 a 50 m desde la costa (Harrington & Macdonald 2008; Melero et al. 2008; Brzeziński et al. 2010a), por lo que el efecto de su depredación sobre las aves terrestres se concentraría en el área riparia de los ríos y lagos nor-patagónicos. En general, los bosques del área riparia forman parte de un ecotono entre los ecosistemas acuático y terrestre de ríos y lagos (Verry et al. 2004), y como tal deberían manifestar efectos de borde o cambios abióticos y biológicos a través del gradiente espacial que hay entre el humedal y las tierras más altas (Murcia 1995). Debido a su complejidad e importancia en la comprensión de los procesos ecológicos, el fenómeno de los efectos de borde en bosques es un objeto de estudio en sí mismo que merece un abordaje profundo (Kupfer & Malanson 1993; Ries & Sisk 2004), pero todavía no ha sido explorado en los bosques riparios de la Patagonia andina. Tal como se observó en bosques riparios del hemisferio norte (e.g., Gates & Giffen 1991; LaRue et al. 1995), poblaciones y ensambles de aves en el norte de la Patagonia andina también deberían experimentar efectos de borde, los cuales podrían confundirse con los efectos del Visón.

En segundo lugar, los patrones de asociación entre la estructura de la vegetación y las aves terrestres de esta región parecieran ser una anomalía de la hipótesis de la heterogeneidad del hábitat (Tews et al. 2004, ver Capítulo 2). Esta hipótesis ha sido confirmada en bosques templados del hemisferio norte (e.g., MacArthur & MacArthur 1961; MacArthur et al. 1962; Poulsen 2002; Chettri et al. 2005), pero en el norte de la Patagonia andina pareciera observarse todo lo contrario (Vuilleumier 1972; Ralph 1985), relación que ha sido pobremente explorada desde su descubrimiento. Los bosques riparios de lagos patagónicos ofrecen condiciones de estudio diferentes para contrastar esta hipótesis de patrón.

Por último, las asociaciones generales entre la vegetación y las aves terrestres en bosques riparios de la Patagonia andina tampoco han sido exploradas. Si bien la selección de hábitat por las aves terrestres es especie-específica y los patrones de uso de hábitat observados pueden ser predichos a partir de la historia de vida particular de cada especie (MacArthur et al. 1962; Cody 1985), nunca antes se habían planteado preguntas sobre el uso de los bosques riparios por las especies más comunes y abundantes de los bosques patagónicos. Allí existe un grupo particular de cinco especies endémicas de passeriformes suboscines que dependen estrictamente de las cañas del género *Chusquea* y conforman el gremio de aves especialistas del sotobosque: una especie de la Familia Furnariidae, y cuatro especies de tapaculo pertenecientes a la Familia Rhinocryptidae (Krabbe & Schulenberg 2003; Remsen 2003). Debido a sus requerimientos de protección, estas especies se asocian fuertemente a los matorrales densos del sotobosque, y el incremento en la complejidad vertical de la vegetación tiene un efecto positivo sobre su abundancia, mientras que el incremento en la complejidad horizontal tiene un efecto negativo (Sieving et al. 2000; Reid et al. 2004; Moreno et al. 2013). Sin embargo, la selección de hábitat podría ser diferente en el bosque ripario donde efectos de borde tales como la mayor incidencia de depredación de nidada por el Visón podría afectar el éxito reproductivo de las aves terrestres (Gates & Giffen 1991).

Puesto que los estudios observacionales que evalúan el impacto de los depredadores exóticos sobre sus presas deben controlar o medir los factores de confusión que no pueden ser eliminados o estandarizados durante el diseño y la ejecución del estudio (Ferrerias & Macdonald 1999; Park 2004; Hewitt et al. 2007), un trabajo de este tipo que evalúe el impacto del Visón sobre las aves terrestres de los bosques patagónicos debe explorar también los efectos de borde y los patrones de asociación entre las aves y la vegetación en el bosque ripario. En este contexto, hay tres preguntas interesantes que se pueden hacer para comprender de manera integrada los patrones observados en el sistema de estudio. Primero, ¿cuál es el efecto ecológico del Visón sobre las aves terrestres en los bosques del norte de la Patagonia andina? La hipótesis principal afirma que el Visón exótico ejerce un efecto ecológico perjudicial sobre las aves nativas, y se predicen efectos estadísticos negativos sobre distintas variables comunitarias y poblacionales de las aves terrestres que habitan los bosques riparios de la región. Segundo, ¿se observan efectos de borde en los bosques riparios del norte de la Patagonia andina? Y tercero ¿qué asociaciones se observan entre la vegetación de los bosques riparios y las aves terrestres? De esta forma, los objetivos de este capítulo son:

(1) explorar efectos de borde en la vegetación y la avifauna terrestre en los bosques riparios del norte de la Patagonia andina; (2) evaluar las asociaciones entre las aves terrestres y la vegetación del bosque ripario, contrastando la hipótesis de la heterogeneidad de hábitat; y (3) evaluar el efecto del Visón sobre las aves terrestres.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El área de estudio fue descrita en el Capítulo 3. Los sitios de estudio fueron: lagos Pulmarí, Rucachoroi y Quillén, sin visones; y laguna Huaca Mamuil y lagos Curruhué Chico, Queñi y Filo Hua Hum, con visones (Tabla 8; Figura 14). Para determinar las costas que se podían transitar a pié se recorrieron los márgenes de cada lago en kayak y se mapearon las costas con GPS. Para realizar los muestreos se seleccionaron solo aquellas costas transitables con más de 500 m de longitud lineal y con el ambiente terrestre dominado por bosques nativos, resultando en un total de 20 costas con un promedio de 1300 m de longitud, rango 500-5600 m (Figura 14).

Tabla 8. Sitios de estudio y sus características. VAM = presencia (+) y ausencia (-) de Visón Americano *Neovison vison*. *n* = número de transectas por sitio.

Sitio	Coord. geográficas	Área (ha)	VAM	<i>n</i>	Tipo de bosque
Lago Pulmarí	39,115°S, 71,104°O	395,7	-	2	Coníferas + <i>Nothofagus</i> bajo
Lago Rucachoroi	39,235°S, 71,186°O	593,1	-	5	<i>Nothofagus</i> bajo
Lago Quillén	39,381°S, 71,236°O	4232,7	-	7	<i>Nothofagus</i> bajo + <i>Nothofagus</i> alto
Laguna Huaca Mamuil	39,547°S, 71,395°O	42,6	+	2	<i>Nothofagus</i> bajo
Lago Curruhué Chico	39,909°S, 71,343°O	78,4	+	3	<i>Nothofagus</i> bajo + <i>Nothofagus</i> alto
Lago Queñi	40,159°S, 71,713°O	708,3	+	7	<i>Nothofagus</i> alto
Lago Filo Hua Hum	40,496°S, 71,305°O	722,6	+	5	Coníferas

Con respecto a los ambientes específicos en los que se recolectaron los datos (Figura 15), el ecotono ripario en los lagos patagónicos fue entendido como el espacio tridimensional de interacción entre la zona litoral del lago y el ecosistema terrestre, verticalmente desde el agua subterránea hasta el dosel arbóreo, longitudinalmente a lo largo de los terrenos inundables, y lateralmente hasta las pendientes adyacentes del ecosistema terrestre drenando hacia el lago (Verry et al. 2004). Dentro del ecotono ripario la costa correspondió al terreno inundable comprendido entre el límite del lago y el borde de bosque –i.e., el límite del dosel arbóreo continuo– (Harper & Macdonald 2001), que en el campo se correspondió con la línea de máxima crecida del lago.

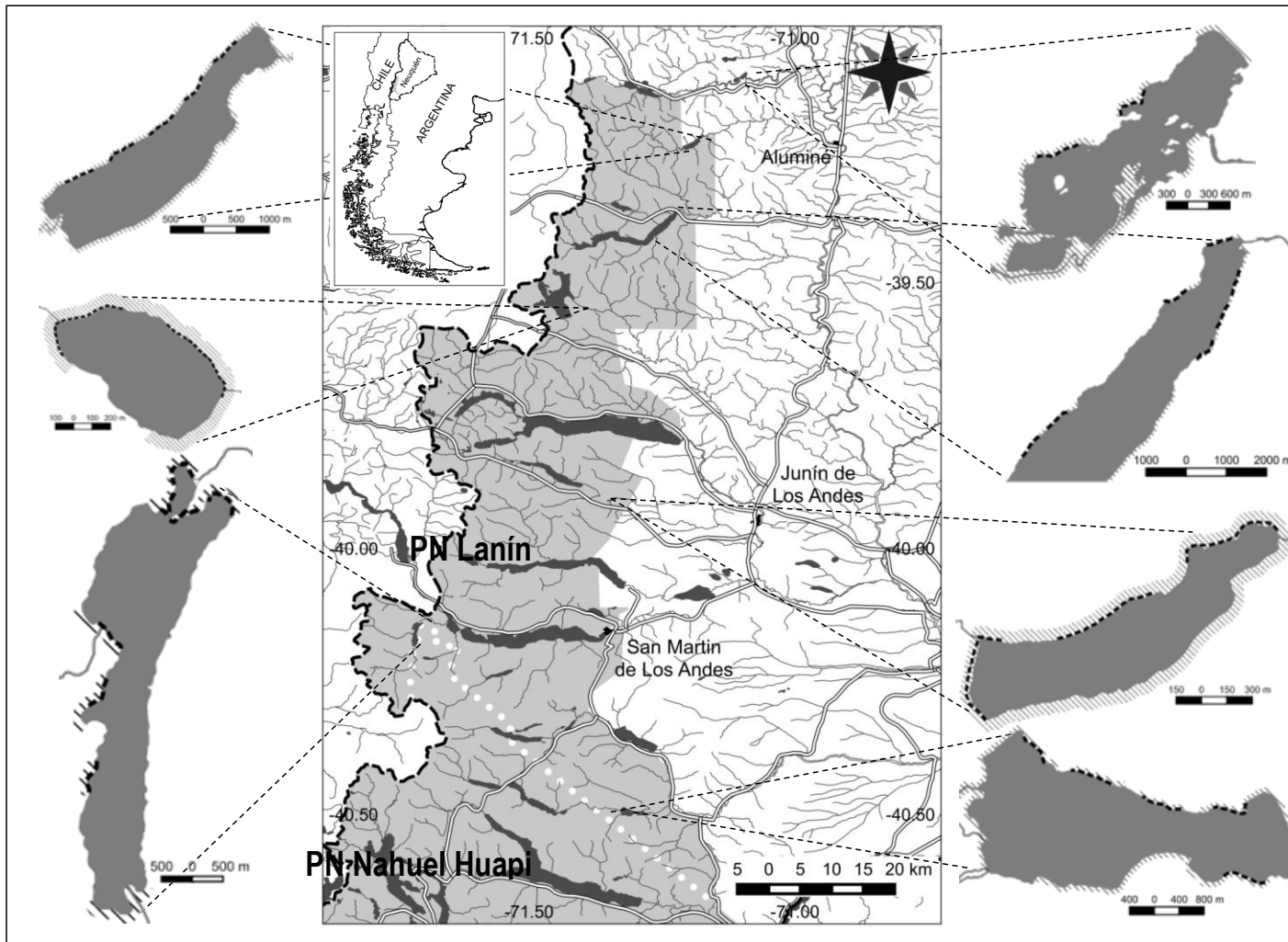


Figura 14. Mapa del área de estudio, mostrando los sitios de estudio, las costas transitables (barrado oblicuo), y las transectas (líneas interrumpidas) donde se muestrearon aves terrestres de bosque en las temporadas de muestreo 2013-14 y 2014-15.

A su vez, el bosque ripario fue entendido como la comunidad terrestre comprendida a lo largo del gradiente espacial observado desde el borde de bosque hasta el bosque interior. En el campo este gradiente comprendió una faja de 30 m de ancho de bosque adyacente a la costa, distancia dentro de la cual el ecosistema acuático y el bosque se influirían fuertemente (Verry et al. 2004).

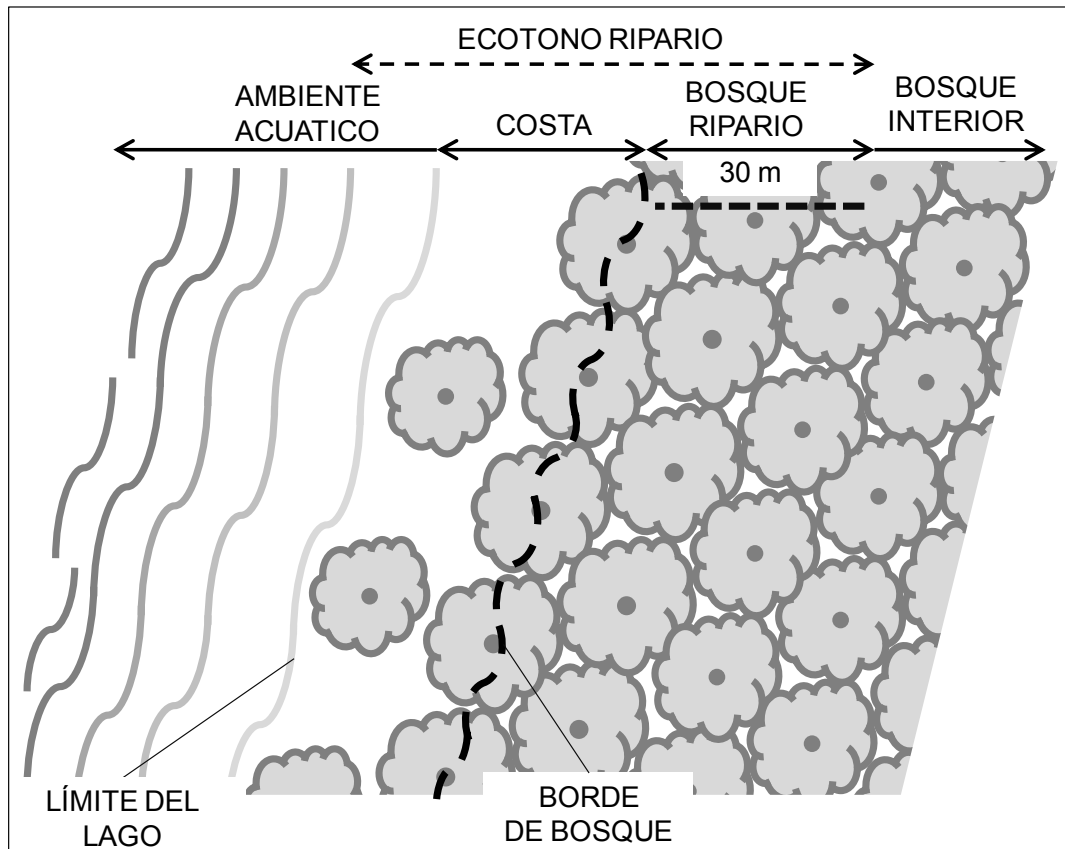


Figura 15. Esquema conceptual mostrando en planta los ambientes en los que se recolectaron los datos: ecotono ripario, costa, borde de bosque, bosque ripario y bosque interior.

Especies focales

En función de los antecedentes sobre la dieta del Visón en Patagonia (Schüttler et al. 2008; Ibarra et al. 2009; ver Capítulo 4), todas las especies focales de aves terrestres del bosque pertenecieron al Orden Passeriformes. En mayor o menor grado, todas las especies focales son comunes y abundantes a lo largo de su distribución, y su estatus de conservación es de preocupación menor a nivel global y no amenazada a nivel nacional (López-Lanús et al. 2008; Birdlife International 2017a).

El Huet-huet Común *Pterotochos tarnii* (Familia Rhynocriptidae) es la especie más grande del gremio de aves especialistas del sotobosque (Ridgely & Tudor 1994b; Sieving et al. 2000) y por lo tanto tiene los territorios más amplios (Amico et al. 2008). De hecho, es el ave passeriforme más grande de los bosques patagónicos (Ridgely &

Tudor 1994b). Habita en el interior de bosques húmedos y densos, bosques secundarios y matorrales abiertos de cañas *Chusquea* sp. (Krabbe & Schulenberg 2003). De todas las especies del gremio sería la menos dependiente de las cañas *Chusquea* sp. (Reid et al. 2004). Solitario o en parejas, se alimenta de artrópodos, frutos y semillas que busca en el suelo (Krabbe & Schulenberg 2003). Nidifica en cavidades desde el nivel del suelo hasta los 15 m de altura que busca o escarba en el suelo o en troncos de árboles (Krabbe & Schulenberg 2003; Altamirano et al. 2012).

El Chucao *Scelorchilus rubecula* (Familia Rhynocriptidae) es la especie más abundante del gremio de aves especialistas del sotobosque (Sieving et al. 2000; Reid et al. 2004). Habita en el interior de bosques húmedos y densos, bosques secundarios y parches de bosque (Krabbe & Schulenberg 2003). Solitario o en pareja, se alimenta de artrópodos y semillas que busca en el suelo (Krabbe & Schulenberg 2003). Nidifica principalmente en cavidades naturales de troncos o en el suelo hasta los 2 m de altura, aunque también puede hacer nidos abiertos (De Santo et al. 2002; Altamirano et al. 2012).

El Churrín Andino *Scytalopus magellanicus* (Familia Rhynocriptidae) es la especie con mejor capacidad de vuelo del gremio y tiende a salir del interior del bosque para adentrarse en matorrales abiertos (Krabbe & Schulenberg 2003; Castellón & Sieving 2006). Como el resto de los *Scytalopus*, es un rinocriptido pequeño de cola proporcionalmente corta y coloración uniforme y oscura (Ridgely & Tudor 1994b). Se distribuye a lo largo de la Cordillera de Los Andes, en el centro y sur de Chile y Argentina, y habita en el borde y en el interior de bosques y parches de bosque, en matorrales a lo largo de caminos y ríos, y en matorrales abiertos y pastizales adyacentes al bosque (Vuilleumier 1985; Ridgely & Tudor 1994b). De las aves especialistas del sotobosque, es la única especie que no es endémica de los bosques patagónicos (Vuilleumier 1985). Solitario o en pareja, se alimenta de invertebrados que busca en el suelo o en el follaje de arbustos y cañas *Chusquea* (Sieving et al. 2000; Krabbe & Schulenberg 2003; Reid et al. 2004). Nidifica en cavidades naturales que busca en los árboles, en troncos caídos o en el suelo, a no más de 1 m de altura (De Santo et al. 2002; Krabbe & Schulenberg 2003; Altamirano et al. 2012).

El Rayadito *Aphrastura spinicauda* (Familia Furnariidae) es una especie endémica de los bosques patagónicos (Vuilleumier 1985; Willson et al. 1994). Es un pájaro pequeño, activo y acrobático, que habita tanto bosques húmedos y densos como bosques abiertos y matorrales de ecotono (Ridgely & Tudor 1994b; Remsen 2003). Durante la época reproductiva se alimenta principalmente de insectos que busca en el follaje y debajo de

los musgos, líquenes y cortezas de troncos y ramas, moviéndose en parejas o bandadas pequeñas desde el sotobosque hasta el dosel arbóreo (Ridgely & Tudor 1994b; Remsen 2003). Nidifica en cavidades o grietas de árboles vivos o muertos en pie, a 0,5-15 m de altura (Remsen 2003; Altamirano et al. 2012). Es residente en el bosque todo el año, aunque puede hacer migraciones parciales altitudinales (Willson et al. 1994; Remsen 2003).

El Fiofio Silbón *Elaenia albiceps* (Familia Tyrannidae) es el ave más frecuente y abundante de los bosques patagónicos (Ralph 1985; Willson et al. 1994; Estades 1997). Es un *Elaenia* de mediano tamaño que habita bosques húmedos y densos, bosques abiertos y matorrales del ecotono, y jardines y parques arbolados de áreas urbanas y rurales (Ridgely & Tudor 1994b; Hosner 2004). Se alimenta principalmente de insectos, pero también consume frutos de *Berberis* sp. y polen de distintas plantas (e.g., *Notro Embothrium coccineum*), por lo que es un ave polinizadora y dispersora del bosque (Willson et al. 1994; Hosner 2004). Es una de las pocas especies migradoras de los bosques patagónicos, visitando la región para reproducirse durante la primavera y el verano australes, y migrando a fines del verano hacia el centro de Sudamérica (Willson et al. 1994; Hosner 2004; Brown et al. 2007). Nidifica en un nido abierto con forma de taza que construye entre el follaje de arbustos, cañas *Chusquea* y árboles a 0,5-15 m del suelo (Hosner 2004; Altamirano et al. 2012).

La Ratona Común *Troglodytes aedon* (Familia Troglodytidae) es una pequeña ave de color pardo y sin características conspicuas, que se mueve de forma activa en el interior de la vegetación densa cerca del suelo (Ridgely & Tudor 1994a). Es común, está ampliamente distribuida por toda América y se observa en una gran variedad de hábitats abiertos y semiabiertos: matorrales y bordes o claros de bosque, así como jardines y parques arbolados de áreas urbanas y rurales (Ridgely & Tudor 1994a; Willson et al. 1994; Kroodsma & Brewer 2005). En los bosques patagónicos, es más frecuente y abundante en los bordes que en el interior de los bosques (Willson et al. 1994; Anderson & Rozzi 2000). Se alimenta principalmente de arácnidos e insectos que busca en el follaje de arbustos y matorrales densos (Kroodsma & Brewer 2005). Nidifica en todo tipo de cavidades, desde el suelo hasta los 5 m de altura, y es residente en el bosque a lo largo de todo el año (Kroodsma & Brewer 2005; Altamirano et al. 2012).

Muestreo de aves terrestres del bosque

Se realizaron muestreos de ensambles de aves terrestres y poblaciones de las especies focales durante la época reproductiva en los períodos 2013-14 y 2014-15. La época reproductiva de las aves en Patagonia andina corresponde a la primavera y verano australes –i.e., de octubre a febrero– (Willson et al. 1994; Estades 1997; De Santo et al. 2002; Reid et al. 2004; Altamirano et al. 2012), pero los muestreos se concentraron en el periodo noviembre-enero, que es el momento en el que las aves especialistas del sotobosque son más activas (Sieving et al. 2000). Las aves se muestrearon mediante transectas de ancho fijo, de 500 m de longitud y 30 m de ancho de banda. Por un lado, las transectas de ancho fijo serían apropiadas para muestreos eficientes en bosques riparios (Dobkin & Rich 1998). Por el otro, aunque para tipos de hábitat como los bosques es recomendable usar la metodología de los conteos por puntos (Bibby et al. 1992; Sutherland et al. 2005), la metodología de las transectas lineales es apropiada en los bosques patagónicos, donde la riqueza específica es baja y las especies dominantes son pocas (Anderson & Rozzi 2000).

Las transectas se ubicaron de forma aleatoria sistemática en las costas transitables, y para evitar dobles conteos se separaron entre sí por al menos 250 m de distancia (Willson et al. 1994; Reid et al. 2004; Sutherland et al. 2005). Aunque la periodicidad de una variable muestreada de forma sistemática puede hacer que la muestra no represente la población (Eberhardt & Thomas 1991), las variables de interés en este estudio no presentan una distribución espacial regular por lo que se asume ausencia de periodicidad en la población estadística. Cada transecta se visitó dos veces por temporada, tanto para asegurar la ocurrencia de las especies regulares (Willson et al. 1994; Dobkin & Rich 1998) como para registrar la variación temporal por temporada reproductiva de las aves terrestres y facilitar la comparación entre estudios de aves terrestres (Sutherland et al. 2005). La primera visita se realizó en la primavera austral –i.e., desde principios de noviembre hasta mediados de diciembre–, cuando las aves se ocupan del establecimiento de territorios, la construcción de nidos y la cría de pichones. La segunda visita se realizó en el verano austral –i.e., desde fines de diciembre hasta fines de enero–, cuando aparecen los volantones y juveniles (Altamirano et al. 2012).

Durante el recorrido de las transectas, se identificaron y registraron todas las especies detectadas de forma visual o auditiva en la banda fija de 30 m desde el borde de bosque hasta el bosque interior. Además de corresponderse con el ancho de bosque ripario establecido (ver arriba), este ancho de faja estaría dentro de la distancia en la que el

observador detectaría de forma auditiva las aves sin sesgos por especie o tipo de hábitat boscoso, permitiendo comparar abundancias entre distintos tipos de hábitat (Schieck 1997). Dado que el método no fue apropiado para evitar dobles registros de aves altamente vágiles (e.g., golondrinas), y puesto que algunas especies podían mostrar patrones de uso de hábitat influenciados por factores sin importancia para este estudio (e.g., aves rapaces), algunas especies registradas en el campo se removieron de la base de datos final para los análisis estadísticos. Para estandarizar las principales fuentes de error de muestreo de aves, el mismo observador visitó todas las transectas en mañanas sin neblina, viento ni lluvia (Bibby et al. 1992), entre las 8:00 y las 11:00 hs, que se encuentra dentro del rango de actividad relativamente estable de las aves terrestres en los bosques de esta región (Willson et al. 1994). De todas las aves del bosque, las aves especialistas del sotobosque son las especies más crípticas y difíciles de detectar (Krabbe & Schulenberg 2003). Para garantizar la detección de todas las especies, las transectas se recorrieron a una velocidad ≤ 2 km/h en un promedio de 35 minutos (rango 15 – 60 minutos), velocidad que es lo suficientemente lenta para adecuarse a la baja tasa de vocalización de las aves especialistas del sotobosque (Sieving et al. 2000).

Muestreo de Visón Americano

Debido a factores históricos y ecológicos, la abundancia del Visón debería ser muy diferente a lo largo de los lagos del PN Lanín, y tal como han sugerido Peris et al. (2009) para estudiar el efecto de este depredador exótico sobre las aves acuáticas nativas de Patagonia, aquí también sería necesario evaluar la relación entre su abundancia y la de las aves terrestres. Por lo tanto, se realizaron muestreos indirectos de Visón mediante búsqueda de signos (i.e., huellas y heces) y se estimaron índices de abundancia relativa. Los índices de abundancia relativa han sido cuestionados para especies de baja detectabilidad tales como los carnívoros (Anderson 2001; Boitani et al. 2012), pero el método indirecto de muestreo de signos ha demostrado ser confiable y eficiente para estimar la abundancia relativa del Visón en áreas extensas, siempre y cuando las personas a cargo del muestreo estén entrenadas, haya un número suficiente de sitios de marcación en cada costa recorrida, y los muestreos se lleven a cabo en estaciones del año comparables (Bonesi & Macdonald 2004b). Incluso a bajas densidades de visones, como en el caso del PN Lanín (Fasola & Valenzuela 2014), el muestreo de signos puede ser mejor que otros métodos más costosos para detectar la

presencia y estimar la abundancia de éste depredador exótico –e.g., trampeo, captura-recaptura– (Bonesi & Macdonald 2004b).

Las costas transitables se dividieron en secciones contiguas de 500 m, pero sólo se visitaron aquellas secciones de costa con suficientes “sitios de marcación” –i.e., lugares de referencia donde los visones pueden dejar signos de forma pasiva o activa, tales como bases y raíces de árboles maduros, troncos de árboles caídos, rocas sobresalientes en la orilla del lago o en la costa, y sectores de suelo blando con fango o arena húmeda– (Bonesi & Macdonald 2004b; Harrington et al. 2008a). Así, en cada lago 1-3 personas entrenadas en la identificación de signos de carnívoros recorrieron las costas buscando signos de visones tres veces por cada temporada –i.e., una vez en diciembre, otra en enero y otra en febrero–. Cada signo encontrado fue georreferenciado con un GPS, y todas las heces se recolectaron para que no fueran registradas otra vez en visitas ulteriores y para confirmar en gabinete su identificación en el campo (ver abajo). La abundancia relativa de Visón se estimó para cada lago y cada temporada como la proporción de secciones positivas con al menos un signo registrado durante toda la temporada (Bonesi & Macdonald 2004b; Schüttler et al. 2009, 2010). Aunque ésta es una medida de abundancia más grosera que el número total de signos por sección, es más robusta por ser menos sensible a la posibilidad de no encontrar todos los signos en una sección (Bonesi & Macdonald 2004b).

El muestreo indirecto de un carnívoro mediante búsqueda de signos asume que todos los signos detectados son correctamente identificados (Boitani et al. 2012), por lo que la identificación incorrecta de huellas y heces durante la búsqueda de signos es una fuente de error importante (Gese 2001; Marcella et al. 2012) y puede conducir a conclusiones científicas erróneas y al desperdicio de esfuerzos de manejo (Harrington et al. 2010). De hecho, en Europa los signos de distintos mustélidos con un tamaño semejante pueden confundirse fácilmente (Sidorovich 1999; Harrington et al. 2008b, 2010). El Hurón Menor *Galictis cuja* es el mustélido más común en el norte de la Patagonia andina y puede estar presente en los cuerpos de agua (Delibes et al. 2003; Yensen & Tarifa 2003; Larivière & Jennings 2009), por lo que sus signos podrían confundirse con los de los visones. Dado que las huellas de hurones y visones son bien diferentes en forma y tamaño (Sidorovich 1999; Yensen & Tarifa 2003; Canevari & Vaccaro 2007), también se buscaron huellas de hurones que pudieran oscurecer la identificación de las heces recolectadas. A su vez, dado que la verificación en gabinete de los signos identificados en el campo es crucial para asegurar un muestreo riguroso y confiable (Harrington et al.

2010), se confirmó la especie a la que pertenecían las heces recolectadas mediante la identificación de pelos de guarda (Chehébar & Martín 1989; Gese 2001; Gómez et al. 2010).

Muestreo de vegetación del bosque

A lo largo de cada transecta para muestrear aves, en el borde de bosque y en el bosque interior se estimaron las coberturas del estrato herbáceo, los arbustos, la Caña Colihue *Chusquea culeou* y el dosel arbóreo. También se estimaron los índices de complejidad vertical (ICV) y horizontal (ICH) de la vegetación del bosque, describiendo la variación de la estructura de la vegetación a lo largo del espacio vertical y horizontal, respectivamente (Rutten et al. 2015). La estimación de la cobertura para el estrato arbustivo distinguió entre arbustos y Caña Colihue, ya que esta última especie domina el sotobosque, tiene una configuración muy diferente al resto de los arbustos, y ofrecería un hábitat de refugio y alimentación adecuado para el gremio de las aves especialistas del sotobosque (Sieving et al. 2000). A su vez, a lo largo de toda la transecta para muestrear aves se registraron todos los troncos caídos y los árboles muertos en pie presentes en la costa y el bosque ripario, y también se identificó el tipo de hábitat boscoso según una clasificación de tres categorías: (1) “bosque ecotonal de coníferas nativas” –i.e., bosque mesofítico dominado por Pehuén *Araucaria araucana* o Ciprés de Cordillera *Austrocedrus chilensis*–; (2) “bosque bajo de *Nothofagus*”, dominado por Ñire *N. antarctica* o Lengua *N. pumilio*; y (3) “bosque alto de *Nothofagus*”, dominado por Cuihue *N. dombeyi*, Roble Pellín *N. obliqua* y/o Raulí *N. nervosa*.

Para estimar las coberturas y los índices de complejidad de la vegetación se usó el método de intercepción de puntos en línea, que en general consiste en (1) disponer sistemáticamente una serie de puntos a lo largo de una transecta, (2) registrar en cada punto las categorías vegetales (e.g., especies vegetales, formas de crecimiento, estratos de vegetación) interceptadas por la línea vertical que se proyecta desde el punto, y (3) estimar la cobertura de cada categoría vegetal como el porcentaje o la proporción de puntos interceptados con respecto al total de puntos. Este método es más recomendado que la estimación visual y es igual de preciso pero más eficiente –en términos de esfuerzo y costo de equipamiento– que otros métodos objetivos para estimar coberturas en comunidades vegetales leñosas (Floyd & Anderson 1987; Godínez-Alvarez et al. 2009). Para evitar la variación y los sesgos entre distintos observadores (Block et al. 1987), todas variables de vegetación fueron medidas por el mismo observador.

En el centro de cada transecta para muestrear aves se ubicaron dos transectas lineales paralelas de 200 m de longitud, una en el borde de bosque, a 0 m de distancia de la costa, y otra en el bosque interior, a 30 m de distancia de la costa. En cada una de estas dos transectas se estimó la cobertura de los estratos de vegetación, el ICV y el ICH siguiendo el método de Shepherd & Ditzgen (2005). Con ayuda de una caña de 2 m de largo, se registró la intercepción de distintas categorías vegetales con las líneas verticales proyectadas de 100 puntos de observación dispuestos en intervalos de 2 m a lo largo de cada transecta (J Sanguinetti, PN Lanín, com. pers.). Las categorías fueron: “suelo desnudo” (sin ninguna otra categoría), “hojarasca”, “hierba”, “renoval”, “arbusto”, “caña”, “latizal” y “dosel arbóreo”. A partir de las ocurrencias de dichas categorías vegetales se estimó la cobertura del estrato herbáceo, de los arbustos, de las cañas y del dosel arbóreo como la proporción de ocurrencias de las categorías vegetales correspondientes con respecto al total de puntos de observación de las transectas de vegetación. Para estimar el ICV por transecta de vegetación, primero se asignó a cada punto de observación un puntaje de complejidad vertical de 0, 1, 2, 3 o 4 –i.e., con suelo desnudo, hojarasca, un estrato vertical, dos estratos verticales o tres estratos verticales, respectivamente–, y luego se promediaron los puntajes (Shepherd & Ditzgen 2005). El ICH se estimó para cada transecta de vegetación como el coeficiente de variación de los puntajes de complejidad vertical asignados a los puntos de observación en cada transecta (Rutten et al. 2015).

Análisis de datos

El análisis de datos consistió en tres instancias concatenadas. Primero se exploró la variación espacial en la estructura de la vegetación del bosque ripario teniendo en cuenta dos factores: la distancia desde la costa, que da cuenta del efecto de borde a nivel de microhábitat; y el tipo de bosque, que da cuenta de la variación a escala de macrohábitat. Luego se evaluó el efecto de borde sobre los ensamblajes y poblaciones de aves terrestres, teniendo en cuenta las diferencias estructurales entre la vegetación del borde de bosque y el bosque interior. Por último, se evaluó el efecto del Visón y de distintas características de la vegetación sobre las aves terrestres a nivel de comunidades y poblaciones.

(1) *Variación espacial en la estructura de la vegetación del bosque ripario.* Se construyeron modelos lineales de efectos mixtos, con la identidad de cada transecta de aves como efecto aleatorio (Zuur et al. 2009). Las variables respuesta fueron las

coberturas del estrato herbáceo, los arbustos, la Caña Colihue y el dosel arbóreo, así como el ICV y el ICH de la vegetación del bosque. Para que los datos de cobertura cumplieran con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, se expresaron como proporciones y se transformaron según la función logit –i.e., $p / (1 - p)$ –, que es apropiada para el análisis de proporciones en ecología (Warton & Hui 2011). Los efectos fijos fueron: (a) la distancia a la costa –variable categórica con dos niveles, “0 m” o borde de bosque, y “30 m” o bosque interior–; y (b) el tipo de bosque –variable categórica con tres niveles, “bosque ecotonal de coníferas nativas”, “bosque bajo de *Nothofagus*” y “bosque alto de *Nothofagus*”–. Para cada variable respuesta se comparó el modelo nulo con los modelos alternativos según el enfoque de la teoría de la información (Burnham et al. 2011). Se seleccionó el mejor modelo según el AIC_c, y se calcularon el Δ_i , la \mathcal{L}_i y el w_i , así como el $\mathcal{L}_i / \mathcal{L}_j$ para el mejor modelo (Burnham & Anderson 2002; ver Capítulo 4).

Generalidades del análisis de datos en las instancias (2) y (3). Para evaluar efectos de borde, de la vegetación y del Visón sobre las aves terrestres, se ajustaron GLMM con una distribución de errores de Poisson y función de enlace logarítmica (Zuur et al. 2009). A nivel de comunidades, las variables respuesta fueron la riqueza específica y la abundancia total del ensamble de aves terrestres –más interpretables que los índices de diversidad– (Willson 1974; Poulsen 2002), así como la abundancia del gremio de aves especialistas del sotobosque (Sieving et al. 2000; Reid et al. 2004). A nivel de poblaciones, las variables respuesta fueron las abundancias de las especies focales. La lista de variables explicatorias y sus efectos esperados para cada variable respuesta se resumen en la Tabla 9.

Para tratar con la pseudo-replicación (Hurlbert 1984; Eberhardt & Thomas 1991), se tuvo en cuenta el muestreo repetido y se consideró la identidad de cada transecta como factor aleatorio para modelar la estructura de dependencia entre observaciones de una misma transecta (Nakagawa & Schielzeth 2013; Zuur & Ieno 2016). También se tuvo en cuenta el efecto aleatorio del momento de muestreo (variable categórica con dos niveles: “primavera” y “verano”) anidado en la temporada de muestreo (variable categórica con dos niveles: “2013-14” y “2014-15”). Las variables explicatorias se estandarizaron para facilitar la interpretación de la dirección (positivo / negativo) y la magnitud (tamaño del efecto) de los parámetros (Grueber et al. 2011).

Tabla 9. Resumen de las relaciones esperadas entre las variables respuesta (Y_i) y las variables explicatorias (X_i). Variables respuesta = abundancia total (ABU) y riqueza específica (RIQ) del ensamble de aves terrestres del bosque, abundancia del gremio de aves especialistas del sotobosque (AES), abundancias de Rayadito *Aphrastura spinicauda* (ASPI), Chucao *Scelorchilus rubecula* (SRUB), Huet-huet Común *Pteroptochos tarnii* (PTAR), Churrín Andino *Scytalopus magellanicus* (SMAG), Fiofio Silbón *Elaeina albiceps* (EALB) y Ratona común *Troglodytes aedon* (TAED). Variables explicatorias = abundancia relativa de Visón Americano *Neovison vison* (VAM), coberturas de Caña Colihue *Chusquea culeou* (COL), de arbusto (ARBU) y del dosel arbóreo (ARBO), índices de complejidad vertical (ICV) y horizontal (ICH), tipo de hábitat boscoso (BOS) y número de árboles muertos en pié (AMP). Para BOS se señala entre paréntesis el nivel que tiene el efecto esperado en la variable respuesta (1 = Bosque ecotonal de coníferas nativas; 2 = Bosque de *Nothofagus* bajo; 3 = Bosque de *Nothofagus* alto). “0” = variable explicatoria no evaluada para la variable respuesta.

$Y_i \setminus X_i$	VAM	COL	ARBU	ARBO	ICV	ICH	BOS	AMP
ABU y RIQ	-	0	0	+	+	+	+(3)	0
AES	-	+	0	0	+	-	0	0
ASPI	-	0	0	+	+	0	+(3)	+
SRUB	-	+	0	0	+	-	0	0
PTAR	-	+	0	0	+	-	0	0
SMAG	-	+	0	0	+	-	0	0
EALB	-	0	0	0	+	0	+(3)	0
TAED	-	0	+	0	+	+	+(2)	0

La exploración de los datos se llevó a cabo siguiendo el protocolo descrito por Zuur et al. (2010). Para cada variable respuesta se removieron observaciones con valores atípicos grandes. Para evitar los problemas de colinealidad entre covariables se usaron variables explicatorias con coeficientes de correlación de Spearman (r_s) inferiores a 0,7 (Apéndice C, Tabla 24). Cuando dos o más covariables estuvieron correlacionadas se usaron aquellas que fueron directamente relevantes para la variable respuesta en cuestión (Dormann et al. 2013).

(2) *Efectos de borde sobre las aves terrestres con relación a la vegetación del bosque ripario.* Se ajustaron tres GLMMs por variable respuesta: un modelo nulo, sin los factores fijos, solo con el intercepto y los factores aleatorios; un modelo alternativo con todas las variables de vegetación medidas en el borde de bosque, a 0 m de la costa; y un modelo alternativo con todas las variables de vegetación medidas en el bosque interior, a 30 m de la costa. Los modelos se compararon entre sí y con el modelo nulo siguiendo el mismo procedimiento de la instancia (1). Para las especies focales, se interpretó de

forma indirecta que la especie en cuestión estuvo más asociada a la vegetación del borde de bosque o del bosque interior si el mejor de los modelos incluyó las variables medidas a los 0 m o a los 30 m de la costa, respectivamente.

(3) *Efectos del Visión Americano y de la vegetación sobre las aves terrestres.* Se formuló un set de modelos candidatos, cada uno de los cuales representando una hipótesis alternativa ecológicamente plausible en base a la experiencia de los autores, la bibliografía y la exploración de datos (Burnham & Anderson 2002; Grueber et al. 2011). Se omitieron del set modelos que tuvieran combinaciones de variables redundantes (Burnham et al. 2011) o incompatibles (Grueber et al. 2011), exceptuando al modelo global, necesario para validar y evaluar el ajuste de todo el set de modelos (Burnham & Anderson 2002). El set de modelos candidatos también incluyó al modelo nulo, sin los factores fijos, con el intercepto y todos los factores aleatorios (Anderson et al. 2000; Grueber et al. 2011; Nakagawa & Schielzeth 2013). Para evaluar la redundancia de las variables de vegetación se tuvieron en cuenta las inferencias de la instancia (1). Para decidir qué variables de vegetación se usaban para ajustar los modelos –i.e., si las variables medidas en el borde de bosque o aquellas medidas en el bosque interior–, se tuvieron en cuenta las inferencias de la instancia (2).

Antes de ajustar todos los modelos del set, se validó el modelo global (Burnham & Anderson 2002) siguiendo a (Zuur et al. 2009). Se calculó el parámetro de sobre-dispersión (ϕ) y se validó la independencia temporal y espacial de los datos en base a los residuos de Pearson (Zuur et al. 2009). A su vez, para evaluar la bondad de ajuste de los modelos del set, se estimaron los coeficientes de determinación marginal (R^2_M) y condicional (R^2_C) del modelo global –i.e. la proporción de la varianza explicada por los factores fijos, y por los factores fijos y aleatorios, respectivamente–, siguiendo a Nakagawa & Schielzeth (2013, 2016). Luego de ajustar todos los GLMMs, se seleccionó el mejor modelo según el AIC_c , que en comparación con otros criterios de información es mejor para estudios exploratorios sobre procesos desconocidos en sistemas complejos y donde el modelo verdadero no se encontraría en el set de modelos candidatos (Aho et al. 2014).

Cuando la incertidumbre de la selección de modelos fue grande (w_i del mejor modelo $< 0,9$), se realizó un promediado de modelos para hacer inferencias multi-modelos (Grueber et al. 2011). Para esto, se usó el método del promedio natural o condicional de modelos –i.e., el estimador o coeficiente para cada variable explicatoria se promedió únicamente con el w_i y el estimador de aquellos modelos en los cuales las variables

estuvieron presentes– (Burnham & Anderson 2002; Barton 2016), dado que el interés se enfocó en el efecto particular del Visón y es posible que este factor tenga un efecto débil sobre las aves en comparación a otras covariables (Grueber et al. 2011). Para evaluar el soporte empírico de los parámetros estimados y la importancia relativa de las variables explicatorias, se calculó la verosimilitud de cada parámetro como la suma del w_i de los modelos que contuvieron la variable explicatoria en cuestión (Burnham & Anderson 2002). Para la interpretación de los modelos promediados, se consideró que hubo evidencia del efecto de una variable explicatoria sobre la variable respuesta cuando el intervalo de confianza para el estimador del parámetro no incluyó al cero (Grueber et al. 2011).

Todos los análisis se realizaron con el software R versión 3.1.3 (R Core Team 2015). Para el ajuste de modelos lineales con efectos mixtos se usó el paquete nlme (Pinheiro et al. 2015), para el ajuste de GLMMs se usó el paquete glmmADMB (Fournier et al. 2012; Skaug et al. 2015) y para la selección de modelos y la inferencia multi-modelos se usó el paquete MuMIn (Barton 2016).

RESULTADOS

Mediante el método de las transectas lineales se registraron 34 especies de aves terrestres en el bosque ripario de los lagos del PN Lanín. De este total de especies, 10 se removieron de la base de datos por problemas epistémicos (i.e., patrones debidos a factores no evaluados) y/o metodológicos (i.e., incumplimiento de supuestos): Jote Cabeza Negra *Coragyps atratus*, Caburé Grande *Glaucidium nanum*, Carancho Caracara *plancus*, Chimango *Milvago chimango*, Paloma araucana *Patagioenas araucana*, golondrinas Barranquera *Pygochelidon cyanoleuca* y Patagónica *Tachycineta meyeri*, Comesebo Patagónico *Phrygilus patagonicus* y Yal Negro *P. fruticeti*, y Cabecitanegra Austral *Spinus barbatus*. En promedio (\pm error estándar), la riqueza específica del ensamble de aves terrestres por transecta fue de $5,60 \pm 0,18$, mientras que la abundancia total fue de $44,96 \pm 2,02$ (Tabla 10). En orden decreciente, las especies más frecuentes y abundantes fueron el Fiofío, el Rayadito y la Ratona (Tabla 10).

Variación espacial en la estructura de la vegetación del bosque ripario

La vegetación del bosque ripario mostró cambios espaciales a lo largo del ecotono ripario y a través de los distintos tipos de bosque. Hay suficiente evidencia en los datos para afirmar que las diferencias entre el borde de bosque y el bosque interior se

observan en el estrato arbustivo, siendo la cobertura de los arbustos mayor en el borde de bosque y la de las cañas en el bosque interior (Tabla 11, Figura 16). También se observaron tendencias en el estrato herbáceo, cuya cobertura tendió a ser mayor en el borde de bosque, así como en el dosel arbóreo, cuya cobertura tendió a ser mayor en el bosque interior (Tabla 11, Figura 16).

Tabla 10. Especies registradas por el método de la transecta lineal en bosques riparios de lagos del Parque Nacional Lanín. Se muestra la frecuencia de ocurrencia relativa (FOR) –i.e., el porcentaje de transectas donde se registró cada especie con respecto al total de transectas–, la media aritmética de la abundancia y los límites inferior y superior para el intervalo de confianza al 95% ($\alpha = 0,05$). Las especies están ordenadas en orden decreciente de FOR. Nombres comunes según Narosky & Yzurieta (2010) y nombres científicos según Remsen et al. (2017).

Especie		FOR (%)	Media	Intervalo de confianza
Nombre vulgar	Nombre científico			
Fiofío Silbón	<i>Elaenia albiceps</i>	100,00	24,26	(21,98, 26,55)
Rayadito	<i>Aphrastura spinicauda</i>	94,92	8,47	(7,10, 9,85)
Ratona Común	<i>Troglodytes aedon</i>	86,44	6,58	(5,59, 7,58)
Zorzal Patagónico	<i>Turdus falcklandii</i>	45,76	1,04	(0,78, 1,31)
Chucao	<i>Scelorchilus rubecula</i>	41,53	0,83	(0,61, 1,05)
Diucón	<i>Xolmis pyrope</i>	30,51	0,53	(0,36, 0,69)
Churrín Andino	<i>Scytalopus magellanicus</i>	28,81	0,50	(0,33, 0,67)
Huet-huet Común	<i>Pterotochos tarnii</i>	27,97	0,41	(0,27, 0,55)
Peutrén	<i>Colorhamphus parvirostris</i>	20,34	0,28	(0,16, 0,39)
Cachudito Pico Negro	<i>Anairetes parulus</i>	17,80	0,42	(0,24, 0,61)
Picolezna	<i>Pygarrhichas albogularis</i>	11,02	0,25	(0,10, 0,39)
Carpintero Gigante	<i>Campephilus magellanicus</i>	9,32	0,16	(0,06, 0,26)
Cachaña	<i>Enicognathus ferrugineus</i>	8,47	0,34	(0,10, 0,58)
Tordo Patagónico	<i>Curaeus curaeus</i>	7,63	0,17	(0,06, 0,28)
Carpintero Bataraz	<i>Veniliornis lignarius</i>	5,08	0,08	(0,01, 0,14)
Canastero Coludo	<i>Asthenes pyrrholeuca</i>	4,24	0,09	(0,00, 0,19)
Chingolo	<i>Zonotrichia capensis</i>	4,24	0,11	(0,00, 0,22)
Coludito Cola Negra	<i>Leptasthenura aegithaloides</i>	4,24	0,07	(0,01, 0,13)
Rara	<i>Phytotoma rara</i>	2,54	0,04	(0,00, 0,09)
Colilarga	<i>Sylviorthorhynchus desmursii</i>	2,54	0,03	(0,00, 0,07)
Diuca	<i>Diuca diuca</i>	2,54	0,09	(0,00, 0,21)
Carpintero Pitío	<i>Colaptes pitius</i>	1,69	0,03	(0,00, 0,09)
Picaflor Rubí	<i>Sephanoides sephanoides</i>	1,69	0,03	(0,00, 0,06)
Torcaza	<i>Zenaida auriculata</i>	0,85	0,01	(0,00, 0,03)
Riqueza específica del ensamble			5,60	(5,25, 5,95)
Abundancia total del ensamble			44,96	(41,00, 48,92)

En relación a los distintos tipos de bosque, la evidencia apoya la afirmación de que el ICH es mayor en el bosque ecotonal de coníferas y menor en el bosque alto de *Nothofagus* (Tabla 12, Figura 17). Sin embargo, se observan tendencias en la cobertura

del estrato herbáceo, que sería mayor en el bosque ecotonal de coníferas, así como en la cobertura del dosel arbóreo, que sería mayor en el bosque alto de *Nothofagus* (Tabla 12, Figura 17). La cobertura de cañas no se evaluó porque mostró semejanzas entre los bosques bajo y alto de *Nothofagus*, pero fue totalmente nula en el bosque ecotonal de coníferas.

Tabla 11. Resumen para las variables respuesta (Y_i) de las comparaciones según el enfoque de la teoría de la información entre el modelo nulo y el modelo con el efecto fijo (X_i) de la distancia a la costa ($n = 62$ observaciones, 31 agrupamientos). β_i : coeficiente de X_i ; \pm EE: error estándar de β_i ; AICc: Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras; Δ_i : diferencia entre el AICc del peor modelo y del mejor modelo; \mathcal{L}_i : verosimilitud del modelo; w_i : peso de Aikake del modelo; $\mathcal{L}_i/\mathcal{L}_j$: cociente de la evidencia. Las variables respuesta fueron HER, COL, ARBU, ARBO, ICV y ICH. A las coberturas de los distintos estratos de vegetación se le aplicó la transformación logit. Ver epígrafe de Tabla 9 para abreviaturas

Y_i	X_i	β_i	\pm EE	AICc	Δ_i	\mathcal{L}_i	w_i	$\mathcal{L}_i/\mathcal{L}_j$
HER	Distancia "30 m"*	-0,57	0,30	241,9	0,00	1,00	0,539	1,17
	Modelo nulo	-	-	242,2	0,31	0,85	0,461	
COL	Distancia "30 m"	1,91	0,36	174	0,00	1,00	0,999	1246,27
	Modelo nulo	-	-	188,3	14,26	0,0008	0,001	
ARBU	Distancia "30 m"	-1,22	0,28	205,9	0,00	1,00	0,997	390,65
	Modelo nulo	-	-	217,8	11,94	0,0026	0,003	
ARBO	Distancia "30 m"	0,57	0,26	199,4	0,00	1,00	0,681	2,13
	Modelo nulo	-	-	200,9	1,51	0,47	0,319	
ICV	Modelo nulo	-	-	17,4	0,00	1,00	0,953	20,31
	Distancia "30 m"	-0,006	0,06	23,4	6,02	0,05	0,047	
ICH	Distancia "30 m"	1,32	1,19	399,1	0,00	1,00	0,637	1,75
	Modelo nulo	-	-	400,2	1,12	0,57	0,363	

* Distancia "0 m" fue la categoría de referencia.

Efectos de borde sobre las aves terrestres con relación a la vegetación del bosque ripario

Los ensambles y las poblaciones de las aves se asociaron de forma diferente a la variación de la vegetación en el borde de bosque o del bosque interior, sugiriendo efectos de borde a lo largo del bosque ripario. A nivel de comunidades, la abundancia total del ensamble de aves terrestres y del gremio de aves especialistas de sotobosque fue mejor explicada por la variación de la vegetación del bosque interior, mientras que la riqueza específica lo fue por la vegetación del borde de bosque. Sin embargo, para la

abundancia total y la riqueza específica de aves terrestres, la evidencia apenas alcanzó para sugerir que estas son tendencias más que patrones evidentes (Tabla 13). A nivel de poblaciones, la evidencia soportó de forma sólida la afirmación de que el Huet-huet, el Chucao y el Rayadito se asocian fuertemente a la vegetación del bosque interior, mientras que el Churrín y la Ratona se asocian fuertemente a la vegetación del borde de bosque (Tabla 13). La abundancia del Fiofío no podría ser explicada por la variación de la vegetación ni en el borde de bosque ni en el bosque interior (Tabla 13).

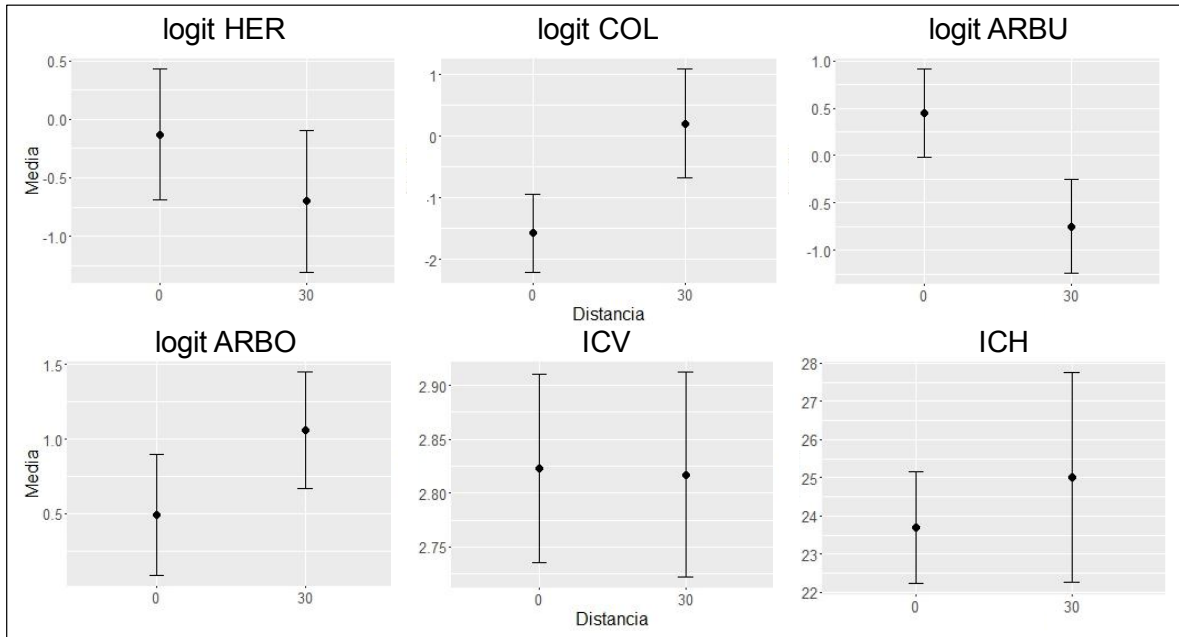


Figura 16. Gráficos de promedio para cada variable de vegetación medida a 0 y 30 m de distancia desde la costa ($n = 62$ observaciones). Las barras representan los intervalos de confianza al 95%. Las variables respuesta fueron HER, COL, ARBU, ARBO, ICV y ICH. Ver epígrafe de la Tabla 9 para abreviaturas. A las coberturas se les aplicó la transformación logit.

Efectos del Visón Americano y de la vegetación sobre las aves terrestres

En todos los modelos globales se obtuvo un $\phi < 4$ (Apéndice C, Tabla 25), pero se observó sub-ajuste de los modelos para la riqueza específica, la abundancia del gremio de aves especialistas del sotobosque y las abundancias del Chucao y el Huet-huet. Por lo tanto, los sets de modelos candidatos para estas variables pueden haber fallado en identificar efectos soportados por los datos. Durante la validación de los modelos globales no se observaron patrones en los residuos, confirmando que los modelos cumplieron con el supuesto de independencia temporal y espacial. El ajuste marginal de los modelos globales fue bajo a moderado (i.e., $0,1 \leq R^2_M \leq 0,6$), y en mayor o menor grado, los factores aleatorios siempre mejoraron el ajuste (Apéndice C, Tabla 25).

Tabla 12. Resumen para las variables respuesta (Y_i) de las comparaciones según el enfoque de la teoría de la información entre el modelo nulo y el modelo con el efecto fijo (X_i) del tipo de bosque ($n = 62$ observaciones, 31 agrupamientos). Ver epígrafe de tablas 9 y 11 para abreviaturas y aclaraciones.

Y_i	X_i	β_i	\pm EE	AICc	Δ_i	\mathcal{L}_i	w_i	$\mathcal{L}_i/\mathcal{L}_j$
HER	Tipo de bosque*			239,8	0,00	1,00	0,769	3,33
	<i>Nothofagus</i> bajo	-0,40	0,66					
	<i>Nothofagus</i> alto	-1,37	0,64					
	Modelo nulo	-	-	242,2	2,40	0,3	0,231	
ARBU	Modelo nulo	-	-	217,8	0,00	1,00	0,835	5,06
	Tipo de bosque			221	3,24	0,20	0,165	
	<i>Nothofagus</i> bajo	0,48	0,57					
	<i>Nothofagus</i> alto	0,36	0,55					
ARBO	Tipo de bosque			198,5	0,00	1,00	0,762	3,21
	<i>Nothofagus</i> bajo	-0,45	0,40					
	<i>Nothofagus</i> alto	0,46	0,39					
	Modelo nulo	-	-	200,9	2,33	0,31	0,238	
ICV	Modelo nulo	-	-	17,4	0,00	1,00	0,967	29,22
	Tipo de bosque			24,2	6,75	0,03	0,033	
	<i>Nothofagus</i> bajo	0,16	0,09					
	<i>Nothofagus</i> alto	0,19	0,09					
ICH	Tipo de bosque			380,1	0,00	1,00	1,00	23229,74
	<i>Nothofagus</i> bajo	-5,31	2,02					
	<i>Nothofagus</i> alto	-9,53	1,95					
	Modelo nulo			400,2	20,11	0,00004	0,00	

* Tipo de bosque “Bosque ecotonal de coníferas nativas” fue la categoría de referencia.

La selección de modelos tuvo incertidumbre para todas las variables respuesta ($0,25 < w_i$ del mejor modelo $< 0,59$) (Apéndice C, Tabla 26), por lo que se hizo un promediado natural de modelos para hacer inferencias estadísticas. A nivel de comunidades, la abundancia del Visón siempre tuvo un coeficiente negativo, pero el tamaño del efecto fue relativamente bajo y no hubo suficiente evidencia empírica para apoyarlo (Tabla 14). La evidencia indicó que la abundancia total del ensamble de aves terrestres fue mayor en el bosque alto de *Nothofagus*, tal como se esperaba; la riqueza específica del ensamble de aves aumentó a medida que se incrementó el ICV, pero disminuyó a medida que la cobertura del dosel arbóreo aumentó, a diferencia de lo predicho; y la abundancia total del gremio de aves especialistas del sotobosque aumentó con el incremento del ICV y disminuyó con el incremento de ICH, tal como se esperaba (tablas 9 y 14).

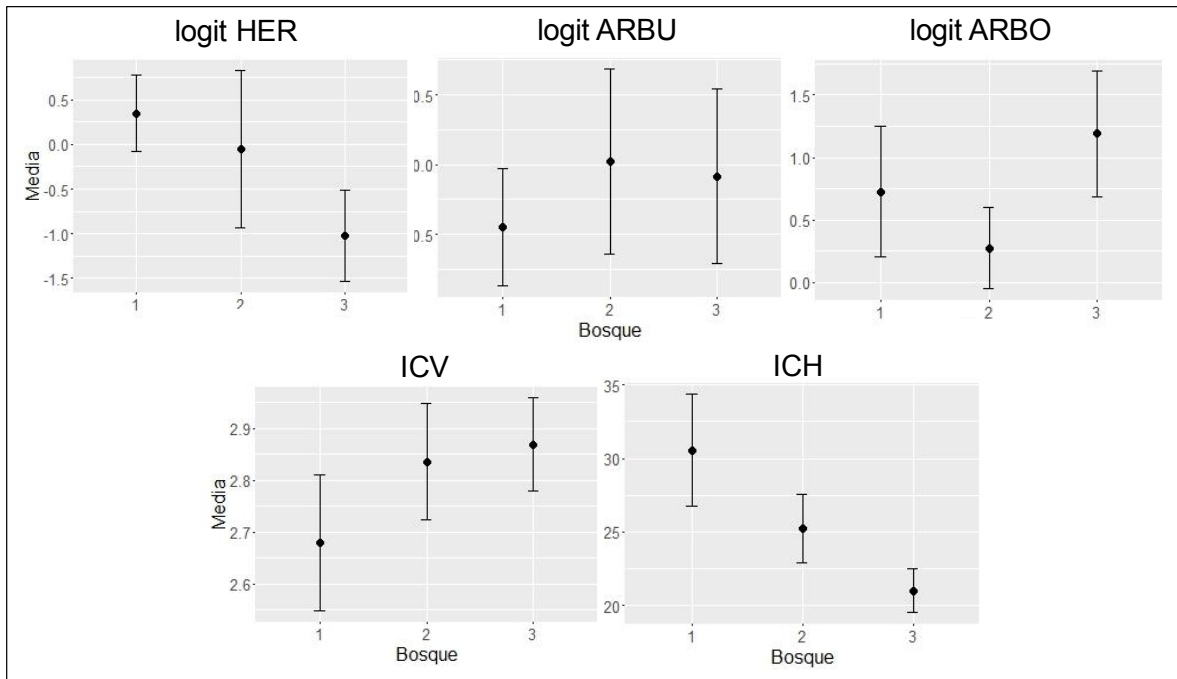


Figura 17. Gráficos de promedio para cada variable de vegetación medida en distintos tipos de bosque: “bosque ecotonal de coníferas nativas” (1), bosque bajo de *Nothofagus* (2) y bosque alto de *Nothofagus* (3). Ver epígrafe de Tabla 8 para abreviaturas.

A nivel de poblaciones, la abundancia del Visón tuvo un efecto negativo sobre la abundancia de Huet-huet, Churrín y Rayadito, pero no sobre la abundancia de Chucao, Fiofío y Ratona. Sin embargo, la importancia de estos efectos fue relativamente baja y no hubo suficiente evidencia para apoyarlos (Tabla 15). La evidencia indica que el incremento en el ICV tuvo un efecto positivo sobre las abundancias de rinocriptidos y Ratona, tal como se esperaba; que el incremento en el ICH tuvo un efecto negativo sobre las abundancias de los rinocriptidos, pero un efecto positivo sobre la abundancia de Ratona, tal como se había predicho; que el bosque alto de *Nothofagus* albergó poblaciones de Fiofío y Rayadito más abundantes, tal como se esperaba; y que el incremento en la cobertura de arbustos tuvo un efecto negativo sobre la abundancia de Fiofío, a diferencia de lo predicho (tablas 9 y 15).

DISCUSIÓN

Efectos de borde en la vegetación de los bosques riparios

En bosques del hemisferio norte, la estructura y la composición de la vegetación van cambiando a lo largo del ecotono entre el ambiente acuático y el bosque interior, haciendo que los bosques riparios sean comunidades distintivas con una identidad propia (Doyle 1990; Kupfer & Malanson 1993; Harper & Macdonald 2001). En lagos

Tabla 13. Resumen de las comparaciones según el enfoque de la teoría de la información entre los modelos candidatos g_i (con las variables de vegetación medidas a 0 m o 30 m de la costa). Las variables respuesta (Y_i) fueron ABU, RIQ, AES, PTAR, SRUB, SMAG, ASPI, EALB y TAED. Ver epígrafe de Tabla 9 para abreviaturas.

Y_i	Modelo g_i	K	AICc	Δ_i	\mathcal{L}_i	w_i	$\mathcal{L}_i/\mathcal{L}_j$
ABU	g_{30m}	9	985,33	0,00	1,00	0,791	3,88
	Modelo nulo	4	988,04	2,71	0,007	0,204	0,03
	g_{0m}	9	995,01	9,68	0,257	0,006	
RIQ	g_{0m}	9	491,18	0,00	1,00	0,561	2,79
	g_{30m}	9	492,90	1,71	0,425	0,238	1,19
	Modelo nulo	4	493,24	2,05	0,359	0,201	
AES	g_{30m}	9	329,04	0,00	1,00	1,00	6395,81
	g_{0m}	9	345,83	16,79	$2,267 \times 10^{-4}$	0,00	1,45
	Modelo nulo	4	346,57	17,53	$1,563 \times 10^{-4}$	0,00	
PTAR	g_{30m}	9	156,11	0,00	1,00	0,963	70,71
	g_{0m}	9	163,74	7,63	0,022	0,021	1,56
	Modelo nulo	4	164,35	8,24	0,014	0,016	
SRUB	g_{30m}	9	210,95	0,00	1,00	0,995	2518,95
	g_{0m}	9	221,87	10,92	$4,248 \times 10^{-3}$	0,004	10,7
	Modelo nulo	4	226,61	15,66	$3,970 \times 10^{-4}$	0,00	
SMAG	g_{0m}	9	176,03	0,00	1,00	1,00	4736,36
	g_{30m}	9	192,77	16,74	$2,329 \times 10^{-5}$	0,00	1,10
	Modelo nulo	4	192,96	16,93	$2,111 \times 10^{-5}$	0,00	
ASPI	g_{30m}	9	635,14	0,00	1,00	1,00	$3,04 \times 10^6$
	Modelo nulo	4	657,25	22,11	$1,581 \times 10^{-5}$	0,00	48,01
	g_{0m}	9	665,00	29,86	$3,294 \times 10^{-7}$	0,00	
EALB	Modelo nulo	4	813,39	0,00	1,00	0,491	4,79
	g_{30m}	9	813,77	0,38	0,827	0,406	3,97
	g_{0m}	9	816,52	3,13	0,209	0,102	
TAED	g_{0m}	9	607,44	0,00	1,00	0,956	59,95
	g_{30m}	9	614,53	7,09	0,029	0,028	1,74
	Modelo nulo	4	615,63	8,19	0,017	0,016	

del norte de la Patagonia andina, la estructura de la vegetación de los bosques riparios manifestó los efectos de borde más evidentes en el estrato arbustivo, donde la cobertura de los arbustos disminuyó desde el borde de bosque hacia el bosque interior, mientras que la de la Caña Colihue mostró un aumento. A su vez, la cobertura del estrato herbáceo tendió a disminuir desde el borde de bosque hacia el bosque interior, mientras

que la del dosel arbóreo tendió a aumentar. En general, estos patrones se asemejan a los observados en el hemisferio norte (Doyle 1990; Harper & Macdonald 2001), aunque los patrones observados en la Caña Colihue son exclusivos de este estudio, ya que las cañas *Chusquea* constituyen un componente florístico dominante en el sotobosque de los bosques patagónicos, y en los bosques templados y boreales del hemisferio norte no se desarrollan matorrales densos de bambúes (Cabrera & Willink 1980; Veblen 1982).

Tabla 14. Resumen de los resultados del promediado de modelos para las variables respuesta (Y_i) comunitarias de las aves terrestres, ABU, RIQ y AES. Las variables explicatorias (X_i) se muestran en orden decreciente según su importancia relativa, se indica en el subíndice la distancia de la costa a la que se midieron (i.e., 0 m y 30 m), y se muestran en negrita cuando los límites del intervalo de confianza (95%) no incluye al cero. Ver epígrafe de Tabla 11 para abreviaturas y aclaraciones.

Y_i	X_i	Importancia relativa	β_i	\pm EE	Intervalo de confianza (95%)
ABU	Intercepto		3,500	0,200	(3,110, 3,886)
	BOS (2)*	0,89	0,135	0,123	(-0,108, 0,378)
	BOS (3)	0,89	0,422	0,123	(0,179, 0,665)
	ARBO _{30m}	0,37	-0,051	0,052	(-0,159, 0,043)
	VAM	0,25	-0,008	0,048	(-0,104, 0,087)
	ICH _{30m}	0,07	-0,108	0,062	(-0,231, 0,016)
	ICV _{30m}	0,06	0,093	0,063	(-0,030, 0,217)
RIQ	Intercepto		1,693	0,113	(1,469, 1,917)
	ICV_{0m}	0,78	0,097	0,040	(0,021, 0,172)
	ARBO_{0m}	0,73	-0,09	0,040	(-0,169, -0,012)
	VAM	0,14	-0,034	0,046	(-0,124, 0,057)
	ICH _{0m}	0,09	-0,073	0,049	(-0,170, 0,025)
	BOS (2)	0,05	0,097	0,154	(-0,207, 0,400)
	BOS (3)	0,05	0,103	0,123	(-0,140, 0,346)
AES	Intercepto		-0,417	0,321	(-1,054, 0,219)
	COL _{30m}	0,72	0,553	0,296	(-0,031, 1,136)
	ICV_{30m}	0,65	1,008	0,296	(0,423, 1,594)
	ICH_{30m}	0,43	-1,156	0,470	(-2,084, -0,228)
	VAM	0,37	-0,085	0,281	(-0,640, 0,469)

* BOS (1) fue la categoría de referencia.

En bosques riparios del hemisferio norte la complejidad vertical de la vegetación es mayor en el borde de bosque que en el bosque interior (Harper & Macdonald 2001). Sin embargo, en lagos del norte de la Patagonia el ICV no mostró patrones evidentes a lo largo del bosque ripario. La complejidad vertical de la vegetación, medida como el

Tabla 15. Resumen de los resultados del promediado de modelos para las variables poblacionales de las aves terrestres (Y_i), PTAR, SRUB, SMAG, ASPI, EALB y TAED. Ver epígrafe de Tabla 11 para explicaciones y abreviaturas de las variables explicatorias (X_i).

Y_i	X_i	Importancia relativa	β_i	\pm EE	Intervalo de confianza (95%)
PTAR	Intercepto		-1,651	0,341	(-2,327, -0,976)
	ICH_{30m}	0,68	-0,940	0,372	(-1,678, -0,203)
	COL _{30m}	0,46	0,302	0,295	(-0,280, 0,883)
	VAM	0,41	-0,265	0,259	(-0,779, 0,248)
	ICV_{30m}	0,34	0,666	0,29	(0,092, 1,240)
SRUB	Intercepto		-1,387	0,4	(-2,180, -0,596)
	COL _{30m}	0,65	0,659	0,374	(-0,078, 1,397)
	ICH_{30m}	0,61	-1,260	0,587	(-2,418, -0,101)
	ICV_{30m}	0,46	0,947	0,352	(0,250, 1,644)
	VAM	0,42	0,265	0,329	(-0,385, 0,916)
SMAG	Intercepto		-1,491	0,384	(-2,252, -0,731)
	ICV_{0m}	0,57	0,718	0,241	(0,242, 1,193)
	ICH_{0m}	0,52	-0,804	0,28	(-1,358, -0,250)
	VAM	0,40	-0,120	0,327	(-0,764, 0,525)
	COL _{0m}	0,37	-0,192	0,248	(-0,683, 0,298)
ASPI	Intercepto		1,302	0,254	(0,800, 1,804)
	BOS (2)*	0,98	0,320	0,226	(-0,127, 0,766)
	BOS (3)	0,98	1,022	0,217	(0,593, 1,451)
	VAM	0,56	-0,117	0,075	(-0,265, 0,031)
	ARBO _{30m}	0,39	0,046	0,085	(-0,121, 0,213)
	ICV _{30m}	0,14	0,197	0,124	(-0,047, 0,442)
	AMP	0,12	0,045	0,067	(-0,088, 0,177)
EALB	Intercepto		2,898	0,163	(2,576, 3,220)
	BOS (2)	0,98	0,082	0,133	(-0,181, 0,346)
	BOS (3)	0,98	0,404	0,115	(0,176, 0,632)
	ARBU_{30m}	0,70	-0,081	0,04	(-0,159, -0,002)
	VAM	0,55	0,078	0,047	(-0,016, 0,171)
	ARBO _{30m}	0,28	-0,017	0,056	(-0,128, 0,093)
	ICV _{30m}	0,06	0,068	0,063	(-0,056, 0,192)
TAED	Intercepto		1,707	0,340	(1,034, 2,379)
	BOS (2)	0,69	-0,015	0,318	(-0,645, 0,615)
	BOS (3)	0,69	-0,440	0,364	(-1,159, 0,280)
	ARBU _{0m}	0,53	0,138	0,108	(-0,076, 0,352)
	VAM	0,50	0,061	0,152	(-0,240, 0,361)
	ICH_{0m}	0,46	0,363	0,166	(0,035, 0,691)
	ICV_{0m}	0,41	0,335	0,149	(0,040, 0,629)

* BOS (1) fue la categoría de referencia.

número de estratos, podría haberse mantenido constante a lo largo del bosque ripario porque los cambios en los tres estratos principales de vegetación se compensan: cuando

la cobertura de los arbustos y las hierbas disminuye desde el borde de bosque hacia el bosque interior, la cobertura de Caña Colihue y del dosel arbóreo aumentan. A su vez, en bosques riparios del hemisferio norte, la complejidad horizontal de la vegetación también sería mayor en el borde de bosque que en el bosque interior (Gates & Giffen 1991; LaRue et al. 1995). En lagos del norte de la Patagonia andina, el ICH tampoco mostró patrones evidentes de variación a lo largo del bosque ripario.

Se ha sugerido que la variación observada en la estructura de la vegetación a lo largo del ecotono ripario podría deberse a que el borde de bosque y la vegetación adyacente están más expuestos que el bosque interior a los vientos del lago, a los rayos del sol y a disturbios periódicos tales como los cambios en el nivel del agua (Kupfer & Malanson 1993; Harper & Macdonald 2001). Así, la costa y el borde del bosque ripario se pueden describir como un área disturbada donde está ocurriendo una sucesión autogénica secundaria (Begon et al. 1999), pero dado que la comunidad vegetal de la costa y los terrenos adyacentes sufre disturbios periódicos y catastróficos, nunca alcanzaría un estado estable de la sucesión ecológica (Veblen et al. 1979, 1980). Este esquema permite explicar los patrones de variación espacial observados en la estructura de la vegetación a lo largo del bosque ripario. Sin tener en cuenta las plantas afines a los suelos saturados con agua, en la costa y el borde de bosque se observan más plantas pioneras de los estadios sucesionales más tempranos, tales como hierbas anuales y arbustos (Begon et al. 1999), mientras que en el interior del bosque ripario se observan más árboles del género *Nothofagus* y matorrales densos de Caña Colihue, que caracterizan estadios sucesionales más tardíos de los bosques patagónicos (Veblen et al. 1979, 1980; Veblen 1982).

Efectos de borde y patrones en el uso de los bosques riparios por las aves terrestres

A lo largo de la Patagonia andina, desde el norte de la región hasta el archipiélago fueguino, el Fiofío y el Rayadito parecieran ser dos de las aves terrestres dominantes de los bosques patagónicos (Ralph 1985; Willson et al. 1994; Estades 1997; Anderson & Rozzi 2000; Vergara & Simonetti 2004). En los bosques riparios estudiados, éstas también fueron las especies más comunes y abundantes, confirmando su ubicuidad en el ensamble de aves terrestres de los bosques de la región. La abundancia relativa de la Ratona varía a lo largo de la Patagonia andina (Ralph 1985; Estades 1997; Anderson & Rozzi 2000), pero en los bosques riparios estudiados fue frecuente y también representó una de las especies dominantes. Dentro del gremio de aves especialistas del sotobosque,

el Chucao fue la especie más común y abundante de los bosques riparios, tal como se ha observado en el interior de los bosques patagónicos (Vuilleumier 1972; Sieving et al. 2000; Reid et al. 2004; Amico et al. 2008). Le siguieron el Churrín y el Huet-huet, aunque fueron más raras y escasas que otras aves terrestres. Tal como se sugiere para los bosques patagónicos en Argentina (Ridgely & Tudor 1994b; Sieving et al. 2000; Reid et al. 2004), en los bosques riparios el Colilarga fue un miembro raro de este gremio, mientras que el Churrín Grande *Eugralla paradoxa* ni siquiera fue registrado.

En relación con los cambios de la vegetación observados a lo largo del ecotono ripario, en el bosques del hemisferio norte también se han observado diferencias en la composición, la riqueza y la abundancia de los ensambles de aves terrestres, revelando a su vez la existencia de algunas especies que se asocian al borde de bosque y de otras especies que lo evitan (Gates & Giffen 1991; LaRue et al. 1995). Aunque, el diseño de este estudio permitió observar efectos de borde en la vegetación, los efectos de borde sobre las aves terrestres son inferidos indirectamente en función de las asociaciones de hábitat. Sin embargo, los resultados sugieren patrones interesantes que tienen apoyo empírico y teórico.

La variación en la abundancia del Huet-huet, el Chucao y el Rayadito fue mejor explicada por la variación de la vegetación del bosque interior. El Rayadito puede usar bordes de bosque y matorrales, pero es una de las pocas especies dominantes del bosque interior (Vuilleumier 1972, 1985; Anderson & Rozzi 2000), y se asocia a bosques de *Nothofagus* con un sotobosque denso de cañas (Ralph 1985; Altamirano et al. 2012). El Huet-huet y el Chucao se asocian fuertemente a la vegetación densa del sotobosque y son reacios a salir del interior del bosque (Sieving et al. 2000; Reid et al. 2004; Castellón & Sieving 2006). Así, aunque estas especies pueden observarse en el borde del bosque ripario o incluso en el suelo de la costa (JM Girini, obs. pers.), su nicho ecológico estaría más asociado al ambiente del bosque interior que al del borde de bosque.

La variación en la abundancia del Churrín y la Ratona fue mejor explicada por las variación de la vegetación en el borde del bosque ripario, sugiriendo que estas especies se asociarían más a este tipo de hábitat. De hecho, en el ecotono bosque-estepa del norte de la Patagonia andina, los churrines usan juncales y bosques riparios de salicáceas que crecen en los márgenes de ríos y lagunas, y en costas de los lagos nor-patagónicos pueden observarse ratonas yendo y viniendo entre el borde de bosque y los juncales adyacentes (JM Girini, obs. pers.). Al parecer, las aves asociadas a matorrales usan más

el borde del bosque ripario que el interior del bosque (LaRue et al. 1995). El Churrín es el miembro del gremio de aves especialistas del sotobosque con más tendencia a salir del bosque (Krabbe & Schulenberg 2003; Castellón & Sieving 2006), y usa el bosque interior tanto como los bordes de bosque y los matorrales (Vuilleumier 1985; Ridgely & Tudor 1994b). Por su parte, la Ratona usa una gran variedad de tipos de hábitat, principalmente matorrales y bordes de bosque (Ridgely & Tudor 1994a; Kroodsma & Brewer 2005), y en los bosques fragmentados de Patagonia es más abundante en los bordes que en el interior de los bosques (Willson et al. 1994; Anderson & Rozzi 2000). Dado que la Ratona es un ave que coloniza rápidamente bosques disturbados (Willson et al. 1994; Kroodsma & Brewer 2005), estaría más asociada a la vegetación del borde del bosque ripario porque allí la comunidad vegetal del ecotono ripario, continuamente disturbada por factores físicos, se encuentra en estadios sucesionales más tempranos.

Aunque las variables medidas en el bosque interior explicaron mejor la variación en la abundancia del Fiofío, el modelo nulo resultó ser el más parsimonioso, sugiriendo que esta especie usa de forma indiscriminada la vegetación de todo el bosque ripario. De hecho, los fiofíos pueden perchar en juncales o ramas inclinadas sobre el lago para cazar insectos que vuelan cerca de la superficie del agua (JM Girini, obs. pers.). La mayor asociación con la vegetación del bosque interior podría deberse al efecto negativo que tuvo la cobertura de arbustos sobre su abundancia, dominantes en el estrato arbustivo del borde de bosque. El Fiofío es la única especie de los bosques patagónicos que es migratoria (Brown et al. 2007), pero domina los ensambles de aves de una gran variedad de tipos de hábitat, incluyendo el bosque interior, los bordes de bosque y el ecotono bosque-estepa (Vuilleumier 1985; Willson et al. 1994; Anderson & Rozzi 2000). El hecho de que use y domine los ensambles de aves en distintos tipos de hábitat, incluyendo los bosques riparios, podría reflejar la presencia de factores extrínsecos al tipo de hábitat como señales de selección de hábitat (e.g., rutas de migración, características del paisaje), que se encuentran en el primer orden del proceso jerárquico de toma de decisiones en los Passeriformes migratorios (Hutto 1985).

A nivel de comunidades, en bosques del hemisferio norte la riqueza y la abundancia de los ensambles de aves terrestres son mayores en el borde del bosque ripario que en el bosque interior. Esto sería explicado por la hipótesis de la heterogeneidad de hábitat, ya que la vegetación del borde del bosque ripario ha mostrado mayor complejidad y debería ofrecer más variedad de recursos (Doyle 1990; LaRue et al. 1995). Tal como se predice a partir de estas hipótesis, en este estudio la riqueza específica del ensamble de

aves terrestres fue mejor explicada por las variables medidas en el borde de bosque, pero no se observaron diferencias en la complejidad estructural de la vegetación entre borde e interior del bosque ripario que den cuenta de este patrón. A su vez, la abundancia total del ensamble fue mejor explicada por las variables medidas en el bosque interior, pero esto no es lo que se predice a partir de los patrones observados en otras regiones.

Estas asociaciones podrían deberse a particularidades de las comunidades vegetales y de la avifauna de los bosques patagónicos, que los distinguen de bosques templados del hemisferio norte. En primer lugar, tanto en el norte de la Patagonia andina (Vuilleumier 1972) como en el sur (Vuilleumier 1998; Anderson & Rozzi 2000), la abundancia y la riqueza de aves terrestres son mayores en las áreas abiertas que en el interior de los bosques (ver Ralph 1985). Así, el borde del bosque ripario representaría un ecotono que puede ser usado por aves de bosque y de áreas más abiertas. En segundo lugar, el sotobosque está dominado por bambúes del género *Chusquea*, ofreciendo refugio, sitios de nidificación y alimento para algunas aves endémicas de los bosques patagónicos que habitan en el interior del bosque, pero que no es usado por la gran mayoría de las aves que habitan la Patagonia andina (Ralph 1985; Reid et al. 2004; Altamirano et al. 2012). La menor cobertura de Caña Colihue en el borde del bosque ripario, así como la mayor cobertura de hierbas y arbustos que pueden ser usados por una gran variedad de aves terrestres de la región, también da cuenta de la mayor riqueza de aves en este tipo de hábitat.

En tercer lugar, dentro de la avifauna de los bosques patagónicos se pueden identificar tres gremios de Passeriformes: (a) 4-5 suboscines endémicos que usan exclusivamente el sotobosque; (b) 3 suboscines, incluyendo el Rayadito y el Fiofío, que dominan el interior del bosque y usan distintos estratos de vegetación, pero que también pueden usar los bordes de bosque y el ecotono; y (c) varios oscines que usan los bordes de bosque y las áreas abiertas adyacentes, pero que nunca dominan el interior del bosque (Vuilleumier 1985; Willson et al. 1994; Anderson & Rozzi 2000). El efecto de borde observado en la riqueza y la abundancia de aves terrestres también podría deberse a que todos estos grupos de Passeriformes pueden usar el borde de bosque ripario, pero las especies dominantes de los bosques riparios están más asociadas a la vegetación del bosque interior –i.e., Rayadito y Fiofío–, mientras que las especies menos abundantes y comunes de los bosques riparios no usarían el bosque interior (Figura 18).

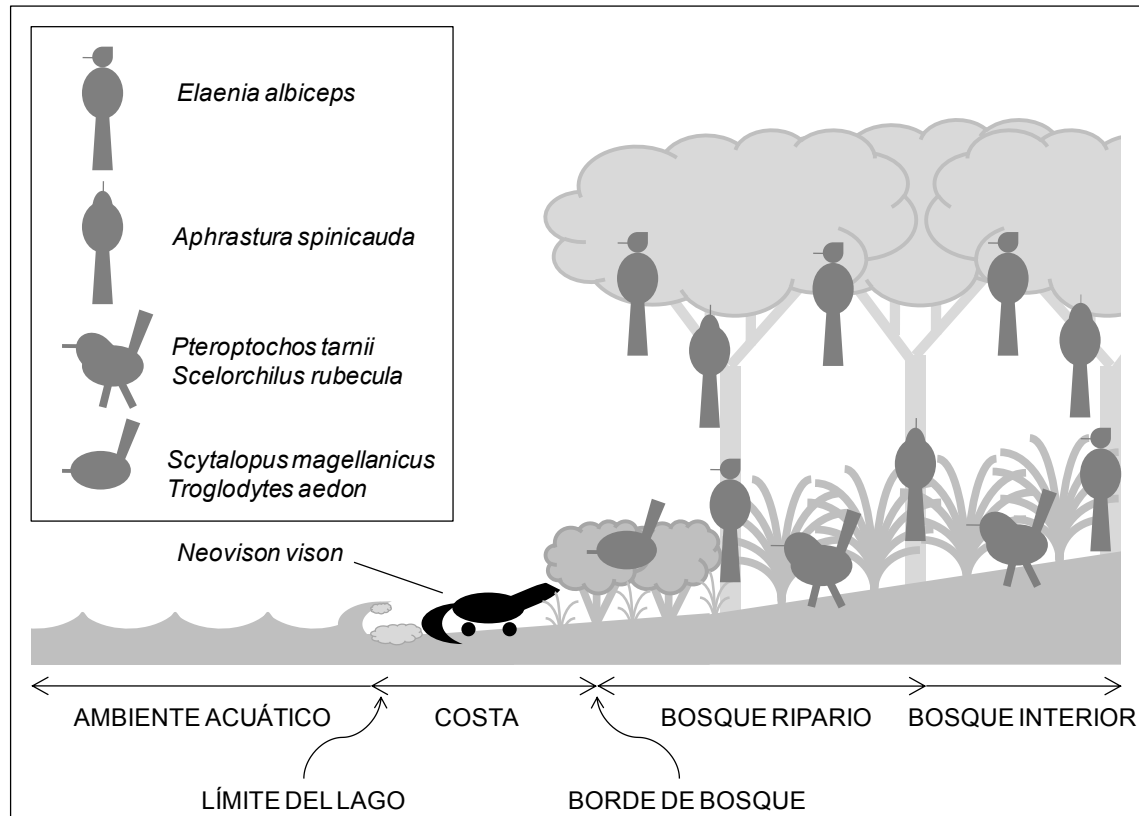


Figura 18. Modelo del sistema de estudio, mostrando la relación entre la estructura de la vegetación y el uso del bosque ripario por las aves terrestres más comunes de los bosques patagónicos en el norte de la Patagonia andina.

Por último, se ha sugerido que la composición de la comunidad vegetal podría tener un efecto ecológico significativo sobre las aves terrestres de los bosques patagónicos. Los bosques altos de *Nothofagus* albergaron ensamblajes de aves terrestres más abundantes, lo cual estuvo relacionado a que sostuvieron poblaciones más abundantes de Rayadito y Fiofio, las especies más abundantes. Esto podría deberse a que el Coihue *N. dombeyi* y el Roble Pellín *N. obliqua*, que dominaron los bosques altos de *Nothofagus* en este estudio, serían importantes para aves insectívoras como rayaditos y fiofios (Ralph 1985; Estades 1997). Por otro lado, las aves especialistas de sotobosque se asociarían fuertemente a bambúes del género *Chusquea* (Reid et al. 2004; Vergara & Simonetti 2006; Amico et al. 2008), pero en el bosque ripario la cobertura de Caña Colihue no tuvo un efecto estadístico evidente sobre este gremio de aves. Es probable que en el bosque ripario, la cobertura total del estrato arbustivo tenga un efecto más evidente sobre la abundancia de las aves especialistas de sotobosque que la cobertura de las cañas en particular, debido a que los requerimientos de protección de estas especies pueden

ser satisfechos por matorrales densos de arbustos (Castellón & Sieving 2006; Moreno et al. 2013; VS Ojeda, CONICET, com. pers.).

La heterogeneidad de la vegetación en el bosque ripario y las aves terrestres

La hipótesis de la heterogeneidad de hábitat es central en ecología (Tews et al. 2004), y predice una relación positiva entre la diversidad o abundancia de un ensamble de aves terrestres, y la complejidad de la vegetación en un bosque templado (MacArthur & MacArthur 1961; MacArthur et al. 1962). Sin embargo, en los bosques del norte de la Patagonia andina, la riqueza específica y la abundancia de aves terrestres parecieran disminuir a medida que la complejidad vertical en la estructura de la vegetación se incrementa (Vuilleumier 1972; Ralph 1985). En este estudio, se observó que el ICV tuvo un efecto estadístico positivo sobre la riqueza del ensamble de aves en el bosque ripario, respetando los patrones observados en bosques templados del hemisferio norte (MacArthur & MacArthur 1961; Poulsen 2002; Chettri et al. 2005), y confirmando la hipótesis de la heterogeneidad de hábitat para los bosques riparios de la región. En bosques de *Nothofagus* del centro de Chile también se han observado los patrones predichos a partir de esta hipótesis (Estades 1997), por lo que la anomalía observada previamente en los bosques patagónicos no sería una generalización para todos los bosques de la región.

A nivel de poblaciones, la presencia y cobertura de los estratos de vegetación que usa cada especie de ave determinaría su ocurrencia y abundancia, por lo que el incremento en la complejidad horizontal y vertical debería estar asociado a un aumento en la abundancia de distintas especies (MacArthur et al. 1962). Sin embargo, la complejidad horizontal del bosque puede tener efectos negativos sobre los ensambles de aves cuando es percibida por éstas como fragmentación o destrucción del hábitat (Tews et al. 2004). En este estudio, el ICV tuvo un efecto positivo sobre la abundancia de las aves especialistas del sotobosque, mientras que el ICH tuvo un efecto negativo. Dado que estas especies viven en los estratos bajos del bosque, son vulnerables a los depredadores nativos y requieren de una vegetación compleja verticalmente pero homogénea horizontalmente para protegerse (Sieving et al. 2000; Reid et al. 2004; Castellón & Sieving 2006). Por otro lado, tanto el ICV como el ICH tuvieron efectos positivos sobre la abundancia de la Ratona, una especie que además de usar matorrales y bordes de bosque se ve favorecida por el incremento de la complejidad horizontal en la vegetación

y coloniza rápidamente bosques disturbados y claros de bosque (Willson et al. 1994; Kroodsma & Brewer 2005).

¿Efectos del Visón Americano sobre las aves terrestres del norte de la Patagonia andina?

En el sur de la Patagonia, las aves son las presas más importantes para el Visón durante la época reproductiva, siendo los paseriformes el taxón más depredado dentro de las aves (Schüttler et al. 2008; Ibarra et al. 2009). Allí, aunque se ha sugerido que los paseriformes que nidifican cerca del suelo serían los más vulnerables (Schüttler et al. 2008; Maley et al. 2011), el Rayadito y la Ratona –dos aves que nidifican en cavidades naturales a baja o mediana altura– han sido los únicos paseriformes identificados como presas de los visones (Ibarra et al. 2009). En el norte de la Patagonia andina, el Visón también depreda paseriformes que habitan el bosque, incluyendo especies que nidifican en cavidades –e.g., Huet-huet, Rayadito y Ratona–, así como otras especies que nidifican en el follaje de arbustos y árboles –e.g., Fiofio y Zorzal Patagónico– (ver Capítulo 4). Esto justifica la preocupación por el impacto del Visón sobre las aves terrestres de los bosques patagónicos, incluyendo aquellas que nidifican en cavidades, tales como los rinocriptidos (Willson et al. 2001; De Santo et al. 2002). Este es el primer estudio sistemático que evalúa el impacto del Visón exótico sobre los ensamblajes y poblaciones de aves terrestres de la Patagonia.

A lo largo del ecotono en ambientes terrestres se pueden manifestar efectos de borde antagónicos. Por un lado, los ecotonos en general y los bosques riparios en particular son áreas de mayor complejidad estructural y productividad que el interior de los tipos de hábitat adyacentes, ofreciendo más recursos para las aves y otros organismos que habitan allí (Cody 1985; Doyle 1990; LaRue et al. 1995). Sin embargo, los bordes de bosque en general no ofrecerían sitios de nidificación apropiados para las aves debido a la mayor incidencia de la depredación de nidada con respecto al interior del bosque (Andrén & Anglestam 1988; Chalfoun et al. 2002). En el caso de los bosques riparios, se ha sugerido que el Visón podría afectar la supervivencia y el éxito reproductivo de las aves terrestres que nidifican en el borde de bosque (Gates & Giffen 1991), tal como se presume en la Patagonia andina (Willson et al. 2001; De Santo et al. 2002). Sin embargo, en este estudio no se evidenció un efecto ecológico negativo de la abundancia de visones sobre distintas variables de los ensamblajes y poblaciones de aves terrestres.

Estos resultados pueden deberse a dos razones. En primer lugar, el tamaño del efecto ecológico del Visón sobre el número de especies, la abundancia de aves terrestres y los patrones de uso de hábitat puede ser demasiado pequeño como para ser evidenciado con el tamaño de la muestra de este estudio. Un fenómeno biológico es afectado por una miríada de factores con efectos de distinto tamaño, y a medida que el tamaño de los efectos es más pequeño, más grande debe ser el tamaño de la muestra para poder detectarlo mediante el enfoque de la teoría de la información (Burnham & Anderson 2002). En segundo lugar, podría existir un efecto ecológico del Visón sobre otras propiedades de las poblaciones de aves terrestres que en este estudio no fueron evaluadas. Dado que la abundancia de una especie por sí sola no permite evaluar la calidad de un tipo de hábitat (Doyle 1990), futuros estudios que evalúen el efecto de los visones sobre las aves terrestres deben tener en cuenta otras variables poblacionales que den cuenta de la variación en el éxito reproductivo, la demografía y la dispersión.

Conclusiones: viejas hipótesis para explicar nuevos patrones

El diseño de este estudio admitió la complejidad de las comunidades y los resultados permitieron comprender el uso de los bosques riparios por las aves terrestres en el norte de la Patagonia andina. La variación de la vegetación del bosque ripario puede explicarse por la teoría de la sucesión ecológica y permite visualizar al ecotono ripario como un área periódicamente disturbada donde las comunidades nunca alcanzan un estado estable. El borde del bosque ripario, dominado por vegetación de estadios sucesionales más tempranos, sería usado por una gran diversidad de aves, incluyendo paseriformes pioneros que se asocian a tipos de hábitat más abiertos y colonizan los bosques disturbados. Por su parte, el bosque interior, dominado por vegetación de estadios sucesionales más tardíos, sería usado por unos pocos suboscines que se asocian a cañas y *Nothofagus*, característicos de los bosques patagónicos. La heterogeneidad vertical de la vegetación tendría un efecto ecológico positivo sobre la riqueza específica del ensamble de aves, mientras que la heterogeneidad horizontal tendría un efecto negativo sobre el gremio de aves especialistas del sotobosque, que necesitan una vegetación compleja pero ininterrumpida para protegerse. A pesar de depredar aves terrestres, el Visón tendría un efecto ecológico débil sobre los patrones de uso de hábitat observados en los paseriformes nativos. Los bosques riparios de la Patagonia andina constituyen comunidades distintivas donde sus particularidades pueden explicarse por viejas hipótesis ornitológicas y ecológicas.

Capítulo 6. ¿Cambios en los ensamblajes y poblaciones de aves acuáticas ante la invasión del Visón Americano en un Parque Nacional del norte de la Patagonia andina, Argentina?

Sobre la nieve natatoria una larga pregunta negra. Cisne, en Arte de Pájaros de Pablo Neruda (1973).

Teniendo en cuenta los problemas de conservación ocasionados por las especies exóticas invasoras en general y por el Visón en particular, la pregunta que se plantea en este capítulo es: ¿cuál es el efecto ecológico del Visón sobre las aves acuáticas del norte de la Patagonia andina? El Visón es un carnívoro generalista y oportunista, y se ha observado que los depredadores introducidos con este tipo de dieta pueden causar un impacto directo no solo en las poblaciones de presas nativas, sino también en las comunidades invadidas (Ogutu-Ohwayo 1990; Witte et al. 1992; Fritts & Rodda 1998; Wiles et al. 2003). Así, la hipótesis de trabajo afirma que la depredación del Visón causa un efecto ecológico negativo sobre las poblaciones y ensamblajes de aves nativas, y el objetivo es evaluar el efecto ecológico del Visón sobre las aves acuáticas del norte de la Patagonia andina a nivel de comunidades y de poblaciones. Para ello, se llevó a cabo un estudio observacional en lagos pequeños y medianos del PN Lanín durante la época reproductiva de las aves.

Los trabajos de Peris et al. (2009) y Pescador et al. (2012) (de ahora en adelante, “Peris y Pescador”) plantearon el mismo problema de investigación y llevaron a cabo un estudio observacional en la misma área protegida, comparando ensamblajes y poblaciones de aves acuáticas entre lagos con y sin visones. Observaron que la riqueza específica y la abundancia de aves acuáticas eran menores en lagos con visones, y que la mayoría de las especies eran más abundantes en sitios sin visones, concluyendo que el Visón podría causar un impacto sobre las aves acuáticas de la región. Sin embargo, sus resultados no pudieron ser concluyentes debido a distintas limitaciones: es un estudio correlacional y no puede demostrar por sí solo que el Visón es el agente causal de los patrones de uso de hábitat observados en las aves acuáticas (Fasola et al. 2011; ver Park 2004); y no se eliminaron ni controlaron factores ambientales que también podrían explicar dichos patrones (Park 2004; Roesler 2015; ver Ferreras & Macdonald 1999).

De esta forma, existe aún poca comprensión acerca del efecto ecológico del Visón sobre la biodiversidad nativa de la Patagonia, y tampoco hay resultados sólidos que fundamenten prácticas de manejo tales como el control de esta especie exótica (Fasola et al. 2011; Valenzuela et al. 2016). En este sentido, se han hecho distintas sugerencias que se podrían tener en cuenta en estudios observacionales para mejorar el estado del conocimiento sobre este problema de investigación. Peris et al. (2009) remarcaron la necesidad de investigar la relación entre la abundancia del Visón y la abundancia de las aves acuáticas. Fasola et al. (2011) sugirieron que debían realizarse más estudios sistemáticos del impacto del Visón en los frentes de dispersión en Patagonia continental, incluyendo el frente norte que se encuentra en la zona del PN Lanín. Y Valenzuela et al. (2013a) recomendaron que se tuviera en cuenta el contexto ecológico de las poblaciones de las presas.

Teniendo en cuenta estas críticas y sugerencias, este estudio observacional eliminó factores de confusión durante la selección de los sitios de estudio, tuvo en cuenta factores ambientales que explican patrones de uso de hábitat por aves acuáticas, y relacionó la abundancia del Visón con distintas variables comunitarias y poblacionales de las aves acuáticas del PN Lanín. En este sentido, buscó apoyar las conclusiones alcanzadas por los trabajos previos de Peris y Salvador, superando algunas de sus limitaciones.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El área de estudio fue descrita en el Capítulo 3. Los sitios de estudio fueron: lagos Pulmarí, Rucachoroi y Quillén, sin visones; y laguna Huaca Mamuil y lagos Curruhué Chico, Queñi y Filo Hua Hum, con visones (Tabla 16; Figura 19). Para determinar las costas que se podían transitar a pie y seleccionar las unidades de muestreo, se usó la misma metodología descrita en el Capítulo 5.

Especies focales

Dentro de la Familia Podicipedidae (Orden Podicipediformes), los macáes Común *Rollandia rolland* y Grande *Podiceps major* son las especies más comunes en el norte de la Patagonia andina (Christie et al. 2004; Pescador & Peris 2009). El Macá Común es un podicipédido de pequeño tamaño que tiene amplia distribución en el sur de Sudamérica, se reproduce en pantanos, lagunas someras y márgenes vegetados de lagos,

y se alimenta de peces y artrópodos acuáticos cerca de la costa (Limona & del Hoyo 1992). El Macá Grande es el podicipédido más grande del mundo y también se distribuye en el sur de Sudamérica. En Patagonia, se reproduce en ríos lentos y lagos grandes con abundante vegetación acuática –especialmente en áreas boscosas–, y se alimenta principalmente de peces que busca en aguas abiertas o entre la vegetación acuática emergente (Blake 1977; Limona & del Hoyo 1992). Estas especies nidifican en el agua y construyen una plataforma flotante hecha de plantas acuáticas anclada a la vegetación emergente (Limona & del Hoyo 1992). Son comunes a lo largo de su distribución y su estatus de conservación es de preocupación menor a nivel internacional (Birdlife International 2017a) y no amenazadas a nivel nacional (López-Lanús et al. 2008).

Tabla 16. Sitios de estudio y sus características. VAM = presencia (+) y ausencia (–) de Visón Americano *Neovison vison*. Para el tipo de hábitat terrestre (“bosque” y “mallín o vega”), entre paréntesis se señala el número de transectas por categoría.

Sitio	Coord. geográficas	Área (ha)	VAM	n	Tipo de hábitat terrestre
Lago Pulmarí	39,115°S, 71,104°O	395,7	-	4	Bosque (2) + Mallín (2)
Lago Rucachoroi	39,235°S, 71,186°O	593,1	-	5	Bosque
Lago Quillén	39,381°S, 71,236°O	4232,7	-	7	Bosque
Laguna Huaca Mamuil	39,547°S, 71,395°O	42,6	+	2	Bosque
Lago Curruhué Chico	39,909°S, 71,343°O	78,4	+	3	Bosque (2) + Mallín (1)
Lago Queñi	40,159°S, 71,713°O	708,3	+	9	Bosque (7) + Mallín (2)
Lago Filo Hua Hum	40,496°S, 71,305°O	722,6	+	8	Bosque (5) + Mallín (3)

Dentro de la Familia Anatidae (Orden Anseriformes), las especies más abundantes en el norte de la Patagonia andina son el Cauquén Real *Chloephaga poliocephala*, el Pato Overo *Anas sibilatrix*, el Pato Barcino *A. flavirostris*, y el Pato Maicero *A. georgica* (Christie et al. 2004; Pescador & Peris 2009). El Cauquén Real se reproduce en la Patagonia andina y fuera de la época reproductiva migra al sur de la provincia de Buenos Aires (Carboneras 1992). Habita ríos y lagos de áreas boscosas, se alimenta en pastizales secos, y nidifica en huecos de árboles o en el suelo, entre pastos altos o debajo de arbustos tupidos (Carboneras 1992; Jaramillo 2005; Altamirano et al. 2012). A nivel internacional, el estatus de conservación es de preocupación menor (BirdLife International 2017a), pero a nivel nacional se encuentra amenazado (López-Lanús et al. 2008).

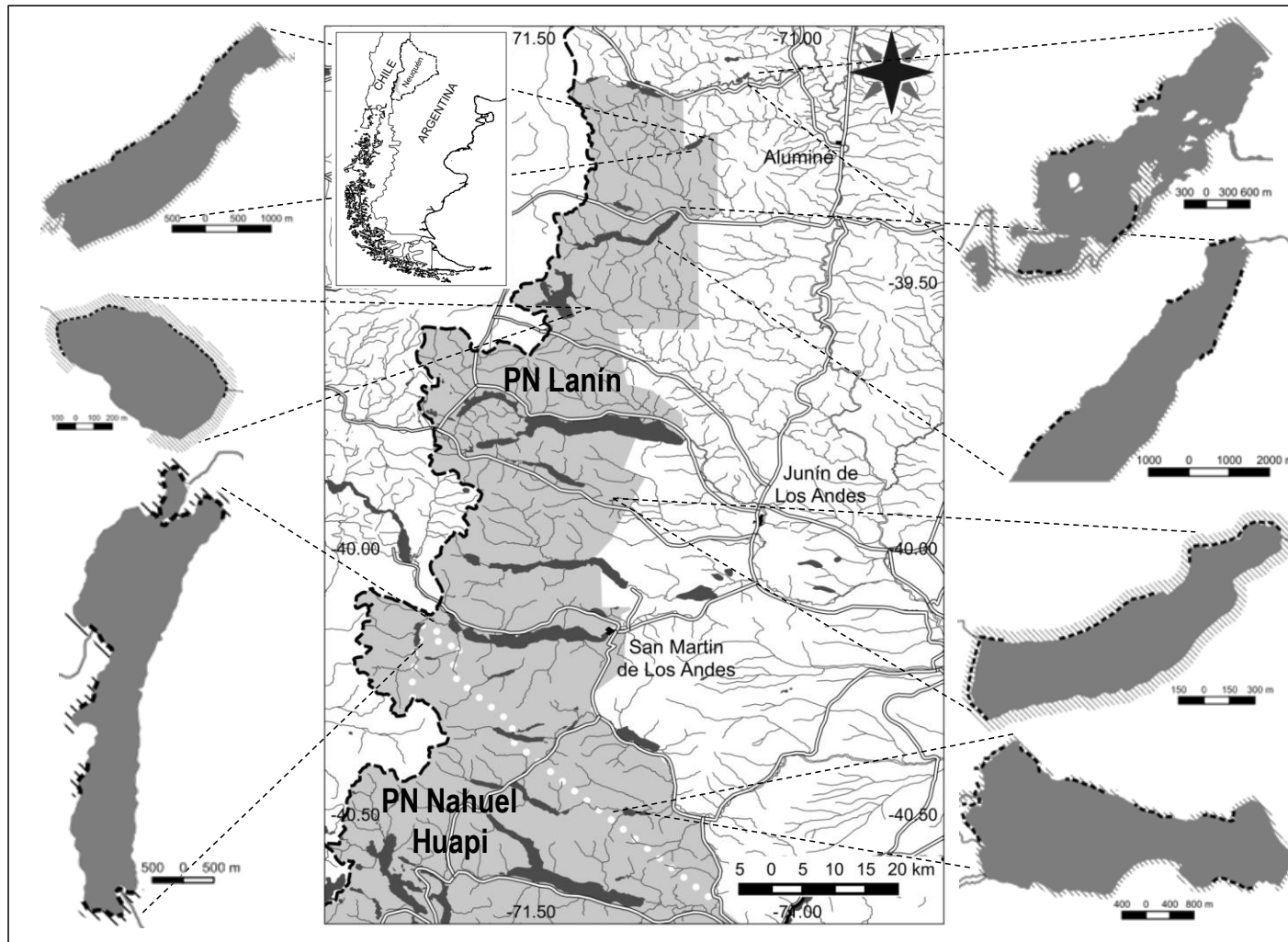


Figura 19. Mapa del área de estudio, mostrando los sitios de estudio, las costas transitables (barrado oblicuo), y las transectas (líneas interrumpidas) donde se muestrearon aves acuáticas en las temporadas reproductivas de los períodos 2013-14, 2014-15 y 2015-16.

Los patos Overo, Barcino y Maicero tienen una amplia distribución en el sur de Sudamérica, y las poblaciones más australes migran hacia el norte fuera de la época reproductiva (Carboneras 1992). Son patos de superficie que habitan lagos, lagunas y pantanos (aunque los patos Barcino y Maicero también usan ríos lentos), y se asocian principalmente a tipos de hábitat abiertos tales como vegas y mallines. Se alimentan de plantas e invertebrados acuáticos que buscan y filtran en aguas someras, chapuceando o hundiendo la cabeza, pero nunca buceando. Nidifican en el suelo cerca de la costa, aunque el Pato Barcino también puede anidar en cavidades de árboles (Carboneras 1992; Jaramillo 2005). Son comunes y abundantes a lo largo de su distribución, y su estatus de conservación es de preocupación menor a nivel internacional (BirdLife International 2017a) y no amenazados a nivel nacional (López-Lanús et al. 2008).

La Gallareta Ligas Rojas *Fulica armillata* (Familia Rallidae, Orden Gruiformes) es una de las aves acuáticas más abundantes y frecuentes en el norte de la Patagonia andina (Christie et al. 2004; Jaramillo 2005; Pescador & Peris 2009). Se distribuye en el sur de Sudamérica y habita ambientes dulceacuícolas con abundante vegetación emergente, tales como pantanos, lagunas y márgenes vegetados de grandes lagos (Taylor 1996; Jaramillo 2005). Se alimenta de plantas acuáticas e invertebrados que busca en la superficie o debajo del agua, y nidifica en el agua sobre un montículo de ramas o juncos anclado a la vegetación acuática emergente (Taylor 1996). Es común y abundante a lo largo de su distribución, y su estatus de conservación es de preocupación menor a nivel internacional (BirdLife International 2017a) y no amenazada a nivel nacional (López-Lanús et al. 2008).

El Tero Común *Vanellus chilensis* (Familia Charadriidae, Orden Charadriiformes) también es una de las especies más comunes en lagos y lagunas del norte de la Patagonia andina (Christie et al. 2004; Pescador & Peris 2009). Habita áreas abiertas del sur de Sudamérica y se asocia a humedales tales como vegas y mallines (Wiersma 1996), aunque en la Patagonia andina además de habitar estepas y pastizales también puede observarse en bordes y claros de bosque (Vuilleumier 1985), e incluso márgenes de lagos y ríos (Jaramillo 2005; JM Girini obs. pers.). Durante la época reproductiva se lo observa en parejas o grupos familiares de 3-5 miembros, y se alimenta de invertebrados que busca en el suelo (Piersma 1996; Wiersma 1996). Las nidadas son de 3-4 huevos que pone en un nido rudimentario construido sobre depresiones del suelo, generalmente muy cerca del agua (Wiersma 1996). Es muy común a lo largo de su distribución y su estatus de conservación es de preocupación menor a nivel

internacional (Birdlife International 2017a) y no amenazada a nivel nacional (López-Lanús et al. 2008).

La Remolinera Araucana *Cinclodes patagonicus* (Orden Passeriformes, Familia Furnariidae) es un ave terrestre asociada humedales, se distribuye a lo largo de la Patagonia andina y habita costas rocosas de lagos y ríos en los bosques patagónicos y el ecotono con la estepa (Vuilleumier 1985; Ridgely & Tudor 1994b; Remsen 2003). Sola, en pareja o en pequeños grupos familiares, se alimenta de invertebrados que captura en el fango, las rocas o la hojarasca de la costa (Ridgely & Tudor 1994b; Remsen 2003). Nidifica en túneles excavados en barrancos, en grietas de rocas, y en cavidades naturales de árboles (Remsen 2003; JM Girini obs. pers.). El estatus de conservación de la especie es de preocupación menor a nivel internacional (BirdLife International 2017a) y no amenazada a nivel nacional (López-Lanús et al. 2008).

Muestreo de aves acuáticas

Durante la primavera y el verano australes (i.e., octubre – febrero), para los períodos 2013-14, 2014-15 y 2015-16, se realizaron muestreos de ensambles de aves acuáticas y poblaciones de las especies focales mediante el método de la transecta lineal de ancho fijo. Las transectas tuvieron 500 m de longitud, se ubicaron de forma aleatoria sistemática en las costas transitables, y se distanciaron entre sí por al menos 250 m, la distancia mínima que se necesita para evitar dobles conteos en áreas abiertas (Bibby et al. 1992). Así, se contó con un total de 38 transectas que abarcaron los distintos tipos de hábitat terrestre (i.e., bosque y mallín o vega) en función de la disponibilidad de éstos ambientes en el área de estudio (Tabla 16; Figura 19). Cada transecta se recorrió a 2 km/h aproximadamente en un promedio de 26 minutos (rango 15-45 minutos), identificando, contando y registrando lo más exactamente posible todas las aves acuáticas –incluyendo teros y remolineras– detectadas en el ambiente ripario –i.e., la costa y el ambiente terrestre hasta los 30 m desde el borde de costa–, y en el ambiente acuático, desde la línea de crecida del lago hasta los 250 m aguas adentro.

Para abarcar toda la variación temporal que se puede observar a lo largo de la temporada reproductiva, cada transecta se visitó tres veces por temporada (Sutherland et al. 2005): (1) durante la primavera austral (noviembre – diciembre), que corresponde al período de establecimiento de territorios y nidificación de las aves acuáticas; (2) durante el verano temprano (diciembre – enero), el período de cría de pichones; y (3) durante el verano tardío (febrero), el período post-reproductivo (Peris et al. 2009). Para

estandarizar las principales fuentes de sesgo o error del muestreo, el mismo observador visitó todas las transectas entre las 8:00 y las 11:00 hs en mañanas sin neblina, viento ni lluvia (Bibby et al. 1992; Peris et al. 2009). Por problemas con los supuestos de la metodología, especies crípticas, tímidas y escondidizas –que son típicamente detectadas cuando el observador las espanta mientras recorre una transecta–, fueron excluidas de los análisis.

Muestreo de Visón Americano

Para evaluar el impacto del Visón sobre las aves acuáticas se usó un enfoque observacional –i.e., se compararon distintas variables comunitarias y poblacionales de las aves entre sitios con distintas abundancias de Visón– (Parker et al. 1999; Park 2004). El muestreo de Visón usó la metodología descrita en el Capítulo 5.

Estimación de otras variables ambientales

Los estudios observacionales que evalúan el impacto de los depredadores exóticos sobre sus presas deben controlar o medir los factores de confusión que no pueden ser eliminados o estandarizados durante el diseño y la ejecución del muestreo (Ferrerias & Macdonald 1999; Park 2004; Hewitt et al. 2007). Por lo tanto, un trabajo con este enfoque que evalúe el impacto del Visón sobre las aves acuáticas también debe tener en cuenta los efectos hipotéticos de otros factores ambientales importantes. Aunque no se controló la disponibilidad de alimento ni la profundidad y salinidad del agua –tres de los factores ambientales más importantes que influyen en la selección de hábitat por las aves acuáticas–, sí se midieron el tipo de sustrato bentónico-costero y el área de la vegetación emergente, que se relacionan directamente con estas variables (Longcore et al. 2006; Ma et al. 2010; Roberts & Conover 2014; Brandolin & Blendinger 2016).

El tipo de sustrato bentónico-costero afecta directamente a los invertebrados al determinar la cantidad de agua y de oxígeno que penetran en el sustrato (Ma et al. 2010; Roberts & Conover 2014). Dado que los invertebrados acuáticos son el principal tipo de presa de muchas aves acuáticas durante la época reproductiva (Kaminski & Prince 1981a; Murkin et al. 1982; Eldridge 1990), a lo largo de cada transecta se estimó la frecuencia relativa de ocurrencia de distintas categorías de sustrato bentónico-costero según la granulometría (FRO_i): “fango” (partículas limosas), “arena” (< 0.5 cm de diámetro), “grava” (0.5-5 cm), “piedra o roca pequeña” (5-20 cm), “roca mediana” (20-50 cm) y “roca grande” (> 50 cm) (Cassini et al. 2009; Gómez et al. 2010). Asimismo,

dado que los cauquenes y teros se asocian a pastizales (Carboneras 1992; Wiersma 1996), a estas categorías de sustrato se agregó la de “vegetación” (hierbas anuales y otras plantas diferentes de juncos). Para estimar la FRO_i , se dispusieron a lo largo de cada transecta 10 puntos de observación cada 50 m, donde se registró la presencia/ausencia de cada categoría i en un radio de 5 m a lo ancho de la costa y la zona litoral. Luego, la FRO_i fue igual al número de puntos de observación con el tipo de sustrato i dividido por el total de puntos.

Otro de los factores más importantes afectando el uso de hábitat de las aves acuáticas es la estructura de la vegetación. La vegetación acuática emergente les provee alimento, material de nidificación y sitios de refugio (Kaminski & Prince 1981a,b; Ma et al. 2010; Brandolin & Blendinger 2016), y se ha observado una asociación fuerte entre las aves acuáticas y el área ocupada por los juncos durante la época reproductiva (Longcore et al. 2006). Así, para cada transecta se estimó el área total del juncal presente en la orilla del lago y la costa. Primero, con un GPS se mapeo en el campo el perímetro del juncal recorriendo todos sus bordes a pie o en kayak. Luego, en el gabinete y con un Sistema de Información Geográfica (GIS de sus siglas en inglés “Geographic Information System”), se usaron los perímetros mapeados para delimitar polígonos y se estimó su área con el software Quantum GIS versión 2.4 (QGIS Development Team 2014).

En los bosques riparios de los lagos norpatagónicos, las remolineras pueden nidificar en cavidades naturales de árboles muertos en pie (Ojeda 2016; JM Girini obs. pers.). Por lo tanto, a lo largo de cada transecta también se estimó el número de árboles muertos en pie en una faja de 30 m desde el borde de costa hacia el ambiente terrestre. Por último, dado que las especies focales se pueden asociar a bosques o mallines y vegas, se asignó el tipo de hábitat terrestre a una de dos categorías: “mallín o vega” (pastizal con el suelo saturado de agua) o “bosque” (ecosistema terrestre dominado por árboles).

Análisis de datos

Para evaluar el efecto ecológico del Visón sobre la composición de los ensambles de aves acuáticas se hizo un análisis exploratorio mediante NMDS, un método multivariado iterativo de ordenación con el que se pueden usar datos no normales y no lineales (Legendre & Legendre 1998). Las unidades de análisis fueron las transectas ($n = 308$) y se evaluó la abundancia relativa de 27 especies de aves. Esta base de datos resultó de la remoción de transectas sin datos, así como de especies accidentales u ocasionales registradas en la base de datos general –i.e., *Anas platalea*, *Netta peposaca*,

Tringa melanoleuca y *Tringa flavipes*– y algunas especies con una distribución sesgada a lo largo del PN Lanín –i.e., *Chroicocephalus serranus*, presente solo en la zona norte del parque– (Christie et al. 2004; Pescador & Peris 2009). Para construir la matriz de disimilitud entre unidades de análisis se usó la distancia de Bray-Curtis, que es considerada una medida robusta para bases de datos con muchos ceros (Legendre & Legendre 1998). Dado que los valores de estrés del ordenamiento bidimensional fueron razonables (i.e., cercanos a cero), los escalamientos fueron bidimensionales. Por último, se ajustaron distintas variables como vectores ambientales sobre la ordenación resultante (Oksanen et al. 2015): la abundancia relativa del Visón Americano, el área del juncal, y la FRO_i de vegetación, fango y piedra en la costa. Para hacer inferencias a partir de estos vectores, se interpreta que las variables más débiles tienen flechas más cortas que las variables más fuertes, que el ángulo de los vectores indica cuál de los ejes del NMDS está siendo más afectado, y la dirección indica si los vectores son positivos o negativos con respecto a los ejes del NMDS (Oksanen et al. 2015).

Para evaluar el efecto del Visón sobre los ensamblajes y poblaciones de aves acuáticas, se ajustaron GLMM (Zuur et al. 2009). Las variables respuesta fueron la riqueza específica y la abundancia total del ensamblaje de aves acuáticas, la abundancia total de pichones, y la abundancia relativa de las distintas especies focales. No se tuvieron en cuenta índices de diversidad porque muestran distintos problemas semánticos, conceptuales y técnicos (Hurlbert 1971; Jost & González-Oreja 2012), la riqueza específica y la abundancia total del ensamblaje de aves son medidas más convenientes para la interpretación de problemáticas de conservación (Willson 1974 y Poulsen 2002), y la equitabilidad no sería una medida útil para describir un ensamblaje de aves acuáticas con pocas especies por unidad de análisis (Nordström & Korpimäki 2004). La lista de variables explicatorias y sus efectos esperados para cada variable respuesta se resumen en la Tabla 17.

Para tratar con la pseudo-replicación (Hurlbert 1984; Eberhardt & Thomas 1991), se tuvo en cuenta el muestreo repetido y se consideró la identidad de cada transecta como factor aleatorio para modelar la estructura de dependencia entre observaciones de una misma transecta (Nakagawa & Schielzeth 2013; Zuur & Ieno 2016). Asimismo, se tuvo en cuenta el efecto aleatorio del momento de muestreo (variable categórica con tres niveles: “primavera”, “verano temprano” y “verano tardío”), anidado en la temporada de muestreo (variable categórica con tres niveles: “2013-14”, “2014-15” y “2015-16”).

Tabla 17. Resumen de las relaciones esperadas entre las variables respuesta (Y_i) y las variables explicatorias (X_i). Variables respuesta = abundancia total (ABU) y riqueza específica (RIQ) del ensamble de aves acuáticas, abundancias de Macá Común *Rollandia rolland* (RROL), Macá Grande (PMAJ), Cauquén Real *Chloephaga poliocephala* (CPOL), Pato Overo *Anas sibilatrix* (ASIB), Pato Barcino *A. flavirostris* (AFLA), Pato Maicero *A. georgica* (AGEO), Gallareta Ligas Rojas *Fulica armillata* (FARM), Tero Común *Vanellus chilensis* (VCHI) y Remolinera Araucana *Cinclodes patagonicus*. Variables explicatorias = abundancia relativa de Visón Americano *Neovison vison* (VAM); área de juncal (JUN); frecuencia relativa de ocurrencia de vegetación (VEG), fango (FAN) y roca mediana (ROC); tipo de hábitat terrestre (HAB); y número de árboles muertos en pie (AMP). Para HAB se señala entre paréntesis el nivel que tiene el efecto esperado en la variable respuesta (1 = Bosque; 2 = Mallín o vega). “0” = variable explicatoria no evaluada para la variable respuesta.

$Y_i \setminus X_i$	VAM	JUN	VEG	FAN	ROC	HAB	AMP
ABU y RIQ	-	+	0	+	0	+(2)	0
RROL	-	+	0	+	0	+(2)	0
PMAJ	-	+	0	+	0	+(1)	0
CPOL	-	+	+	0	0	+(2)	0
ASIB	-	+	0	+	0	+(2)	0
AFLA	-	+	0	+	0	+(2)	0
AGEO	-	+	0	+	0	+(2)	0
FARM	-	+	0	+	0	+(2)	0
VCHI	-	0	+	+	0	+(2)	0
CPAT	-	0	0	0	+	+(1)	+
Pichones	-	+	0	+	0	+(2)	0

A su vez, para hacer inferencias estadísticas a partir de los GLMMs, estos se evaluaron según el enfoque de la teoría de la información (Burnham & Anderson 2002). Para cada variable respuesta se formuló un set de modelos candidatos, cada uno representando una hipótesis alternativa ecológicamente plausible en base a la experiencia de los autores, la bibliografía y la exploración de datos. De este set se omitieron modelos que tuvieran combinaciones de variables redundantes o incompatibles, exceptuando al modelo global, necesario para validar y evaluar el ajuste de todo el set de modelos (Burnham & Anderson 2002; Burnham et al. 2011; Grueber et al. 2011). El set de modelos candidatos también incluyó al modelo nulo, sin los factores fijos, con el intercepto y todos los factores aleatorios (Anderson et al. 2000; Grueber et al. 2011; Nakagawa & Schielzeth 2013). El mejor modelo se seleccionó según el AIC_c , se calculó el Δ_i (ver Capítulo 4), y se estimó el peso de Akaike de los modelos como

$$w_i = \frac{\exp(-1/2\Delta_i)}{\sum_{r=1}^R \exp(-1/2\Delta_r)}$$

que toma valores entre 0 y 1, y representa la certidumbre de que un modelo específico seleccionado sea el mejor del set de modelos candidatos –i.e., si w_i del mejor modelo $> 0,90$ entonces hay certidumbre– (Burnham & Anderson 2002; Grueber et al. 2011).

Las variables explicatorias se estandarizaron para facilitar la interpretación de la dirección (positivo / negativo) y la magnitud o tamaño del efecto en los modelos (Grueber et al. 2011). La exploración de los datos se llevó a cabo siguiendo el protocolo descrito por Zuur et al. (2010). Para cada variable respuesta se removieron observaciones con valores atípicos grandes. Para evitar problemas de colinealidad entre covariables se usaron variables explicatorias con coeficientes de correlación de Spearman (r_s) inferiores a 0,70 y con factores de inflación de la varianza (VIF, de sus siglas en inglés “Variance Inflation Factors”) inferiores a 3 (Zuur et al. 2009; Dormann et al. 2013; ver Apéndice D, tablas 27 y 28). El modelo global primero se ajustó con una distribución de errores Poisson y función de enlace logarítmica (Zuur et al. 2009). Cuando el modelo tuvo un parámetro de sobre-dispersión (ϕ) superior a 4 y la variable respuesta tuvo problemas de muchos ceros –i.e., el 25-95% de las observaciones fueron ceros y el promedio de las observaciones sin los ceros fue superior a 10–, entonces se construyó un modelo inflado en ceros (Zuur et al. 2009, 2012). Si la variable respuesta no tuvo problemas de ceros o el ϕ para el modelo inflado en ceros siguió siendo superior a 4, se modeló la sobre-dispersión con una distribución de errores binomial negativa y función de enlace logarítmica (Zuur et al. 2009). Se validó gráficamente la independencia temporal y espacial de los datos en base a los residuos de Pearson del modelo global (Zuur et al. 2009).

Por último, cuando la incertidumbre de la selección de modelos fue grande (w_i del mejor modelo $< 0,90$), se realizó un promediado de modelos para hacer inferencias basadas en múltiples modelos (Grueber et al. 2011). Para esto, se usó el método del promedio natural o condicional de modelos –i.e., el estimador o coeficiente para cada variable explicatoria se promedió únicamente con el w_i y el estimador de aquellos modelos en los cuales las variables estuvieron presentes– (Burnham & Anderson 2002; Barton 2016), dado que el interés se enfocó en el efecto particular del Visón y es posible que este factor tenga un efecto débil sobre las aves en comparación a otras covariables (Grueber et al. 2011). Para evaluar el soporte empírico de los parámetros estimados y la

importancia relativa de las variables explicatorias, se calculó la verosimilitud de cada parámetro como la suma del w_i de los modelos que contuvieron la variable explicatoria en cuestión (Burnham & Anderson 2002). Para la interpretación de los modelos promediados, se consideró que hubo evidencia del efecto de una variable explicatoria sobre la variable respuesta cuando el intervalo de confianza para el estimador del parámetro no incluyó al cero (Grueber et al. 2011).

Todos los análisis se realizaron con el software R versión 3.1.3 (R Core Team 2015). Para el ordenamiento NMDS se usó el paquete vegan (Oksanen et al. 2015), para evaluar la colinealidad de las variables explicatorias mediante los VIFs, se usó el paquete car (Fox & Weisberg 2011), para el ajuste de modelos se usó el paquete glmmADMB (Fournier et al. 2012; Skaug et al. 2015) y para la selección de modelos y la inferencia basada en múltiples modelos se usó el paquete MuMIn (Barton 2016).

RESULTADOS

Mediante el método de las transectas lineales se registraron 32 especies en los lagos del PN Lanín (Tabla 18), sin tener en cuenta a la Becasina Grande *Gallinago paraguaiiae* y a la Cachirla Común *Anthus correndera*, que mostraron problemas metodológicos. En promedio (\pm error estándar), la abundancia total del ensamble de aves terrestres por transecta fue de $20,84 \pm 2,29$ y la riqueza específica fue de $3,55 \pm 0,16$. En orden decreciente, las especies más frecuentes fueron la Remolinera Araucana, la Gallareta Ligas Rojas, el Pato Barcino, el Macá Grande, el Tero Común, el Pato Maicero y el Cauquén Real (Tabla 18). En orden decreciente, las especies más abundantes fueron la Gallareta Ligas Rojas, el Cauquén Real, los patos Maicero y Barcino, y el Tero Común, aunque el registro más alto de individuos observados lo alcanzó el Cauquén Real (Tabla 18).

Con respecto a las variables ambientales, hubo una gran variación espacial (Tabla 19). Huaca Mamuil tuvo la abundancia de Visón más baja, mostrando una tendencia temporal hacia la disminución de secciones positivas para signos de visones. Queñi y Filo Hua Hum tuvieron las abundancias más altas, mostrando prácticamente el total de las secciones positivas. Pulmarí, Curruhué Chico y Filo Hua Hum tuvieron los juncuales más extensos, mientras que Rucachoroi tuvo los más reducidos. Las costas fangosas predominaron en Pulmarí, Curruhué Chico y Queñi, las costas arenosas predominaron en Huaca Mammuil y las costas con sustratos de partículas más gruesas predominaron en Rucachoroi, Quillén y Filo Hua Hum. Los lagos rodeados por ambientes boscosos

tuvieron más árboles muertos en pié, aunque los lagos con mallines y vegas no necesariamente fueron los que tuvieron las costas más vegetadas.

Tabla 18. Lista de especies registradas por el método de la transecta lineal en lagos del Parque Nacional Lanín. Se muestra la frecuencia relativa de ocurrencia porcentual (FRO_i %) –i.e., porcentaje de transectas donde se registró a la especie i con respecto al total de transectas–, la media aritmética y los límites inferior y superior para el intervalo de confianza al 95% ($\alpha = 0,05$). Nombres comunes según Narosky & Yzurieta (2010), nombres científicos según Remsen et al. (2017).

Nombre vulgar	Especie		FRO _i (%)		Intervalo de confianza	Máximo registro
	Nombre vulgar	Nombre científico	Media			
Cisne de Cuello Negro		<i>Cygnus melancoryphus</i>	4,20	0,120	(0,046, 0,194)	6
Cauquén Común		<i>Chloephaga picta</i>	7,81	0,580	(0,281, 0,879)	30
Cauquén Real		<i>Chloephaga poliocephala</i>	26,13	4,447	(1,933, 6,961)	316
Quetro Volador		<i>Tachyeres patachonicus</i>	10,51	0,213	(0,136, 0,290)	8
Pato de Anteojos		<i>Specularnas specularis</i>	2,10	0,048	(0,011, 0,085)	4
Pato Overo		<i>Anas sibilatrix</i>	9,31	0,522	(0,272, 0,773)	28
Pato Barcino		<i>Anas flavirostris</i>	34,53	1,787	(1,188, 2,385)	77
Pato Maicero		<i>Anas georgica</i>	27,03	2,523	(1,529, 3,516)	95
Pato Colorado		<i>Anas cyanoptera</i>	2,70	0,051	(0,010, 0,092)	5
Pato Cuchara		<i>Anas platalea</i>	0,90	0,066	(0,000, 0,160)	15
Pato Picazo		<i>Netta peposaca</i>	0,30	0,003	(0,000, 0,009)	1
Pato Zambullidor Grande		<i>Oxyura jamaicensis</i>	11,71	0,703	(0,399, 1,006)	26
Macá Común		<i>Rollandia rolland</i>	11,11	0,255	(0,161, 0,349)	8
Macá Pico Grueso		<i>Podilymbus podiceps</i>	2,70	0,033	(0,010, 0,056)	2
Macá Grande		<i>Podiceps major</i>	31,53	0,526	(0,426, 0,625)	5
Macá Plateado		<i>Podiceps occipitalis</i>	0,30	0,012	(0,000, 0,036)	4
Biguá		<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	7,21	0,183	(0,076, 0,291)	11
Garza Bruja		<i>Nycticorax nycticorax</i>	0,60	0,009	(0,000, 0,022)	2
Garza Mora		<i>Ardea cocoi</i>	3,00	0,030	(0,012, 0,048)	1
Garza Blanca		<i>Ardea alba</i>	1,50	0,015	(0,002, 0,028)	1
Bandurria Austral		<i>Theristicus melanopus</i>	7,51	0,381	(0,125, 0,638)	32
Gallareta Ligas Rojas		<i>Fulica armillata</i>	38,74	5,480	(4,089, 6,872)	94
Tero Común		<i>Vanellus chilensis</i>	29,73	1,252	(0,957, 1,547)	20
Pitotoy Grande		<i>Tringa melanoleuca</i>	0,60	0,009	(0,000, 0,022)	2
Pitotoy Chico		<i>Tringa flavipes</i>	0,30	0,003	(0,000, 0,009)	1
Gaviota Andina		<i>Chroicocephalus serranus</i>	0,30	0,003	(0,000, 0,009)	1
Gaviota Capucho Café		<i>Chroicocephalus maculipennis</i>	1,80	0,027	(0,003, 0,051)	3
Gaviota Cocinera		<i>Larus dominicanus</i>	7,51	0,105	(0,057, 0,153)	5
Martín Pescador Grande		<i>Megaceryle torquata</i>	3,00	0,030	(0,012, 0,048)	1
Remolinera Común		<i>Cinclodes fuscus</i>	12,01	0,216	(0,142, 0,290)	6
Remolinera Araucana		<i>Cinclodes patagonicus</i>	45,95	0,832	(0,711, 0,953)	6
Sobrepuesto		<i>Lessonia rufa</i>	12,31	0,375	(0,225, 0,525)	13
	Abundancia total del ensamble		-	20,84	(16,361, 25,321)	397
	Riqueza específica del ensamble		-	3,55	(3,242, 3,858)	16

Tabla 19. Resumen de las variables ambientales para el total de los sitios y los lagos particulares, mostrando la media aritmética \pm error estándar. Abundancia relativa de Visón Americano, medida como porcentaje de secciones positivas sobre el total de secciones por lago, para los periodos 2013-14 (VAM1), 2014-15 (VAM2) y 2015-16 (VAM3); frecuencia relativa de ocurrencia porcentual para los sustratos bentónico-costeros: vegetación (VEG), fango (FAN), arena (ARE), grava (GRA), piedra (ROC1), roca mediana (ROC2) y roca grande (ROC3); área de juncal (m^2) (JUN); número de árboles muertos en pie en el bosque ripario (AMP). Para el total de los sitios, VAM1-3 se resumió únicamente para los lagos con visones.

X_i	Total	Pulmarí	Rucachoroi	Quillén	Huaca Mamuil	Curruhué Chico	Queñi	Filo Hua Hum
VAM1	95,45 \pm 1,43	0	0	0	75	83,33	100	100
VAM2	87,12 \pm 2,76	0	0	0	50	66,67	91,67 \pm 8,33	100
VAM3	90,91 \pm 3,59	0	0	0	25	83,33	100	100
VEG	81,05 \pm 4,62	100 \pm 0,00	58,00 \pm 19,08	98,57 \pm 1,43	75,00 \pm 5,00	90,00 \pm 5,77	81,11 \pm 7,54	68,75 \pm 13,68
FAN	50,00 \pm 6,91	92,50 \pm 7,50	16,00 \pm 16,00	27,14 \pm 14,59	85,00 \pm 5,00	90,00 \pm 10,00	62,22 \pm 12,45	32,50 \pm 15,21
ARE	67,11 \pm 5,77	27,50 \pm 16,01	90,00 \pm 6,32	87,14 \pm 8,37	95,00 \pm 5,00	63,33 \pm 12,02	58,89 \pm 11,36	58,75 \pm 16,52
GRA	62,89 \pm 6,23	22,50 \pm 13,15	98,00 \pm 2,00	92,86 \pm 4,21	70,00 \pm 20,00	23,33 \pm 18,56	51,11 \pm 11,11	61,25 \pm 16,30
ROC1	57,11 \pm 6,51	7,50 \pm 7,50	96,40 \pm 4,00	88,57 \pm 4,59	25,00 \pm 5,00	20,00 \pm 20,00	53,33 \pm 11,06	56,25 \pm 16,79
ROC2	45,53 \pm 5,91	2,50 \pm 2,50	84,00 \pm 8,12	51,43 \pm 13,17	20,00 \pm 10,00	33,33 \pm 18,56	45,56 \pm 10,82	48,75 \pm 15,17
ROC3	26,84 \pm 4,79	7,50 \pm 4,79	54,00 \pm 10,77	30,00 \pm 8,45	0	13,33 \pm 6,67	24,44 \pm 13,56	31,25 \pm 10,08
JUN	7715,97 \pm 1736,42	19862,75 \pm 12260,82	345,80 \pm 266,92	3281,43 \pm 1470,32	4118,50 \pm 1389,50	12078,67 \pm 3414,02	7748,00 \pm 2504,83	9356,50 \pm 3569,83
AMP	34,76 \pm 4,43	14,00 \pm 8,72	28,40 \pm 7,48	42,57 \pm 10,15	49,00 \pm 7,00	51,67 \pm 16,76	46,67 \pm 11,64	19,00 \pm 7,05

Efectos del Visón sobre la composición de los ensambles de aves

Los ordenamientos NMDS bidimensionales dejaron bien separadas las distintas especies focales (estrés = 0,21; Figura 19). La Remolinera Araucana se separó de las aves acuáticas asociadas a pantanos y mallines o vegas a lo largo del eje NMDS1, mientras que el Macá Grande se separó de las aves acuáticas asociadas a mallines o vegas a lo largo del eje NMDS2. La evaluación de los vectores sugiere que, de las variables ambientales evaluadas, el Visón sería el factor más fuerte afectando la composición de los ensambles de aves acuáticas. Curiosamente, el Macá Grande se asoció a un incremento en la abundancia de visones, pero la mayoría de las especies se asociaron a una disminución de esta variable. Tal como se esperaba, la Remolinera Araucana se asoció a costas rocosas, las aves acuáticas que habitan pantanos se asociaron con costas fangosas y juncuales extensos, y las aves que habitan mallines y vegas, tales como el Cauquén Real y el Tero Común, se asociaron con costas vegetadas.

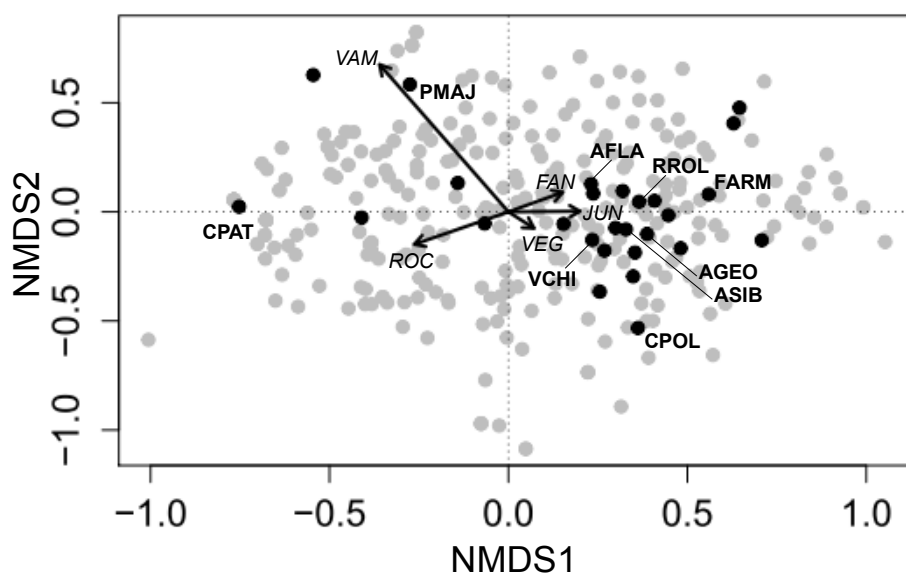


Figura 19. Triplot mostrando la posición de los sitios (círculos grises) y de las especies (círculos negros) en el espacio de la composición de los ensambles de aves acuáticas representado por el eje NMDS1 contra el eje NMDS2. Los vectores representan distintas variables ambientales (mayúscula cursiva): abundancia relativa de Visón (VAM); frecuencia de ocurrencia relativa de las categorías de sustrato bentónico-costero vegetación (VEG), fango (FAN) y roca mediana (ROC). Se señala el nombre de las especies focales (mayúscula negrita): Cauquén Real *Chloephaga poliocephala* (CPOL); patos Overo *Anas sibilatrix* (ASIB), Barcaro *A. flavirostris* (AFLA) y Macá *A. georgica* (AGEO); macás Grande *Podiceps major* (PMAJ) y Común *Rollandia rolland* (RROL); Gallareta Ligas Rojas *Fulica armillata* (FARM); Tero Común *Vanellus chilensis* (VCHI) y Remolinera Araucana *Cinclodes patagonicus* (CPAT).

Efectos del Visión sobre los ensambles y poblaciones de aves

En todos los modelos globales se obtuvo un $\phi < 4$, pero se observó sub-ajuste de los modelos (i.e., $\phi < 0,90$) para la riqueza específica y las abundancias del Macá Común, el Pato Overo, la Gallareta Ligas Rojas y la Remolinera Araucana (Apéndice D, Tabla 28), por lo que los sets de modelos candidatos para estas variables pueden haber fallado en identificar efectos soportados por los datos. No se observaron problemas de colinealidad entre covariables en ningún modelo global (Apéndice D, tablas 27 y 28), permitiendo hacer inferencias a partir de estos cuando fueran seleccionados como mejores modelos del set. La validación de modelos globales no mostró patrones en los residuos, confirmando que estos cumplieron con el supuesto de independencia temporal y espacial.

La selección de modelos tuvo suficiente certeza para la riqueza específica del ensamble de aves y la abundancia relativa del Pato Barcino –i.e., w_i del mejor modelo $> 0,90$ – (Apéndice D, Tabla 29). En ambos casos, el Visión tuvo un efecto negativo y los sustratos fangosos, los juncales extensos y los mallines o vegas tuvieron un efecto positivo (Tabla 20).

Tabla 20. Resumen de los mejores modelos que fueron seleccionados con certeza ($w_i > 0.90$). Ver epígrafe de la Tabla 17 para abreviaturas de variables respuesta (Y_i) y explicatorias (X_i). β_i : coeficiente de X_i ; \pm EE: error estándar condicional de β_i .

Y_i	X_i	β_i	\pm EE
RIQ	Intercepto	0,92	0,07
	VAM	-0,15	0,06
	FAN	0,25	0,07
	JUN	0,07	0,07
	HAB (2)*	0,65	0,16
AFLA	Intercepto	-1,21	0,29
	VAM	-0,32	0,18
	FAN	0,66	0,23
	JUN	0,10	0,23
	HAB (2)	1,83	0,52

* HAB (1) fue la categoría de referencia.

Para el resto de las variables respuesta, la selección de modelos tuvo demasiada incertidumbre para confiar en las estimaciones del mejor modelo ($0,17 < w_i < 0,81$) (Apéndice D, Tabla 29), por lo que se hizo un promediado natural de modelos para hacer inferencias estadísticas (Tabla 21). Tal como se predijo, hay suficiente evidencia

Tabla 21. Resumen del promediado de modelos para los casos en los que la selección del mejor modelo tuvo incertidumbre ($w_i < 0.90$). Ver Tabla 17 para abreviaturas de las variables respuesta (Y_i) y explicatorias (X_i). Las X_i se muestran en orden decreciente según su importancia relativa, y se muestran en negrita cuando los límites del intervalo de confianza (95%) no incluye al cero. β_i : coeficiente de X_i ; \pm EE: error estándar condicional de β_i .

Y_i	X_i	Importancia relativa	β_i	\pm EE	Intervalo de confianza (95%)
ABU	Intercepto	-	1,95	0,22	(1,52, 2,37)
	HAB (2)*	1,00	1,36	0,36	(0,65, 2,07)
	VAM	0,92	-0,22	0,11	(-0,43, -0,01)
	JUN	0,81	0,13	0,15	(-0,16, 0,42)
	FAN	0,81	0,30	0,12	(0,05, 0,55)
Pollos	Intercepto	-	-1,62	0,45	(-2,50, -0,75)
	FAN	0,70	0,77	0,27	(0,24, 1,30)
	VAM	0,41	-0,13	0,22	(-0,56, 0,31)
	HAB (2)	0,39	1,38	0,66	(0,09, 2,67)
	JUN	0,25	0,27	0,35	(-0,42, 0,96)
RROL	Intercepto	-	-4,53	1,15	(-6,79, -2,27)
	VAM	0,47	-0,73	0,45	(-1,61, 0,15)
	HAB	0,36	2,13	1,32	(-0,48, 4,74)
	FAN	0,35	0,92	0,54	(-0,14, 1,99)
	JUN	0,26	0,68	0,58	(-0,47, 1,82)
PMAJ	Intercepto	-	-1,10	0,18	(-1,45, -0,76)
	VAM	0,99	0,49	0,13	(0,23, 0,75)
	FAN	0,99	0,59	0,14	(0,31, 0,87)
	JUN	0,19	0,12	0,16	(-0,19, 0,43)
	HAB (2)*	0,18	0,14	0,34	(-0,54, 0,81)
CPOL	Intercepto	-	-0,34	0,46	(-1,23, 0,56)
	VAM	1,00	-1,4	0,32	(-2,03, -0,77)
	JUN	0,48	0,56	0,28	(0,02, 1,11)
	VEG	0,46	0,07	0,27	(-0,45, 0,60)
	HAB (2)	0,46	0,40	0,81	(-1,18, 1,99)
ASIB	Intercepto	-	-6,50	1,70	(-9,84, -3,17)
	HAB (2)	0,79	4,92	1,95	(1,10, 8,75)
	VAM	0,61	1,03	0,84	(-0,62, 2,68)
	FAN	0,31	1,98	1,15	(-0,27, 4,24)
	JUN	0,23	0,70	1,10	(-1,47, 2,87)

* HAB (1) fue la categoría de referencia.

Tabla 21. Continuación.

Y_i	X_i	Importancia relativa	β_i	\pm EE	Intervalo de confianza (95%)
AGEO	Intercepto	-	-0,58	0,48	(-1,53, 0,37)
	FAN	1,00	1,50	0,45	(0,62, 2,39)
	VAM	0,81	0,56	0,34	(-0,12, 1,23)
	HAB (2)	0,27	0,89	0,90	(-0,89, 2,67)
	JUN	0,27	0,30	0,40	(-0,48, 1,08)
FARM	Intercepto	-	-0,69	0,90	(-2,45, 1,08)
	HAB (2)	0,65	2,37	0,89	(0,63, 4,12)
	JUN	0,33	0,69	0,50	(-0,30, 1,68)
	VAM	0,21	-0,38	0,37	(-1,11, 0,36)
	FAN	0,19	0,49	0,39	(-0,29, 1,26)
VCHI	Intercepto	-	-1,92	0,44	(-2,78, -1,06)
	HAB (2)	0,87	2,43	0,77	(0,92, 3,94)
	VAM	0,85	-0,57	0,27	(-1,10, -0,04)
	FAN	0,60	0,66	0,40	(-0,12, 1,45)
	VEG	0,54	0,32	0,35	(-0,37, 1,00)
CPAT	Intercepto	-	-0,59	0,18	(-0,95, -0,22)
	HAB (2)	0,62	-0,83	0,37	(-1,55, -0,10)
	VAM	0,55	0,20	0,14	(-0,08, 0,48)
	AMP	0,38	0,23	0,16	(-0,08, 0,54)
	ROC	0,20	-0,08	0,17	(-0,42, 0,26)

*HAB (1) fue la categoría de referencia.

para afirmar que el Visón ejerce un efecto negativo sobre la abundancia total del ensamble de aves acuáticas y la abundancia del Cauquén Real y el Tero Común. Sin embargo, el Visón ejercería un efecto positivo sobre la abundancia del Macá Grande, apoyando los resultados del NMDS. A su vez, el Visón es un factor ambiental muy importante explicando la variación de estas variables respuesta.

Otro factor muy importante fue el tipo de hábitat terrestre. Tal como se esperaba, el mallín o vega ejerció un efecto positivo sobre la abundancia total, la abundancia total de pichones, y la abundancia de Pato Overo, Gallareta Ligas Rojas y Tero Común, a la vez que ejerció un efecto negativo sobre la abundancia de Remolinera Araucana –i.e., las remolineras se asociaron a costas rodeadas de bosque–. Tal como se predijo, los sustratos fangosos tuvieron efectos positivos sobre la abundancia total del ensamble de aves acuáticas, la abundancia total de pichones y la abundancia de Macá Grande y Pato

Maicero, y los juncales extensos tuvieron un efecto positivo únicamente sobre la abundancia de Cauquén Real.

DISCUSIÓN

Las aves acuáticas del norte de la Patagonia andina

Los estudios previos llevados a cabo en el PN Lanín han registrado menos de 30 especies de aves acuáticas pertenecientes a nueve familias: Anatidae (12 especies), Podicipedidae y Rallidae (3 cada una), Ardeidae, Laridae y Threskiornithidae (2 cada una), Phalacrocoracidae, Phoenicopteridae y Charadriidae (1 cada una) (Pescador & Peris 2009; Peris et al. 2009; Pescador et al. 2012). En este trabajo también se registraron 29 especies de aves acuáticas: Anatidae (12), Podicipedidae (4), Ardeidae, Charadriidae y Laridae (3 cada una), Phalacrocoracidae, Threskiornithidae, Rallidae y Alcedinidae (1 cada una) (Tabla 18). Las pocas diferencias observadas pueden haberse debido tanto a la selección de sitios de estudio (e.g., flamencos, coscorobas y gallinetas son comunes en lagunas someras de ecotono, que fueron estudiadas por los trabajos citados pero que no fueron muestreadas en este trabajo), así como al método de muestreo (e.g., Alcedinidae y algunas especies ocasionales de Charadriidae serían mejor detectadas por el método de transecta, usado en este trabajo, que mediante el método de conteo directo, usado por los estudios citados). A su vez, algunas especies como las gallaretas Ligas Rojas y Chica *F. leucoptera* podrían ser confundidas a grandes distancias, una circunstancia esperable cuando se registran todas las aves detectadas desde un punto fijo como el del método de conteo directo (Bibby et al. 1992). A diferencia de los trabajos citados, en este estudio no se registró Gallareta Chica, una especie rara y escasa en el norte de la Patagonia andina (Christie et al. 2004), y es posible que previamente se hayan confundido estas dos especies.

En general, los resultados de este estudio confirman la ubicuidad de algunas especies de aves acuáticas. Estudios previos identificaron a la Gallareta Ligas Rojas, el Cauquén Real, los patos Barcino, Overo y Maicero, y al Tero Común como las aves más comunes y abundantes del PN Lanín (Pescador & Peris 2009; Pescador et al. 2012). En este trabajo, la Gallareta Ligas Rojas también fue el ave acuática más frecuente y una de las especies más abundantes, y el Tero Común también fue un ave bastante frecuente. Sin embargo, el Cauquén Real no fue tan común (aunque sí fue la especie más abundante), el Macá Grande también fue una de las especies más frecuentes, y el Pato Overo no fue una especie común. Estas diferencias también podrían haberse debido a las diferencias

en el diseño de estudio. Mientras que el método de conteo directo permite detectar aves que se pueden concentrar en grandes agrupaciones (e.g., cauquenes, patos, gallaretas y teros), no permite detectar aves territoriales que tienen ámbitos del hogar extensos y no se asocian en grandes bandadas (Bibby et al. 1992), tales como el Macá Grande. A su vez, el Pato Overo habría sido más común en los estudios citados porque allí se incluyó una gran variedad de lagunas someras de ecotono entre sus sitios de muestreo, y ésta especie es un ave acuática que se asocia particularmente a mallines, pantanos y lagunas (Carboneras 1992; Jaramillo 2005).

Impacto ecológico del Visón sobre las aves acuáticas

El Visón representó uno de los factores ambientales más importantes afectando la composición, la riqueza específica y la abundancia total del ensamble de aves acuáticas en el norte de la Patagonia andina. Tal como se esperaba, tuvo efectos estadísticos negativos importantes sobre la riqueza específica y la abundancia total de aves acuáticas, apoyando los resultados de Peris et al. (2009) y Pescador et al. (2012), así como la hipótesis de que un depredador exótico de dieta generalista y oportunista, como es el Visón en Patagonia, puede causar efectos ecológicos perjudiciales sobre comunidades enteras de presas nativas, aún en áreas continentales. En Europa, distintos estudios observacionales y experimentales también concluyeron que el Visón causó un efecto negativo sobre la riqueza específica y la abundancia de aves acuáticas (Nordström et al. 2002; Nordström & Korpimäki 2004; Banks et al. 2008). Otros depredadores exóticos de dieta generalista y oportunista que también han afectado comunidades enteras de presas nativas son la Perca del Nilo *Lates* sp., introducida en el Lago Victoria (África) (Ogutu-Ohwayo 1990; Witte et al. 1992), y la Serpiente Arborícola Marrón *Boiga irregularis*, introducida en la Isla Guam (Micronesia) (Fritts & Rodda 1998; Wiles et al. 2003).

Distintos trabajos han concluido que el efecto ecológico del Visón sobre las poblaciones de distintas presas sería especie-específico –i.e., dependería de características específicas de cada especie de presa, tales como el tamaño corporal y la fenología reproductiva en el caso de las aves– (Nordström et al. 2002, 2003; Banks et al. 2008; García-Díaz et al. 2013). En este sentido, las aves acuáticas de gran tamaño tendrían menos riesgo a la depredación por visones que las especies más pequeñas (Nordström et al. 2002, 2003). En este estudio, el pequeño Pato Barcino fue una de las especies afectadas, apoyando los resultados de Peris et al. (2009) y corroborando esta hipótesis.

Sin embargo, las poblaciones de Cauquén Real –una de las aves acuáticas más grandes del norte de la Patagonia andina– también habrían sido impactadas por los visones, tal como observaron Peris et al. (2009). En la región, los cauquenes nidifican y se alimentan en ambientes terrestres abiertos cerca del margen de ríos, lagos y lagunas (Carboneras 1992; Jaramillo 2005), y serían especies particularmente vulnerables a la depredación del Visón por tener una o dos nidadas por temporada reproductiva (Peris et al. 2009).

Por lo tanto, el tipo de hábitat que las aves usan para nidificar y alimentarse también sería una característica especie-específica que determinaría la vulnerabilidad de una especie de ave a la depredación por los visones –i.e., cuánto más cerca de la costa nidifican y se alimentan las aves, más vulnerables a la depredación por el Visón– (ver Figura 20).

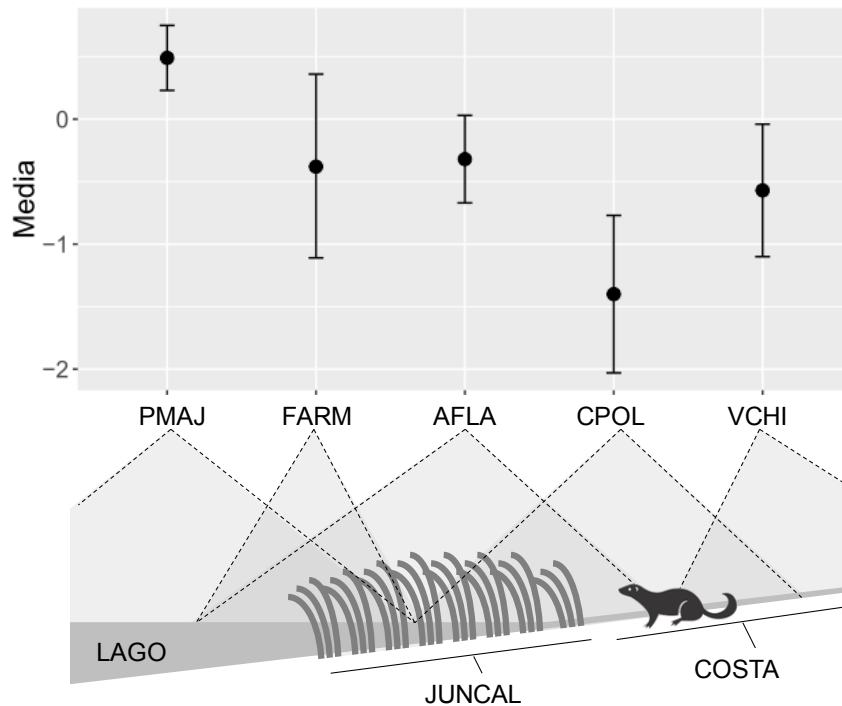


Figura 20. Gráfico de promedios, mostrando el coeficiente y el intervalo de confianza para los promediados de modelos de distintas aves acuáticas (ver abreviaturas en epígrafe de Figura 19). Debajo se muestra la zona del ecotono ripario que usa cada especie de aves acuáticas, en función de la bibliografía y las observaciones de campo.

Esta hipótesis es apoyada por el resultado de que el Tero Común, que nidifica en el suelo y se alimenta cerca de la costa, también fue una de las especies afectadas, tal como sugirieron Pescador et al. (2012). En Europa, estudios experimentales confirmaron el efecto negativo de los visones sobre poblaciones de distintas aves

vadeadoras (familias Scolopacidae y Charadriidae, Orden Charadriiformes), incluyendo a *Vanellus vanellus* (Nordström et al. 2003; Niemczynowicz et al. 2017), una especie con morfología e historia de vida semejantes a las del Tero Común (Wiersma 1996). A su vez, estos resultados son apoyados por estudios de dieta que han observado depredación de distintos Charadriiformes –incluyendo a Charadriidae y *Vanellus* sp.– (Birks & Dunstone 1984, 1985; Clode & Macdonald 1995). En Queñi, durante enero de 2015, una pareja de teros que tenía el territorio en la costa cerca de una madriguera de visones, fue perdiendo todos sus pichones en el transcurso de dos días (JM Girini, obs. pers.).

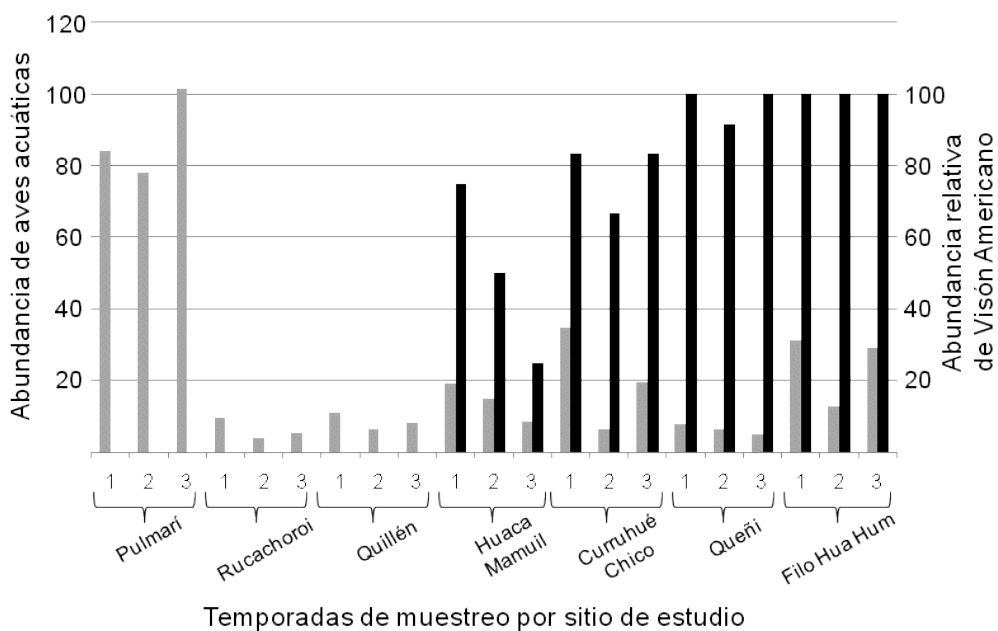


Figura 21. Gráfico de barras mostrando el promedio de la abundancia total de aves acuáticas (gris) y la abundancia relativa de Visón Americano (negro), para cada sitio de estudio en el Parque Nacional Lanín, durante las temporadas de muestreo “1” (2013-14), “2” (2014-15) y “3” (2015-16).

Sin embargo, distintas aves acuáticas que también serían vulnerables a la depredación del Visón, no mostraron una respuesta evidente a la abundancia de visones –i.e., el Macá Común, los patos Overo y Maicero, y la Gallareta Ligas Rojas–, aunque todas ellas fueron depredadas en el área de estudio durante las temporadas de muestreo (ver Capítulo 4). Los resultados de Peris et al. (2009) sí sugieren un impacto del Visón para estas aves, y en Europa distintos estudios han concluido que varias especies de Rallidae y Podicipedidae han sido afectadas por este depredador exótico (Day & Linn 1972; Chanin & Linn 1980; Ferreras & Macdonald 1999; Brzeziński 2008; Brzeziński et al.

2012). Es posible que, para el tamaño de muestra alcanzado, la magnitud del efecto de Visón sobre las poblaciones de estas especies haya sido demasiado débil como para ser detectado (Burnham & Anderson 2002). A su vez, la variabilidad espacial y temporal en la abundancia total de aves acuáticas podría haber sido demasiado grande como para detectar patrones claros mediante las variables explicatorias usadas y los modelos formulados (ver Figura 21).

La Remolinera Araucana tampoco pareciera ser una especie afectada por el Visón. En Europa, este depredador habría impactado en las poblaciones de distintos passeriformes asociados a humedales que nidifican cerca de la costa (Nordström et al. 2003). Sin embargo, el Mirlo de Agua *Cinclus cinclus* (Cinclidae), un passeriforme que habita cursos de agua de ese continente, tampoco habría sufrido algún impacto por el Visón (García-Díaz et al. 2013). La abundancia total de pichones tampoco mostró una respuesta evidente a la abundancia de visones, aunque mostró un coeficiente negativo. En Europa, el Visón ha afectado el éxito reproductivo de las aves acuáticas (Ferrerías & Macdonald 1999; Larivière 1999; Niemczynowicz et al. 2017), y algunos estudios sugieren que este mecanismo de impacto podría observarse en Patagonia (Schüttler et al. 2008, 2009; Ibarra et al. 2010; Liljeström et al. 2014). Es posible que también, para el tamaño de muestra alcanzado, la magnitud del efecto del Visón sobre los pichones haya sido demasiado débil como para detectar patrones evidentes (Burnham & Anderson 2002), y que la depredación se haya concentrado sobre los adultos, tal como sugiere la dieta de este depredador en el área de estudio (ver Capítulo 4).

Una anomalía o resultado paradójico de este trabajo es el efecto estadístico positivo de los visones sobre el Macá Grande. Aunque el Visón depredaría juveniles o adultos de esta especie (ver Capítulo 4), podría estar causando efectos directos débiles, a la vez que podría estar causando efectos indirectos fuertes que beneficien a sus poblaciones. En cuanto a los efectos directos débiles, esta ave es grande y se alimenta buceando en aguas abiertas lejos de la costa (Limona & del Hoyo 1992), mostrando características que no la harían vulnerable a la depredación por visones (ver arriba). A su vez, esta especie nidifica sobre una plataforma flotante anclada a los juncales (Limona & del Hoyo 1992), pero los visones parecieran no depredar sus nidadas. Durante las tres temporadas de muestreo, en los lagos Curruhué Chico, Queñi y Filo Hua Hum se monitorearon una, cinco y dos parejas de Macá Grande, respectivamente, y generalmente esta especie tuvo éxito de eclosión y las parejas llegaron a fines de febrero con al menos un pichón. De hecho, se observaron visones nadando en ensenadas del lago Queñi con territorios y

nidos de Macá Grande, y las parejas correspondientes tuvieron un éxito total de eclosión (JM Girini, obs. pers.).

En cuanto a los efectos indirectos del Visón sobre las poblaciones de Macá Grande, la depredación en general puede tener un efecto positivo sobre las comunidades y poblaciones de presas al reducir la competencia inter- o intraespecífica (Pianka 1982; Begon et al. 1999). En Polonia, algunos lagos han mostrado un incremento del número de parejas de *Podiceps cristatus* luego de la colonización del Visón, a la vez que han mostrado una disminución en el número de parejas de *Fulica atra* (Brzeziński et al. 2012). Las gallaretas compiten por territorios para nidificar con otras aves (Taylor 1996), y en el PN Lanín, la disminución de la abundancia de Gallareta Ligas Rojas podría haber liberado espacio para otras especies que nidifican en sitios semejantes, tales como el Macá Grande. Esta hipótesis es apoyada por la observación de que, aunque la Gallareta Ligas Rojas no mostró una respuesta negativa evidente a la abundancia de visones, el lago Queñi tuvo la mayor abundancia de macáes y prácticamente no tuvo gallaretas durante el estudio.

Los resultados y conclusiones de este capítulo deben tomarse con cuidado ya que aunque se eliminaron distintos factores de confusión y se controlaron algunos factores ambientales que podrían afectar a las aves acuáticas –superando algunas limitaciones de los trabajos de Peris y Pescador–, el estudio usó un enfoque correlacional y no puede demostrar por sí mismo que el Visón es uno de los agentes causales de los patrones de uso de hábitat observados en las aves acuáticas del PN Lanín. Aún así, hay distintas razones para considerar las conclusiones alcanzadas. En cuanto a la metodología, las abundancias de aves acuáticas y las variables explicatorias no fueron medidas en la misma escala –i.e., las abundancias de aves acuáticas se midieron para cada transecta y cada momento por temporada de muestreo, la abundancia de Visón fue medida para cada lago y cada temporada, y las variables ambientales fueron medidas únicamente para cada transecta–. Por lo tanto, no se pueden hacer inferencias claras acerca la selección de hábitat del Visón a partir de los ordenamientos NMDS. En cuanto al estado del conocimiento, no es verosímil pensar que los visones hayan seleccionado ambientes poco preferidos por las aves acuáticas. El Visón suele preferir sitios con vegetación leñosa densa –i.e., bosques y matorrales– (Previtali et al. 1998; Yamaguchi et al. 2003; Zabala et al. 2007; Schüttler et al. 2010; Valenzuela et al. 2013b), sugiriendo que en el PN Lanín podría evitar pastizales y pantanos, los tipos de hábitat preferidos por la mayoría de las aves acuáticas. Sin embargo, no siempre muestra estas preferencias (e.g.,

Halliwell & Macdonald 1996), y también puede seleccionar sitios sin árboles o arbustos, ya sean pastizales abiertos (García-González et al. 2002) o pantanos con abundante vegetación acuática emergente (Melero et al. 2008).

A su vez, además del tipo y la estructura de la vegetación, existen otros factores ambientales que también influyen en la selección de hábitat por los visones, tales como la presencia de competidores y depredadores (Lodé 1993; Bonesi & Macdonald 2004a; Zabala et al. 2007; Harrington & Macdonald 2008; Brzeziński et al. 2010; Valenzuela et al. 2013b), y la disponibilidad de alimento. En cuanto a esta última, las teorías de aprovisionamiento óptimo y de selección de hábitat predicen que los depredadores pasarán más tiempo en los parches de hábitat con más presas, y que las densidades de depredadores y de presas se encontrarán positivamente correlacionadas (Begon et al. 1999). En este sentido, se ha observado que dentro de su ámbito del hogar, el Visón pasa más tiempo en aquellos sitios con mayores densidades y/o disponibilidades de sus presas más comunes (Yamaguchi et al. 2003; Zabala et al. 2007; Wolff et al. 2015), incluyendo aves acuáticas (Arnold & Fritzell 1990), y es poco plausible que en el PN Lanín haya evitado los sitios con menos especies y abundancias de aves acuáticas. En suma, la selección de hábitat por el Visón no puede explicar de forma satisfactoria las correlaciones observadas.

Implicancias para la conservación de aves acuáticas y el manejo del Visón

El Visón está invadiendo el norte de la Patagonia andina y las evidencias provistas por este estudio observacional sugieren que este mamífero depredador exótico representaría un agente causal de defaunación. A nivel de poblaciones, se observaron efectos negativos sobre la abundancia de algunas especies, principalmente aquellas que nidifican y se alimentan en la costa o el ambiente terrestre adyacente (Figura 20). A nivel de comunidades, el impacto ecológico se habría manifestado en la abundancia total, la composición y la riqueza específica del ensamble de aves acuáticas. Entre las especies posiblemente afectadas, hay aves que son abundantes y comunes (e.g., cauquenes, patos y teros), y su declinación poblacional implicaría una disminución global de la abundancia de todo el ensamble. Por otro lado, la extinción local de algunas especies implicaría una disminución global de la riqueza específica del ensamble. Por ejemplo, el Pato de Anteojos *Specularias specularis* –una especie rara y escasa en el PN Lanín que está cercana a la amenaza a nivel global y amenazada a nivel nacional (López-Lanús et al. 2008; BirdLife International 2017a)–, nunca se observó durante los

muestreos en lagos invadidos por visones. El incremento en la abundancia de Macá Grande, una especie común pero poco abundante en el norte de la Patagonia andina, no contrarrestaría los efectos negativos del Visón sobre la abundancia del ensamble de aves acuáticas. De este modo, los efectos especie-específicos de los visones sobre las poblaciones de distintas aves acuáticas permitirían explicar los efectos observados a nivel de comunidades.

Estas conclusiones tienen dos implicancias teóricas. En primer lugar, el Visón podría estar representando un depredador totalmente novedoso en Patagonia continental. Cox & Lima (2006) propusieron que las presas nativas de una región no deberían ser ingenuas ante un depredador terrestre exótico proveniente de un continente contiguo y perteneciente a una familia de depredadores ya presentes en esa región. Esto se debe a que la ingenuidad de las presas ante un arquetipo de depredador sería el resultado del aislamiento y la falta de contacto con depredadores de una misma familia, y a que la capacidad dispersiva de los depredadores terrestres es suficiente como para que una familia de depredadores se distribuya a lo largo de continentes contiguos. Los carnívoros mustélidos inmigraron de Norteamérica a Sudamérica durante el gran intercambio biótico en el Plioceno (Vermeij 1991), y actualmente distintas especies de esta familia se encuentran presentes en toda la Patagonia, incluyendo los bosques patagónicos –e.g., Huillín *Lontra provocax* y Hurón Menor *Galictis cuja*– (Larivière & Jennings 2009). Por lo tanto, se deduce que las aves acuáticas de la Patagonia andina habrían estado expuestas durante su evolución y ontogenia al arquetipo de depredador de los mustélidos, y deberían presentar estrategias anti-depredador eficientes contra el Visón exótico.

Los resultados de este trabajo no apoyan esta hipótesis y sugieren que las aves acuáticas nativas de la Patagonia continental sí podrían mostrar ingenuidad ante el Visón. A pesar de que este carnívoro exótico está relacionado filogenéticamente con los mustélidos nativos, es un depredador ecológicamente diferente que puede adentrarse en lagos y juncales y depredar una gran variedad de aves acuáticas. En este sentido, ningún mustélido nativo de Patagonia depreda la misma proporción y variedad de aves que los visones (Medina 1997; Diuk-Wasser & Cassini 1998; Delibes et al. 2003; Fasola et al. 2009; Larivière & Jennings 2009; Valenzuela et al. 2013b). Por otro lado, Eurasia y Norteamérica también son continentes contiguos que intercambiaron biotas a lo largo del Cenozoico (Vermeij 1991), y distintas presas nativas de Europa deberían haber estado lo suficientemente expuestas al arquetipo de depredador de los mustélidos como

para presentar estrategias anti-depredador efectivas contra el Visón Americano. Sin embargo, allí éste depredador exótico también ha impactado sobre distintas presas, y se ha sugerido que representaría un depredador totalmente nuevo, con hábitos semi-acuáticos y con una dieta más generalista y oportunista que la de los mustélidos nativos de ese continente (Akanke 1972; Sidorovich 2000; Brzeziński et al. 2012).

En relación con esta conclusión, la segunda implicancia teórica es que la ingenuidad de las presas nativas ante un mamífero depredador exótico no se limita a las islas, sino que también podría observarse en regiones continentales. En general, la atención conservacionista de científicos y gestores acerca del impacto ecológico de especies exóticas invasoras se ha concentrado en islas (Simberloff 1995; Courchamp et al. 2003; Hilton & Cuthbert 2010), observándose que las aves y otros grupos de vertebrados tienen más especies afectadas por mamíferos depredadores exóticos en islas oceánicas que en continentes (Blackburn et al. 2004; Szabo et al. 2012; Bellard et al. 2016b; Doherty et al. 2016). Sin embargo, hay dos buenas razones para preocuparse por la defaunación y los depredadores exóticos en áreas continentales. Primero, la relativa invasibilidad y fragilidad de las biotas insulares y continentales no es una generalidad universal (Simberloff 1995), y en áreas continentales las presas también pueden ser ingenuas ante nuevos depredadores (Cox & Lima 2006; Brzeziński et al. 2012). Segundo, los patrones geográficos de extinciones han ido cambiando con el tiempo, y la tasa de extinción de distintos grupos de vertebrados, incluyendo a las aves, ha venido disminuyendo en islas mientras se ha ido acelerando en los continentes (Blackburn et al. 2004; Rockström et al. 2009; Szabo et al. 2012). Por lo tanto, ecosistemas de áreas continentales tales como los lagos del norte de la Patagonia andina, también podrían ser vulnerables al impacto ecológico de depredadores exóticos invasores como el Visón.

Por último, los resultados de este trabajo también tienen implicancias prácticas. La erradicación exitosa de mamíferos exóticos dañinos ha estado confinada a islas, mientras que la mayoría de los programas de control poblacional en áreas continentales han sido pequeños, descoordinados y poco eficaces (Mack et al. 2000; Courchamp et al. 2003; Bryce et al. 2011). En este contexto, para controlar mamíferos exóticos en regiones continentales se pueden priorizar áreas geográficas puntuales en base a distintos criterios, incluyendo la importancia de estas áreas para la conservación de la biodiversidad (Fasola & Valenzuela 2014). En este estudio, los lagos con costas fangosas y extensos juncuales asociados a mallines o vegas albergaron los ensambles de aves acuáticas más abundantes y diversos. Asimismo, las lagunas someras y los lagos

más pequeños del norte de la Patagonia andina también albergarían comunidades de aves acuáticas más ricas y abundantes (Peris et al. 2009; Pescador et al. 2012). Por otro lado, se ha observado que el éxito del control de visones en archipiélagos o áreas continentales depende de la inmigración desde islas o áreas vecinas sin remoción (Sidorovich & Polozov 2002; Nordström & Korpimäki 2004; Bonesi et al. 2007), y en el PN Lanín también se deberían priorizar lagos relativamente aislados de otros humedales con Visón (J Sanguinetti, PN Lanín, com. pers.). Así, el diseño de un plan de manejo de visones en áreas protegidas del norte de la Patagonia andina podría focalizarse en lagunas y pequeños lagos pantanosos que están relativamente aislados de otros humedales, tales como la laguna Huaca Mamuil y los lagos Curruhué Chico y Queñi. Además de controlar las poblaciones de un potencial agente causal de defaunación, la remoción de visones como manipulación experimental y en el marco de un esquema hipotético-deductivo –con muestras aleatorias, réplicas y sitios control–, permitirá confirmar distintas hipótesis sobre el impacto ecológico del Visón en el norte de la Patagonia andina (Parker et al. 1999; Park 2004), incluyendo algunas explicaciones de patrones observados en este estudio.

Capítulo 7. Conclusiones generales

“La belleza de la naturaleza reside en el detalle; el mensaje, en la generalidad. La apreciación óptima requiere de ambos...”. Stephen Jay Gould en *La Vida Maravillosa* (2008, página 9).

CONCLUSIONES EMPÍRICAS E IMPLICANCIAS DE CONSERVACIÓN Y DE MANEJO

En este estudio se observó que el Visón depreda una gran variedad taxonómica y ecológica de presas en humedales lacustres del PN Lanín. Sin embargo, no consumió todas las categorías de presa con la misma frecuencia: Los mamíferos (principalmente roedores cricétidos) y los insectos (principalmente ninfas de Odonatos) fueron los taxones más importantes, seguidos por las aves y los crustáceos. Distinguiendo gremios de presas, las presas acuáticas fueron más importantes que las presas terrestres, aunque los visones depredaron taxones que usan todos los tipos de hábitat que existen en el ecotono ripario, tanto en el ambiente acuático como en el terrestre. Dentro de las aves, los taxones más depredados fueron Rallidae (únicamente gallaretas), Passeriformes (incluyendo Rayadito y Huet-huet), Anatidae (principalmente patos del género *Anas*) y Podicipedidae. A su vez, los gremios de aves más depredados fueron los que usan el medio acuático.

No se observaron efectos evidentes del Visón sobre las aves terrestres más comunes que habitan los bosques riparios. Los patrones de uso de hábitat por distintas especies de Passeriformes fueron explicados por la hipótesis de la heterogeneidad de hábitat, las características especie-específicas de cada ave y las particularidades de la vegetación y la avifauna de los bosques patagónicos. De haber un impacto ecológico, éste se podría estar manifestando en propiedades poblacionales que no se evaluaron (e.g., éxito reproductivo, demografía). Sin embargo, el Visón sí afectó negativamente a los ensambles de aves acuáticas y las poblaciones de especies que usan el ambiente terrestre del ecotono ripario (cauquenes, algunos patos del género *Anas*, y teros). El efecto negativo sobre las gallaretas, una presa muy consumida por los visones, no habría sido tan evidente. El Macá Grande podría haberse beneficiado indirectamente, ya que no es tan vulnerable como otras aves a la depredación de los visones y compite con las gallaretas por sitios para nidificar.

Además de mostrar una dieta generalista con un amplio espectro de categorías taxonómicas y ecológicas de presas, el Visón también mostró un comportamiento oportunista, cambiando la dieta en función de la disponibilidad de aves acuáticas, un tipo provechoso de presa. Así, la dieta de los visones no solo depende de la disponibilidad particular de cada presa y de otros factores presentes en el contexto ecológico –e.g., presencia de competidores en el gremio de carnívoros nativos (Fasola et al. 2009; Valenzuela et al. 2013b)–, sino también de la disponibilidad de presas provechosas.

Debido a su dieta generalista y oportunista, el Visón podría impactar sobre comunidades enteras del norte de Patagonia andina. Se observó que ejerce un efecto negativo sobre las aves acuáticas, y en aquellas circunstancias donde éste es más abundante y hay menos aves acuáticas, parece verse forzado a cambiar la dieta para sobrevivir y sostener sus poblaciones, depredando tipos de presa poco digeribles, tales como ninfas de Odonatos, o que ofrecen poca recompensa energética por tiempo de manipulación, tales como ranas y lagartijas. Si el impacto sobre las aves acuáticas no se revierte, la presión de los visones sobre otros taxones podría continuar e intensificarse. Las aves acuáticas son un componente relativamente importante de la avifauna del PN Lanín, debido a la relevancia de los humedales en el área protegida y a la baja riqueza de aves terrestres en los bosques patagónicos. A su vez, las ranas y lagartijas presentan una gran cantidad de endemismos, reflejando la historia particular de la región. Así, el impacto ecológico del Visón podría empobrecer las comunidades de los lagos y bosques del norte de la Patagonia andina, quitándoles también parte de su singularidad biogeográfica.

Una práctica de manejo que podría revertir el impacto ecológico del Visón sobre las comunidades de la región es el de la remoción de visones para controlar o erradicar sus poblaciones. La remoción de visones ha tenido efectos beneficiosos sobre comunidades nativas en Europa (ver Banks et al. 2008). Dado que la erradicación de especies exóticas presenta distintos problemas en áreas continentales, la remoción de visones podría concentrarse primero en sitios importantes para la conservación de la biodiversidad (Fasola & Valenzuela 2014). Según los resultados de este trabajo y otros estudios previos (Peris et al. 2009; Pescador et al. 2012), los pantanos, lagunas y lagos pequeños del PN Lanín albergan los ensambles de aves acuáticas más abundantes y diversos. Dado que este tipo de humedales también albergan otros taxones amenazados por los visones, tales como las ranas endémicas (Iglesias & Pérez 1998; Ojeda et al. 2016), la remoción de visones podría reducir el efecto de su depredación sobre las aves acuáticas,

implicando a su vez un impacto menor sobre las comunidades nativas. Además de representar efectos deseados de conservación, estas afirmaciones sobre una práctica de manejo también constituyen efectos esperados de una práctica manipulativa o tratamiento experimental, y pueden ayudar a confirmar distintas hipótesis acerca del impacto ecológico del Visón sobre la biodiversidad nativa de la Patagonia andina.

IMPLICANCIAS TEÓRICAS Y EPISTÉMICAS

Para evaluar el impacto de un depredador exótico sobre sus presas, cada tipo de enfoque es útil en una etapa particular del proceso de comprensión del problema científico

Entendiendo como programa de investigación al abordaje del problema científico “¿cuál es el efecto ecológico del Visón sobre la biodiversidad nativa de la Patagonia andina?”, cada tipo de estudio para resolverlo se puede ubicar, de acuerdo a sus limitaciones y fortalezas inferenciales, en una etapa particular del proceso de la comprensión de tal problema científico: primero estudios predictivos –generalmente trabajos que notifican nuevos registros y la expansión geográfica de un depredador exótico–; luego estudios de dieta y estudios observacionales; y por último estudios experimentales (Park 2004). En general, vistos como enfoques metodológicos complementarios en el proceso de comprensión de un problema ecológico particular (Eberhardt 1977; Eberhardt & Thomas 1991; Pickett et al. 1994), cada tipo de estudio tiene limitaciones y fortalezas inferenciales que lo hacen más o menos adecuado según la comprensión de dicho problema científico.

Todavía no se ha confirmado el impacto ecológico del Visón en la Patagonia. El presente trabajo de tesis doctoral evaluó el efecto del Visón en el norte de la región mediante un estudio observacional complementado con un estudio de dieta, y tuvo en cuenta las críticas hechas a los trabajos de Peris et al. (2009) y Pescador et al. (2012), así como sugerencias hechas por distintos trabajos previos. Los resultados sugieren que el Visón constituiría un agente causal de defaunación al afectar a individuos, poblaciones y ensambles de aves nativas, principalmente aves acuáticas. Futuros estudios predictivos o de dieta no arrojarían tanta luz como nuevos estudios observacionales y experimentales en la comprensión del problema del impacto del Visón sobre la biodiversidad de la Patagonia.

El materialismo dialéctico y la teoría de la construcción de nicho permiten comprender las interacciones ecológicas entre los depredadores exóticos y sus presas

Los depredadores exóticos de dieta generalista y oportunista pueden ejercer por sí mismos –i.e, de forma directa, sin efectos indirectos a través de la red trófica– un impacto ecológico sobre comunidades enteras. La dieta generalista y el amplio espectro de presas implican que éstos depredan una gran variedad de taxones y gremios; el oportunismo implica que pueden cambiar de dieta en función del contexto ecológico. Esto ha sido observado para zorros, perros y gatos en Australia, o ratas negras en Nueva Zelanda (Paltridge 2002; Caut et al. 2008).

Sin embargo, si se evalúa el impacto ecológico de distintos depredadores exóticos sobre sus presas, se observa que el efecto sobre los taxones depredados ha sido condicionado no solo por el contexto ecológico sino también por la historia del mismo impacto. Es decir, el efecto sobre las presas es selectivo (i.e., las presas provechosas son más afectadas), es contexto–dependiente (i.e., se explica por la disponibilidad y el acceso a las presas provechosas), y es histórico (i.e., se explica por la sucesión de los estados previos del sistema depredador exótico–comunidad nativa). Esto se observa para la Perca del Nilo en el Lago Victoria (Ogutu-Ohwayo 1990; Witte et al. 1992) y la Serpiente Arborícola Marrón en la Isla Guam (Fritts & Rodda 1998; Wiles et al. 2003), y podría estar manifestándose para el Visón Americano en el norte de la Patagonia andina.

Este enfoque para describir el impacto ecológico por depredadores exóticos sobre sus presas en un área invadida particular, no responde ni al idealismo ni a los procesos lineales de causa–efecto, que caracterizan al determinismo y al reduccionismo en la ciencia moderna (Levins & Lewontin 1980, 2015). No generaliza ni construye modelos teóricos –abstractos y universales–, ni demoniza a los depredadores exóticos como *necesarios* agentes causales del empobrecimiento ecológico en un área invadida. Simplemente, observa la historia, el contexto ecológico y las interacciones entre el depredador exótico y la comunidad nativa para comprender todo el sistema de estudio. Es decir, responde a los principios del materialismo dialéctico en biología: (a) historicidad del problema científico; (b) interconexión universal entre todas las cosas; (c) heterogeneidad interna de todas las cosas; (d) interpenetración de los opuestos; (e) integración entre niveles de organización (Levins & Lewontin 2015).

Estos principios son adecuados para comprender las contingencias del sistema de estudio “Visón, depredador exótico–aves, presas nativas”, dos opuestos aparentemente

mutuamente excluyentes, pero que ahora se encuentran compenetrados. El estado presente del sistema de estudio –e.g., parámetros poblacionales de visones asilvestrados y aves nativas– es explicado por: la *historia* –i.e., la sucesión de estados previos del sistema, incluyendo la historia de la Patagonia andina durante el Cenozoico–; las *interacciones* directas e indirectas entre los visones, las aves y otros taxones –e.g., las aves acuáticas amortiguan el impacto de los visones sobre insectos, ranas y lagartijas, y los visones liberan sitios de nidificación para el Macá Grande al depredar gallaretas–; las propiedades de las *partes* –i.e., las características especie-específicas de los visones, las aves y otros taxones–, así como de la *totalidad* o contexto ecológico –e.g., las propiedades de las comunidades, el tipo de hábitat terrestre, la estructura de la vegetación a nivel de micro- o macrohábitat, el tipo de sustrato bentónico-costero–.

El enfoque del materialismo dialéctico para describir y explicar las interacciones entre los depredadores exóticos y sus presas se relaciona con la teoría de la construcción de nicho. La hipótesis central de esta teoría afirma que los organismos modifican de forma activa y selectiva sus ambientes, modificando a su vez las presiones de selección que condicionan su propia evolución (Laland et al. 2016). Los depredadores exóticos con dietas generalistas y oportunistas depredan de forma selectiva las presas provechosas y asequibles según sus propias preferencias y capacidades, modificando –también de forma selectiva– las comunidades nativas y viéndose forzados a cambiar la dieta y a desarrollar nuevos hábitos y comportamientos de alimentación, incluyendo nuevas técnicas de caza. Esto también se observó para la Perca del Nilo en el Lago Victoria y la Serpiente Arborícola Marrón en la Isla Guam, y podría estar manifestándose para el Visón Americano en los lagos del norte de la Patagonia andina. En este sentido, los depredadores exóticos representan un objeto de estudio interesante para contrastar hipótesis sobre la evolución por construcción de nicho.

PRÓXIMOS PASOS

Aceptando una integración metodológica en ecología, una secuencia estratégica y eficiente de investigaciones en el sentido del método de la inferencia fuerte (Platt 1964) comenzaría con estudios observacionales a gran escala para identificar y describir patrones generalizables, y luego seguiría con estudios experimentales a pequeña escala para contrastar y refinar las hipótesis mecanicistas que explican aquellos patrones (Eberhardt 1977). El enfoque observacional y el estudio de dieta del presente trabajo fueron rigurosamente diseñados y concluyen con una serie de hipótesis contrastables

mediante estudios experimentales que pueden consistir en prácticas manipulativas de remoción de visones asilvestrados en distintas áreas protegidas del norte de la Patagonia Andina. La remoción de Visón como experimento de campo puede estar integrada a planes de manejo adaptativo que no descuiden ni las problemáticas de conservación generadas por esta especie ni el refinamiento de la práctica de manejo en sí (Park 2004), todo lo cual es de interés para distintas áreas protegidas del norte de la Patagonia (J. Sanguinetti, PN Lanín, y L Guichón, CONICET, com. pers.). A su vez, la remoción experimental de Visón asistida por instituciones públicas de gestión de recursos naturales, tales como la Administración de Parques Nacionales y la Dirección de Áreas Naturales Protegidas de la provincia de Neuquén, puede ayudar a resolver los problemas metodológicos que arrastran los problemas logísticos de los experimentos de campo, garantizando una muestra adecuada para hacer inferencias estadísticas mediante el enfoque de la prueba de hipótesis (Eberhardt & Thomas 1991). Esta interacción mutualista entre políticas públicas y comunidad científica podría redundar en un beneficio para todos los habitantes del norte de la Patagonia andina, incluyendo a las aves y los seres humanos.

Referencias bibliográficas

- AARS, J; X LAMBIN; R DENNY & C GRIFFIN. 2001. Water vole in the Scottish uplands: distribution patterns of disturbed and pristine populations ahead and behind the American mink invasion front. *Anim. Conserv.* **4**:187-194.
- ADMINISTRACIÓN DE PARQUES NACIONALES. 2012. *Plan de Gestión del Parque Nacional Lanín*. Tomo I: Caracterización y Diagnóstico. Administración de Parques Nacionales, Neuquén. 261 pp. Comunicación pública, <http://www.sib.gov.ar/area/APN*LA> [15 noviembre 2016].
- AHO, K; DW DERRYBERRY & T PETERSON. 2014. Model selection for ecologists: the worldviews of AIC and BIC. *Ecology* **95**:631-636.
- AHOLA, M; M NORDSTRÖM; PB BANKS; N LAANETU & E KORPIMÄKI. 2006. Alien mink predation induces prolonged declines in archipelago amphibians. *Proc. R. Soc. B* **273**:1261-1265.
- AKANDE, M. 1972. The food of feral mink (*Mustela vison*) in Scotland. *J. Zool., Lond.* **167**:475-479.
- ALONSO, J. 2008. *Inventario de las aves del Parque Nacional Pre-Delta*. Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires. 95 pp.
- ALTAMIRANO, TA; JT IBARRA; F HERNÁNDEZ; I ROJAS; J LAKER & C BONACIC. 2012. *Hábitos de Nidificación de las Aves del Bosque Templado Andino de Chile*. Ministerio del Medio Ambiente y Pontificia Universidad de Chile, Santiago. 113 pp.
- AMICO, GC; D GARCÍA & MA RODRÍGUEZ-CABAL. 2008. Spatial structure and scale-dependent microhabitat use of endemic “tapaculos” (Rhinocryptidae) in a temperate forest of southern South America. *Ecología Austral* **18**:169-180.
- ANDERSEN, DC & JA MACMAHON. 1986. An assessment of ground-nest depredation in a catastrophically disturbed region, Mount St. Helens, Washington. *Auk* **103**:622-626.
- ANDERSON, CB & R ROZZI. 2000. Bird assemblages in the southernmost forests of the world: methodological variations for determining species composition. *An. Inst. Patagon. Ser. Cienc. Nat.* **28**:89-100.
- ANDERSON, CB; R ROZZI; JC TORRES-MURA; SM MCGEHEE; MF SHERRIFFS ET AL. 2006. Exotic vertebrate fauna in the remote and pristine sub-Antarctic Cape Horn Archipelago, Chile. *Biodivers. Conserv.* **15**:3295-3313.

- ANDERSON, DR. 2001. The need to get the basics right in wildlife field studies. *Wildl. Soc. Bul.* **29**:1294-1297.
- ANDERSON, DR; KP BURNHAM & WL THOMPSON. 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *J. Wildl. Manage.* **64**:912-923.
- ANDRÉN, H & P ANGELSTAM. 1988. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. *Ecology* **69**:544-547.
- ARNOLD, TW, & EK FRITZELL. 1990. Habitat use by male mink in relation to wetland characteristics and avian prey abundances. *Can. J. Zool.* **68**:2205-2208.
- BALLARI, SA; CB ANDERSON & AEJ VALENZUELA. 2016. Understanding trends in biological invasions by introduced mammals in southern South America: a review of research and management. *Mammal Rev.* **46**:229-240.
- BALMFORD, A; A BRUNER; P COOPER; R COSTANZA; S FARBER ET AL. 2002. Economic reasons for conserving wild nature. *Science* **297**:950-953.
- BALSEIRO, E; MS SOUZA; I SERRA OLABUENAGA; L WOLINSKI; M BASTIDAS NAVARRO ET AL. 2014. Effect of the Puyehue-Cordon Caulle volcanic complex eruption on crustacean zooplankton of Andean lakes. *Ecología Austral* **24**:75-82.
- BANKS, PB; K NORRDAHL; M NORDSTRÖM & E KORPIMÄKI. 2004. Dynamic impacts of feral mink predation on vole metapopulations in the outer archipelago of the Baltic Sea. *Oikos* **105**:79-88.
- BANKS, PB; M NORDSTRÖM; M AHOLA; P SALO; K FEY & E KORPIMÄKI. 2008. Impacts of alien mink predation on island vertebrate communities of the Baltic Sea Archipelago: review of a long term experimental study. *Boreal Environ. Res.* **13**:3-16.
- BARNOSKY, AD; N MATZKE; S TOMIYA; GOU WOGAN; B SWARTZ ET AL. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* **471**:51-57.
- BARTON, K. 2016. *MuMIn: Multi-Model Inference*. R package version 1.15.6. <<http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>>
- BARTOSZEWICZ, M & A ZALEWSKI. 2003. American mink, *Mustela vison* diet and predation on waterfowl in the Słońsk Reserve, western Poland. *Folia Zool.* **52**:225-238.
- BARYSHNIKOV, GE & AV ABRAMOV. 1997. Structure of baculum (*os penis*) in Mustelidae (Mammalia, Carnivora), communication 1. *Zool. Zhurnal* **76**:1399-1410.
- BEGON, M; JL HARPER & CR TOWNSEND. 1999. *Ecología: Individuos, Poblaciones y Comunidades*. Ediciones Omega, Barcelona. 1148 pp.
- BELLARD, C; P CASSEY & TM BLACKBURN. 2016a. Alien species as a driver of recent extinctions. *Biol. Lett.* **12**:20150623.

- BELLARD, C; P GENOVESI & JM JESCHKLE. 2016b. Global patterns in threats to vertebrates by biological invasions. *Proc. R. Soc. B* **283**:20152454.
- BERENSTECHER, B; D GANGI; A GONZÁLEZ-ARZAC; ML MARTÍNEZ; EJ CHAVES ET AL. 2016. Litter microbial and soil faunal communities stimulated in the wake of volcanic eruption in a semi-arid Woodland in Patagonia, Argentina. *Funct. Ecol.* doi: 10.1111/1365-2435.12683
- BIBBY, CJ; ND BURGESS & DA HILL. 1992. *Bird Census Techniques*. Academic Press, San Diego. 257 pp.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL. 2017a. IUCN Red List for birds. <<http://www.birdlife.org>> [15 marzo 2017].
- BIRDLIFE INTERNATIONAL. 2017b. Endemic Bird Areas factsheet: Chilean temperate forests. <<http://www.birdlife.org>> [15 marzo 2017].
- BIRKS, JDS & N DUNSTONE. 1984. A note on prey remains collected from the dens of feral mink (*Mustela vison*) in a coastal habitat. *J. Zool., Lond.* **203**:279-301.
- BIRKS, JDS & N DUNSTONE. 1985. Sex-related differences in the diet of the mink *Mustela vison*. *Holarctic Ecol.* **8**:245-252.
- BLACKBURN, TM & KJ GASTON. 1996. Spatial patterns in the species richness of birds in the new world. *Ecography* **19**:369-376.
- BLACKBURN, TM; P CASSEY; RP DUNCAN; KL EVANS & KJ GASTON. 2004. Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. *Science* **305**:1955-1958.
- BLAKE, JR. 1977. *Manual of Neotropical Birds*. Vol. 1. Spheniscidae (penguins) to Laridae (gulls and allies). The University of Chicago Press. 674 pp.
- BLOCK, WM; KA WITH & ML MORRISON. 1987. On measuring bird habitat: influence of observer variability and sample size. *Condor* **89**:241-251.
- BLOCK, WM & LA BRENNAN. 1993. The habitat concept in ornithology: Theory and applications. *Curr. Ornithol.* **11**:35-91.
- BOCK, CE & LW LEPTHIEN. 1976. Population growth in the Cattle Egret. *Auk* **93**:164-166.
- BOITANI, L; C PAOLO & A MORTELLITI. 2012. Designing carnivore surveys (Capítulo 2) Pp. 8-30 en: Boitani, L & Powell RA (eds). *Carnivore Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Oxford University Press, New York. 506 pp.
- BONESI, L & DW MADCONALD. 2004a. Differential habitat use promotes sustainable coexistence between the specialist otter and the generalist mink. *Oikos* **106**:509-519.

- BONESI, L & DW MACDONALD. 2004b. Evaluation of sign surveys as a way to estimate the relative abundance of American mink (*Mustela vison*). *J. Zool., London* **262**:65-72.
- BONESI, L; P CHANIN & DW MACDONALD. 2004. Competition between Eurasian otter *Lutra lutra* and American mink *Mustela vison* probed by niche shift. *Oikos* **106**:19-26.
- BONESI, L; SP RUSHTON & DW MACDONALD. 2007. Trapping for mink control and water vole survival: Identifying key criteria using a spatially explicit individual based model. *Biol. Conserv.* **136**:636-650.
- BRANDOLIN, PG & PG BLENDINGER. 2016. Effect of habitat and landscape structure on waterbird abundance in wetlands of central Argentina. *Wetlands Ecol. Manage.* **24**:93-105.
- BREAULT, AM & KM CHENG. 1988. Surplus killing of Eared Grebes, *Podiceps nigricollis*, by Mink, *Mustela vison*, in Central British Columbia. *Can. Field Nat.* **102**:738-739.
- BROM, TG. 1986. Microscopic identification of feathers and feather fragments of palearctic birds. *Bijdr. Dierkd.* **56**:181-204.
- BROWN, CE; CB ANDERSON; S IPPY; MF SHERRIFFS; R CHARLIN ET AL. 2007. The autoecology of the Fío-fío (*Elaenia albiceps* Lafresnaye & D'Orbigny) in subantarctic forests of the Cape Horn Biosphere Reserve, Chile. *An. Inst. Pat.* **35**:29-40.
- BROWN, KP. 1997. Predation at nests of two New Zealand endemic passerines; implications for bird community restoration. *Pac. Conserv. Biol.* **3**:91-98.
- BROWN, KP; H MOLLER; J INNES & P JANSEN. 1998. Identifying predators at nests of small birds in a New Zealand forest. *Ibis* **140**:274-279.
- BRYCE, R; MK OLIVER; L DAVIES; H GRAY; J URQUHART & X LAMBIN. 2011. Turning back the tide of American mink invasion at an unprecedented scale through community participation and adaptive management. *Biol. Conserv.* **144**:575-583.
- BRZEZIŃSKI, M. 2008. Food habits of the American mink *Mustela vison* in the Mazurian Lakeland, Northeastern Poland. *Mamm. Biol.* **73**:177-188.
- BRZEZIŃSKI, M; M MARZEC & M ŹMIHORSKI. 2010a. Spatial distribution, activity, habitat selection of American mink (*Neovison vison*) and polecats (*Mustela putorius*) inhabiting the vicinity of eutrophic lakes in NE Poland. *Folia Zool.* **59**:183-191.
- BRZEZIŃSKI, M; J ROMANOWSKI; M ŹMIHORSKI & K KARPOWICZ. 2010b. Muskrat (*Ondatra zibethicus*) decline after the expansion of American mink (*Neovison vison*) in Poland. *Eur. J. Wildl. Res.* **56**:341-348.

- BRZEZIŃSKI, M; M NATORFF; A ZALEWSKI & M ŽMIHORSKI. 2012. Numerical and behavioral responses of waterfowl to the invasive American mink: A conservation paradox. *Biol. Conserv.* **147**:68-78.
- BRZEZIŃSKI, M & M MARZEC. 2003. Correction factors used for estimating prey biomass in the diet of American mink *Mustela vison*. *Acta Theriol.* **48**:247-254.
- BUNGE, M. 1961. *Causalidad. El principio de causalidad en la ciencia moderna*. EUDEBA, Buenos Aires. 394 pp.
- BUNGE, M. 1966. *La Ciencia, su Método y su Filosofía*. Ediciones Siglo Veinte, Bs. As. 159 pp.
- BURNHAM, KP & DR ANDERSON. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, New York. 488 pp.
- BURNHAM, KP; DR ANDERSON & KP HUYVAERT. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **65**:23-35.
- BUTCHART, SHM; M WALPOLE; B COLLEN; A VAN STRIEN; JPW SCHARLEMANN ET AL. 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* **328**:1164-1168.
- BUTCHER, GS. 1981. Northern orioles disappear with Mt. St. Helens ashfall. *Murrelet* **62**:15-16.
- CABRERA, AL. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* **14**:1-42.
- CABRERA, AL & A WILLINK. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington D.C. 123 pp.
- CANEVARI, M & O VACCARO. 2007. *Guía de Mamíferos del Sur de América del Sur*. Literature of Latin America, Bs. As. 413 pp.
- CAPRA, F. 1998. *La trama de la vida: Una nueva perspectiva de los sistemas vivos*. Editorial Anagrama, Barcelona. 359 pp.
- CARBONERAS, C. 1992. Family Anatidae (Ducks, Geese and Swans). Pp. 536-628 en: del Hoyo, J; A Elliott & J Sargatal (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 1. Lynx Edicions, Barcelona. 696 pp.
- CASSINI, MH; L FASOLA; C CHEHÉBAR & DW MACDONALD. 2009. Scale-dependent analysis of an otter-crustacean system in Argentinean Patagonia. *Naturwissenschaften* **96**:593-599.
- CASTELLÓN, TD & KE SIEVING. 2006. An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. *Conserv. Biol.* **20**:135-145.

- CAUT, S; E ANGULO & F COURCHAMP. 2008. Dietary shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. *J. Appl. Ecol.* **45**:428-437.
- CEBALLOS, G & PR EHRLICH. 2002. Mammal population losses and the extinction crisis. *Science* **296**:904-907.
- CEBALLOS, G; PR EHRLICH; AD BARNOSKY; A GARCÍA; RM PRINGLE & TM PALMER. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci. Adv.* **1**:e1400253.
- CERÓN, G & A TREJO. 2012. Torrent Duck (*Merganetta armata*) population trend in Northwestern Patagonia, Argentina. *Ornitol. Neotrop.* **23**:407-415.
- CHALFOUN, AD; MJ RATNASWAMY & FR III THOMPSON. Songbird nest predators in forest–pasture edge and forest interior in a fragmented landscape. *Ecol. Appl.* **12**:858-867.
- CHAMBERLAIN, TC. 1965. The method of multiple working hypotheses. *Science* **148**:754-759.
- CHANIN, PRF & I LINN. 1980. The diet of the feral mink (*Mustela vison*) in southwest Britain. *J. Zool., Lond.* **192**:205-223.
- CHAPIN III, FS; BH WALKER; RJ HOBBS; DU HOOPER; JH LAWTON ET AL. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* **277**:500-504.
- CHAPIN III, FS; ES ZAVALETA; VT EVINER; RL NAYLOR; PM VITOUSEK ET AL. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**:234-242.
- CHÉBEZ, JC; U PARDIÑAS & P TETA. 2014. *Mamíferos Terrestres de la Patagonia, Sur de Argentina y Chile*. Vázquez Mazzini, Bs. As. 208 pp.
- CHEHÉBAR, CE. 1985. A survey of the Southern River Otter *Lutra provocax* Thomas in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Biol. Conserv.* **32**:299-307.
- CHEHÉBAR, CE; A GALLUR; G GIANNICO; MD GOTTELLI & P YORIO. 1986. A survey of the Southern River Otter *Lutra provocax* in Lanín, Puelo and Los Alerces National Parks, Argentina and evaluation of its conservation status. *Biol. Conserv.* **38**:293-304.
- CHEHÉBAR, C & S MARTÍN. 1989. Guía para el reconocimiento microscópico de los pelos de los mamíferos de la Patagonia. *Doñana, Acta Vertebrata* **16**:247-291.
- CHETTRI, N; DC DEB; E SHARMA & R JACKSON. 2005. The relationship between bird communities and habitat. *Mt. Res. Dev.* **25**:235-243.
- CHIMNER, RA; GL BONVISSUTO; MV CREMONA; JJ GAITAN & CR LÓPEZ. 2011. Ecohyrological conditions of wetlands along a precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Ecología Austral* **21**:329-337.

- CHRISTIE, M; E RAMILO & MD BETINELLI. 2004. *Aves del Noroeste patagónico. Atlas y guía*. Sociedad Naturalista Andino Patagónica, L.O.L.A., Buenos Aires.
- CICS/UNESCO. 2015. *Informe Mundial sobre Ciencias Sociales 2013; Cambios Ambientales Globales*. UNESCO, París. 687 pp.
- CLAUSEN, JC; IM ORTEGA; CM GLAUDE; RA RELYEA; G GARAY & O GUINEO. 2006. Classification of wetlands in a Patagonian National Park, Chile. *Wetlands* **26**:217-229.
- CLAVERO, M & E GARCÍA-BERTHOU. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends Ecol. Evol.* **20**: 110.
- CLODE, D & DW MACDONALD. 1995. Evidence for food competition between mink (*Mustela vison*) and otter (*Lutra lutra*) on Scottish islands. *J. Zool., Lond.* **237**:435-444.
- CLODE, D & DW MACDONALD. 2002. Invasive predators and the conservation of island birds: the case of American mink *Mustela vison* and terns *Sterna* spp. in the Western Isles, Scotland. *Bird Study* **49**:118-123.
- CLOUT MN & JC RUSSELL. 2011. Predators. Pp. 557-561 en: Simberloff, D & M Rejmánek (eds.). *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, Los Angeles. 765 pp.
- CODY, ML. 1970. Chilean bird distribution. *Ecology* **51**:455-464.
- CODY, ML. 1974. *Competition and the Structure of Bird Communities*. Princeton University Press, Princeton. 318 pp.
- CODY, ML. 1985. An introduction to habitat selection in birds (Capítulo 1). Pp. 3-56 en: Cody, ML (ed.). *Habitat Selection in Birds*. Academic Press, San Diego. 558 pp.
- COHEN, J. 1994. The earth is round ($p < .05$). *Am. Psychol.* **49**:997-1003.
- COLLAR, NJ. 1997. Family Psittacidae (Parrots). Pp. 280-477 en: del Hoyo, J; A Elliott & J Sargatal (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 4. Sandgrouse to Cuckoos. Lynx Edicions, Barcelona. 679 pp.
- COPI, IM. 1969. Falacias no formales (Capítulo 3). Pp. 59-91 en: Copi, IM. *Introducción a la Lógica*. 7ma ed. EUDEBA, Buenos Aires. 443 pp.
- COSTANZA, R; R D'ARGE; R DE GROOT; S FARBER; M GRASSO ET AL. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387**:253-260.
- COURCHAMP, F; JL CHAPIUS & M PASCAL. 2003. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biol. Rev.* **78**:347-383.
- COX, JG & SL LIMA. 2006. Naiveté and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends Ecol. Evol.* **21**:674-680.

- CRAIK, JCA. 1995. Effects of North American mink on the breeding success of terns and smaller gulls in west Scotland. *Seabird* **17**:3-11.
- CRAIK, JCA. 1997. Long-term effects of North American Mink *Mustela vison* on seabirds in western Scotland. *Bird Study* **44**:303-309.
- CREGO, RD; JE JIMÉNEZ & R ROZZI. 2016. A synergistic trio of invasive mammals? Facilitative interactions among beavers, muskrats, and mink at the southern end of the Americas. *Biol. Invasions* **18**:1923-1938.
- CROLL, DA; JL MARON; JA ESTES; EM DANNER & GV BYRD. 2005. Introduced predators transform subarctic islands from grassland to tundra. *Science* **307**:1959-1961.
- CROOKS, JA. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* **97**:153-166.
- CROSBY, GT. 1972. Spread of the Cattle Egret in the Western Hemisphere. *Bird-Banding* **43**:205-2012.
- CUSSAC, VE; E HABIT; J CIANCIO; MA BATTINI; C RIVA ROSSI ET AL. 2016. Freshwater fishes of Patagonia: conservation and fisheries. *J. Fish Biol.* **89**:1068-1097.
- CZECH, B & PR KRAUSMAN. 1999. Public opinion on endangered species conservation and policy. *Soc. Nat. Resour.* **12**:469-479.
- DALSGAARD, B; GM HILTON; GAL GRAY; L AYMER; J BOATSWAIN ET AL. 2007. Impacts of a volcanic eruption on the forest bird community of Montserrat, Lesser Antilles. *Ibis* **149**:298-312.
- DAVIS, MA. 2006. Invasion biology 1958-2005: the pursuit of science and conservation (Capítulo 3). Pp. 35-64 en: Cadotte, MW; SM McMahan & T Fukami (eds.). *Conceptual Ecology and Invasion Biology: Reciprocal Approaches to Nature*. Springer, Netherlands.
- DAVIS, MA. 2011. Invasion Biology. Pp. 364-369 en: Simberloff, D & M Rejmánek (eds.). *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, Los Angeles. 765 pp.
- DAY, MG. 1966. Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. *J. Zool., London* **148**:201-217.
- DAY, MG & I LINN. 1972. Notes on the food of feral mink *Mustela vison* in England and Wales. *J. Zool., Lond.* **167**:463-473.
- DE SANTO, TL; MF WILLSON; KE SIEVING & JJ ARMESTO. 2002. Nesting biology of tapaculos (Rhinocryptidae) in fragmented south-temperate rainforest of Chile. *Condor* **104**:482-495.

- DELIBES, M; A TRAVIANI; SC ZAPATA & F PALOMARES. 2003. Alien mammals and the trophic position of the lesser grison (*Galictis cuja*) in Argentinean Patagonia. *Can. J. Zool.* **81**:157-162.
- DENNIS, RLH; TG SHREEVE & H VAN DYCK. 2003. Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *Oikos* **102**:417-426.
- DI BITETTI, MS. 2012. ¿Qué es el hábitat? Ambigüedad en el uso de jerga técnica. *Ecología Austral* **22**:137-143.
- DI GIÁCOMO, AG. 2005. Aves de la Reserva El Bagual. Pp. 201-465 en: Di Gácomo, AG & SF Krapovickas (eds.). *Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área protegida del Chaco Húmedo*. Temas de Naturaleza y Conservación 4. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires. 592 pp.
- DIRZO, R; HS YOUNG; M GALETTI; G CEBALLOS; NJB ISAAC & B COLLEN. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* **345**:401-406.
- DIUK-WASSER, MA & MH CASSINI. 1998. A study on the diet of Minor Grisons and a preliminary analysis of their role in the control of rabbits in Patagonia. *Stud. Neotrop. Fauna & Environm.* **33**:3-6.
- DOBKIN, DS & AC RICH. 1998. Comparison of line-transect, spot-map, and point-count surveys for birds in riparian habitats of the great basin. *J. Field Ornithol.* **69**:430-443.
- DOHERTY, TS; AS GLEN; DG NIMMO; EG RICHIE & CR DICKMAN. 2016. Invasive predators and global biodiversity loss. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **13**:11261-11265.
- DOMÍNGUEZ, E & HR FERNÁNDEZ. 2009. *Macroinvertebrados Bentónicos Sudamericanos. Sistemática y Biología*. Fundación Miguel Lillo, Tucumán. 656 pp.
- DONÁZAR JA; A TRAVIANI; O CEBALLOS; M DELIBES & F HIRALDO. 1997. Food habits of the great horned owl in northwestern Argentine Patagonia: the role of introduced lagomorphs. *J. Raptor Res.* **31**:380-386.
- DORMANN, CF; J ELITH; S BACHER; C BUCHMANN; G CARL ET AL. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* **36**:027-046.
- DOVE, CJ. 2000. A descriptive and phylogenetic analysis of plumulaceous feather characters in Charadriiformes. *Ornithol. Monogr.* **51**:1-163.
- DOYLE, AT. 1990. Use of riparian and upland habitats by small mammals. *J. Mamm.* **71**:14-23.

- EBERHARDT, LL. 1977. Applied systems ecology: models, data, and statistical methods. Pp. 43-55 en: Innis, GS (ed.). New directions in the analysis of ecological systems. Part I. The Society for Computer Simulation, California.
- EBERHARDT, LL & JM THOMAS. 1991. Designing environmental field studies. *Ecol. Monogr.* **61**:53-73.
- EHRlich, PR & AH EHRlich. 2012. Solving the human predicament. *Int. J. Environ. Stud.* **69**:557-465.
- EHRlich, PR & AH EHRlich. 2013. Can a collapse of global civilization be avoided? *Proc. R. Soc. B* **280**:20122845.
- EHRlich, PR & GC DAILY. 1993. Population extinction and saving biodiversity. *Ambio* **22**:64-68.
- ELDRIDGE, J. 1990. Aquatic invertebrates important for waterfowl production. U. S. Fish and Wildlife Service, Waterfowl Management Handbook, Fish and Wildlife Leaflet 13.3.3:1-7.
- ELIZALDE, L. 2014. Volcanism and arthropods: a review. *Ecología Austral* **24**:3-16.
- ELTON, CS. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London. 181 pp.
- ERRINGTON, PL. 1954. The special responsiveness of minks to epizootics in muskrat populations. *Ecol. Monogr.* **24**:377-393.
- ESTADES, CE. 1997. Bird-habitat relationships in a vegetational gradient in the Andes of Central Chile. *Condor* **99**:719-727.
- FARJI-BRENER, AG. 2003. Uso correcto, parcial e incorrecto de los términos “hipótesis” y “predicciones” en ecología. *Ecología Austral* **13**:223-227.
- FARJI-BRENER, AG. 2004. ¿Son hipótesis las hipótesis estadísticas? *Ecología Austral* **14**:201-203.
- FARJI-BRENER, AG. 2006. La (significativa) importancia biológica de la no-significancia estadística. *Ecología Austral* **16**:79-84.
- FASOLA, L; CE CHEHÉBAR; DW MACDONALD; G PORRO & MH CASSINI. 2009. Do alien North American mink compete for resources with native South American river otter in Argentinean Patagonia? *J. Zool., London* **277**:187-195.
- FASOLA, L; J MUZIO; C CHEHÉBAR; M CASSINI & DW MACDONALD. 2011. Range expansion and prey use of American mink in Argentinean Patagonia: dilemmas for conservation. *Eur. J. Wildl. Res.* **57**:283-294.

- FASOLA, L & AEJ VALENZUELA. 2014. Invasive carnivores in Patagonia: defining priorities for their management using the American mink (*Neovison vison*) as a case study. *Ecología Austral* **24**:173-182.
- FASOLA, L & I ROESLER. 2016. Invasive predator control program in Austral Patagonia for endangered bird conservation. *Eur. J. Wildl. Res.* **62**:601-608.
- FAUTH, JE; J BERNARDO; M CAMARA; WJ RESETARITS JR. ET AL. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. *Am. Nat.* **147**:282-286.
- FEINSINGER, P. 2012. Lo que *es*, lo que *podría ser* y el análisis e interpretación de los datos de un estudio de campo. *Ecol. Boliv.* **47**:1-6.
- FEINSINGER, P. 2013. Metodologías de investigación en ecología aplicada y básica: ¿cuál estoy siguiendo, y por qué? *Rev. Chil. Hist. Nat.* **86**:385-402.
- FERRERAS, P & DW MACDONALD. 1999. The impact of American mink *Mustela vison* on water birds in the upper Thames. *J. Appl. Ecol.* **36**:701-708.
- FEY, K; PB BANKS; L OKSANEN & E KORPIMÄKI. 2009. Does removal of an alien predator from small islands in the Baltic Sea induce trophic cascade. *Ecography* **32**:546-552.
- FISCHER, D; P PAVLUVČÍK; F SEDLÁČEK & ŠÁLEK. 2009. Predation of the alien American mink, *Mustela vison* on native crayfish in middle-sized stream in central and western Bohemia. *Folia Zool.* **58**:45-56.
- FLORES, DA. 2012. *Dromiciops gliroides* (Thomas), Monito de Monte. Pp. 58 en: Ojeda, RA; V Chillo & GB Díaz Isenrath (eds.). *Libro Rojo de Mamíferos Amenazados de la Argentina*. SAREM, Argentina. 257 pp.
- FLOYD, DA & JE ANDERSON. 1987. A comparison of three methods for estimating plant cover. *J. Ecol.* **75**:221-228.
- FOURNIER, DA; HJ SKAUG; J ANCHETA; J IANELLI; A MAGNUSSON; ET AL. 2012. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optim. Methods Softw.* **27**:233-249.
- FOX, J & S WEISBERG. 2011. *An {R} Companion to Applied Regression*. Thousand Oaks CA: Sage. <<http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfoxx/Books/Companion>> (Accessed 15 August 2017).
- FRAGA, RM. 2000. Introduced feral mink *Mustela vison* in Patagonia: a plausible cause of population declines in the Austral Rail *Rallus antarcticus*? *Cotinga* **13**:70-71.
- FRATERRIGO, JM, & JA RUSAK. 2008. Disturbance-driven changes in the variability of ecological patterns and processes. *Ecol. Lett.* **11**:756-770.

- FRITTS, TH & GH RODDA. 1998. The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: A case history of Guam. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **29**:113-140.
- FUKAMI, T; DA WARDLE; PJ BELLINGHAM; CPH MULDER; DR TOWNS ET AL. 2006. Above- and below-ground impacts of introduced predators in seabird-dominated island ecosystems. *Ecol. Lett.* **9**:1299-1307.
- FUNES, MC; J SANGUINETTI; P LACLAU; L MARESCA; L GARCÍA ET AL. 2006. *Diagnóstico del estado de conservación de la biodiversidad en el Parque Nacional Lanín: su viabilidad de protección a largo plazo*. Informe final. Parque Nacional Lanín, San Martín de Los Andes, Neuquén. 282 pp.
- GAITÁN, J; F RAFFO; J AYESA; F UMAÑA & D BRAN. 2011. Zonificación del área afectada por cenizas volcánicas en Río Negro y Neuquén. *Presencia* **57**:5-7.
- GALLARDO, MH & CL MERCADO. 1999. Mast seeding of bamboo shrubs and mouse outbreaks in southern Chile. *Mastozool. Neotrop.* **6**:103-111.
- GARAY, G; WE JOHNSON & WL FRANKLIN. 1991. Relative abundance of aquatic birds and their use of wetlands in the Patagonia of southern Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **64**:127-137.
- GARCÍA-DÍAZ, P; V ARÉVALO; R VICENTE & M LIZANA. 2013. The impact of the American mink (*Neovison vison*) on native vertebrates in mountainous streams in Central Spain. *Eur. J. Wildl. Res.* **59**:823-831.
- GARCÍA-GONZÁLEZ, AM; M LIZANA & JC PÉREZ-ALONSO. 2002. Distribución y uso del hábitat del Visón Americano (*Mustela vison*) en el Río Tormes, Salamanca. *Ecología* **16**:303-316.
- GASTON, KJ. 1996. Biodiversity – latitudinal gradients. *Prog. Phys. Geog.* **20**:466-476.
- GATES, JE & NR GIFFEN. 1991. Neotropical migrant birds and edge effects at a forest-stream ecotone. *Wilson Bull.* **103**:204-217.
- GERELL, R. 1967. Food selection in relation to habitat in mink (*Mustela vison* Schreber) in Sweden. *Oikos* **18**:233-246.
- GESE, EM. 2001. Monitoring of terrestrial carnivore populations (Capítulo 17). Pp. 372-396 en: Gittleman, JL; SM Funk; DW Macdonald & RK Wayne (eds.). *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GILBERT, F. 2011. The ecology of place. *Front. Biogeogr.* **3.1**:26-28.
- GODÍNEZ-ALVAREZ, H; JE HERRICK; M MATTOCKS; D TOLEDO & J VAN ZEE. 2009. Comparison of three vegetation monitoring methods: Their relative utility for ecological assessment and monitoring. *Ecol. Indic.* **9**:1001-1008.

- GOIN, F & R GOÑI. 1993. *Elementos de Política Ambiental*. Honorable Cámara de Diputados de la Provincia de Buenos Aires. 938 pp.
- GÓMEZ, JJ; AC GOZZI; DW MACDONALD; E GALLO; D CENTRÓN & MH CASSINI. 2010. Interactions of exotic and native carnivores in an ecotone, the coast of the Beagle Channel, Argentina. *Polar Biol.* **33**:1371-1378.
- GOULD, SJ. 2008. *La Vida Maravillosa: Burgess Shale y la Naturaleza de la Historia*. Editorial Crítica, Barcelona. 447 pp.
- GOW, EA; KL WIEBE & RJ HIGGINS. 2013. Lack of diet segregation during breeding by male and female Northern Flickers foraging on ants. *J. Field Ornithol.* **84**:262-269.
- GRUEBER, CE; S NAKAGAWA; RJ LAWS & IG JAMIESON. 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *J. Evol. Biol.* **24**:699-711.
- GUERREIRO, C. 2014. Flowering cycles of woody bamboos native to southern South America. *J. Plant Res.* **127**:307-313.
- GUICHÓN, ML; M MONTEVERDE; L PIUDO; J SANGUINETTI & S DI MARTINO. 2016. Mamíferos introducidos en la Provincia de Neuquén: estado actual y prioridades de manejo. *Mastozool. Neotrop.* **23**:255-265.
- GUISAN, A & NE ZIMMERMANN. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* **135**:147-186.
- HALL, LS; PR KRAUSMAN & ML MORRISON. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildl. Soc. Bull.* **25**:173-182.
- HALLIDAY, TR. 1980. The extinction of the Passenger Pigeon *Ectopistes migratorius* and its relevance to contemporary conservation. *Biol. Conserv.* **17**:157-162.
- HALLIWELL, EC & DW MACDONALD. 1996. American Mink *Mustela vison* in the upper Thames catchment: relationship with selected prey species and den availability. *Biol. Conserv.* **76**:51-56.
- HARPER, KA & SE MACDONALD. 2001. Structure and composition of riparian boreal forest: new methods for analyzing edge influence. *Ecology*, **82**:649-659.
- HARRINGTON, LA; AL HARRINGTON & DW MACDONALD. 2008a. Estimating the relative abundance of American mink *Mustela vison* on lowland rivers: evaluation and comparison of two techniques. *Eur. J. Wildl. Res.* **54**:79-87.
- HARRINGTON, LA; AL HARRINGTON & DW MACDONALD. 2008b. Distinguishing tracks of mink *Mustela vison* and polecat *M. putorius*. *Eur. J. Wildl. Res.* **54**:367-371.

- HARRINGTON, LA; AL HARRINGTON; J HUGHES; D STIRNIG & DW MACDONALD. 2010. The accuracy of scat identification in distribution surveys: American mink, *Neovison vison*, in the northern highlands of Scotland. *Eur. J. Wildl. Res.* **56**:377-384.
- HARRINGTON, LA & DW MACDONALD. 2008. Spatial and temporal relationships between invasive American mink and native European polecats in the southern United Kingdom. *J. Mammal.* **89**:991-1000.
- HAYWARD, JL; DE MILLER & CR HILL. 1982. Mount St. Helens ash: its impact on breeding Ring-billed and California Gulls. *Auk* **99**:623-631.
- HEMPEL, CG. 1987. *Filosofía de la Ciencia Natural*. Editorial Alianza, Madrid. 168 pp.
- HERNÁNDEZ-BRITO, D; A LUNA; M CARRETE & JL TELLA. 2014. Alien rose-ringed parakeets (*Psittacula krameri*) attack black rats (*Rattus rattus*) sometimes resulting in death. *Hystrix* **25**:121-123.
- HEWITT, JE; SF THRUSH; PK DAYTON & E BONSDORFF. 2007. The effect of spatial and temporal heterogeneity on the design and analysis of empirical studies of scale-dependent systems. *Am. Nat.* **169**:398-408.
- HILLEBRAND, H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *Am. Nat.* **163**:192-211.
- HILTON, GM & RJ CUTHBERT. 2010. The catastrophic impact of invasive mammalian predators on birds of the UK Overseas Territories: a review and synthesis. *Ibis* **152**:443-458.
- HIRALDO, F; JA DONÁZAR; O CEBALLOS; A TRAVIANI; J BUSTAMANTE & M FUNES. 1995. Breeding biology of a grey Eagle-buzzard (*Geranoaetus melanoleucus*) population in Patagonia. *Wilson Bull.* **107**:675-685.
- HOFFMANN, M; C HILTON-TAYLOR; A ANGULO; M BÖHM; TM BROOKS ET AL. 2010. The impact of conservation on status of the world's vertebrates. *Science* **330**:1503-1509.
- HOSNER, PA. 2004. Family Tyrannidae (Tyrant-flycatchers). Pp. 170-463 en: del Hoyo, J; A Elliott & DA Christie (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 9. Cotingas to Pipits and Wagtails. Lynx Edicions, Barcelona. 863 pp.
- HUGHES, JB; GC DAILY & PR EHRLICH. 1997. Population diversity: Its extent and extinction. *Science* **278**:689-692.
- HURLBERT, SH. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* **52**:577-586.
- HURLBERT, SH. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* **54**:187-211.

- HUTTO, RL. 1985. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds (Capítulo 16). Pp. 455-476 en: Cody, ML (ed.). *Habitat Selection in Birds*. Academic Press, San Diego. 558 pp.
- IBARGÜENGOYTÍA, NR; F CABEZAS-CARTES; JM BORETTO; C PIANTONI; EL KUBISCH ET AL. 2016. Volcanic ash from Puyehue-Cordón Caulle eruptions affects running performance and body condition of Phymaturus lizards in Patagonia, Argentina. *Biol. J. Linn. Soc.* **118**:1095-8312.
- IBARRA, JT; L FASOLA; DW MACDONALD; R ROZZI & C BONACIC. 2009. Invasive American mink *Mustela vison* in wetlands of the Cape Horn Biosphere Reserve, southern Chile: what are they eating? *Oryx* **43**:87-90.
- IBARRA, JT; E SCHÜTTLER; S MCGEHEE & R ROZZI. 2010. Tamaño de puesta, sitios de nidificación y éxito reproductivo del Caiquén (*Chloephaga picta* Gmelin, 1789) en la Reserva de Biósfera Cabo de Hornos, Chile. *An. Inst. Pat.* **38**:73-82.
- IGLESIAS, GJ & AA PÉREZ. 1998. Región 4: Patagonia. Pp. 115-135 en: Canevari, P; DE Blanco; EH Bucher; G Castro & I Davidson (eds.). *Los Humedales de la Argentina: Clasificación, Situación Actual, Conservación y Legislación*. Wetlands International, Buenos Aires. 208 pp.
- INBAR, M; HA OSTERA; CA PARICA; MB REMESAL & FM SALANI. 1995. Environmental assessment of 1991 Hudson volcano eruption ashfall effects on southern Patagonia region, Argentina. *Environ. Geol.* **25**:119-125.
- JAKSIC, FM. 1998. Vertebrate invaders and their ecological impacts in Chile. *Biodivers. Conserv.* **7**:1427-1445.
- JAKSIC, FM; JA IRIARTE; JE JIMÉNEZ & DR MARTÍNEZ. 2002. Invaders without frontiers: cross-border invasions of exotic mammals. *Biol. Invasions* **4**:157-173.
- JAKSIC, FM & M LIMA. 2003. Myths and facts on ratadas: Bamboo blooms, rainfall peaks and rodent outbreaks in South America. *Austral Ecol.* **28**:237-251.
- JAMES, FC & NO WAMER. 1982. Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. *Ecology* **63**:159-171.
- JARAMILLO, A. 2005. *Aves de Chile*. Lynx Edicions, Barcelona. 240 pp.
- JĘDRZEJEWSKA, B; VE SIDOROVICH; MM PIKULIK & W JĘDRZEEJEWSKI. 2001. Feeding habits of the otter and the American mink in Białowieża Primeval Forest (Poland) compared to other Eurasian populations. *Ecography* **24**:165-180.
- JIMÉNEZ, JE; RD CREGO; GE SOTO; I ROMÁN; R ROZZI & PM VERGARA. 2013. Potential impact of the Alien American Mink (*Neovison vison*) on Magellanic woodpeckers

(*Campephilus magellanicus*) in Navarino Island, Southern Chile. *Biol. Invasions* **16**:961-966.

JOHNSON, DH. 1980. The comparison of usage availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* **61**:65-71.

JOHNSON, DH. 1995. Statistical sirens: the allure of nonparametrics. *Ecology* **76**:1998-2000.

JOHNSON, DH. 1999. The insignificance of statistical significance testing. *J. Wildl. Manage.* **63**:763-772.

JONES, J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *Auk* **118**:557-562.

JOST, L & JA GONZÁLEZ-OREJA. 2012. Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zool. Lilloana* **56**:3-14.

KAMINSKI, RM & HH PRINCE. 1981a. Dabbling duck activity and foraging responses to aquatic macroinvertebrates. *Auk* **98**:115-126.

KAMINSKI, RM & HH PRINCE. 1981b. Dabbling duck and aquatic macroinvertebrate responses to manipulated wetland habitat. *J. Wildl. Manage.* **45**:1-15.

KELLY, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *TREE* **9**:465-470.

KILPI, M. 1995. Breeding success, predation and local dynamics of colonial Common Gulls *Larus canus*. *Ann. Zool. Fennici* **32**:175-182.

KING, CM & H MOLLER. 1997. Distribution and response of rats *Rattus rattus*, *R. exulans* to seedfall in New Zealand beech forests. *Pac. Conserv. Biol.* **3**:143-155.

KISELEVA, NV. 2009. The peculiarities of feeding of the American mink (*Neovison vison*) in the southern Urals. *Biology Bulletin* **36**:403-406.

KLIPOVSKY, G. 1997. *Las Desventuras del Conocimiento Científico. Una Introducción a la Epistemología*. 3era ed. A-Z Editora, Buenos Aires. 418 pp.

KRABBE, NK & TS SCHULENBERG. 2003. Family Rhinocryptidae (Tapaculos). Pp. 748-787 en: J del Hoyo; A Elliott & DA Christie (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 8. Broadbills to Tapaculos. Lynx Edicions, Barcelona. 829 pp.

KROODSMA, DE & D BREWER. 2005. Family Troglodytidae (Wrens). Pp. 356-447 en: del Hoyo, J; A Elliott & DA Christie (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 10. Cuckoo-shrikes to Thrushes. Lynx Edicions, Barcelona. 895 pp.

KUPFER, JA & GP MALANSON. 1993. Structure and composition of a riparian forest edge. *Phys. Geogr.* **14**:154-170.

- LALAND, K; B MATTHEWS & MW FELDMAN. 2016. An introduction to niche construction theory. *Evol. Ecol.* **30**:191-202.
- LARIVÈRE, S. 1996. The American mink, *Mustela vison* (Carnivora, Mustelidae) can climb trees. *Mammalia* **60**:485-486.
- LARIVÈRE, S. 1999. *Mustela vison*. *Mamm. Species* **608**:1-9.
- LARIVÈRE, S & AP JENNINGS. 2009. Family Mustelidae (Weasels and relatives). Pp. 564-656 en: Wilson, DE & RA Mittermeier (eds.). *Handbook of the Mammals of the World*. Vol. 1. Carnivores. Lynx Edicions, Barcelona. 727 pp.
- LARUE, P; L BÉLANGER & J HUOT. Riparian edge effects on boreal balsam fir bird communities. *Can. J. For. Res.* **25**:555-566.
- LATHAM, J; R CUMANI; I ROSATI & M BLOISE. 2014. FAO global land cover (GLC-SHARE) Beta-release 1.0 Database, Division LaW.
- LAWTON, JH. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* **84**:177-192.
- LEGENDRE, P & L LEGENDRE. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam. 853 pp.
- LEVINS, R. 1966. The strategy of model building in population biology. *Am. Sci.* **54**:421-431.
- LEVINS, R & RC LEWONTIN. 1980. Dialectics and reductionism in ecology. *Synthese* **43**:47-78.
- LEVINS, R & RC LEWONTIN. 2015. *El Biólogo Dialéctico*. Ediciones Razón y Revolución, Bs. As. 485 pp.
- LEWONTIN, RC. 1983. The organism as the subject and object of evolution. *Scientia* **118**:63-82.
- LILJESTHRÖM, M; L FASOLA; A VALENZUELA; A RAYA REY & A SCHIAVINI. 2014. Nest predators of Flightless Steamer-Ducks (*Tachyeres pteneres*) and Flying Steamer-Ducks (*Tachyeres patachonicus*). *Waterbirds* **37**:210-214.
- LIMONA, F & J DEL HOYO. 1992. Family Podicipedidae (Grebes). Pp. 174-196 en: del Hoyo, J; A Elliott & J Sargatal (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 1. Lynx Edicions, Barcelona. 696 pp.
- LODÉ, T. 1993. Diet composition and habitat use of sympatric polecat and American mink in western France. *Acta Theriol.* **38**:161-166.
- LODGE, DM. 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *Trends Ecol. Evol.* **8**:133-137.
- LONG, JL. 2003. *Introduced Mammals of the World: Their History, Distribution and Influence*. CABI Publishing, United Kingdom. 589 pp.

- LUBCHENCO, J; AM OLSON; LB BRUBAKER; SR CARPENTER; MM HOLLAND ET AL. 1991. The Sustainable Biosphere Initiative: an ecological research agenda. *Ecology* **72**:371-412.
- LONGCORE, JR; DG MCAULEY; GW PENDELTON; CR BENNATTI; TM MINGO & KL STROMBORG. 2006. Macroinvertebrate abundance, water chemistry, and wetland characteristics affect use of wetlands by avian species in Maine. *Hydrobiologia* **567**:143-167.
- LÓPEZ-LANÚS, B; P GRILLI; E COCONIER; A DI GIACOMO & R BANCHS. 2008. *Categorización de las aves de la Argentina según su estado de conservación*. Informe de Aves Argentinas / AOP y Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Bs. As. 64 pp.
- LOPRETTO, EC. 1995. Crustacea Eumalacostraca. Pp. 1001–1039 en: Lopretto, EC & G Tell (eds.). *Ecosistemas de Aguas Continentales: Metodologías para su Estudio*. Tomo III. Ediciones Sur, La Plata. 1401 pp.
- LÖWENBERG-NETO, P. 2014. Neotropical region: a shapefile of Morrone's (2014) biogeographical regionalisation. *Zootaxa* **3802**:300-300.
- LÖWENBERG-NETO, P. 2015. Andean region: a shapefile of Morrone's (2015) biogeographical regionalisation. *Zootaxa* **3985**:600-600.
- MA, Z; Y CAI; B LI & J CHEN. 2010. Managing wetland habitats for waterbirds: an international perspective. *Wetlands* **30**:15-27.
- MACARTHUR, RH. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* **39**:599-619.
- MACARTHUR, RH & JW MACARTHUR. 1961. On bird species diversity. *Ecology* **42**:594-598.
- MACARTHUR, RH; JW MACARTHUR & J PREER. 1962. On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements. *Am. Nat.* **96**:167-174.
- MACARTHUR, RH. 1964. Environmental factors affecting bird species diversity. *Am. Nat.* **98**:387-397.
- MACDONALD, DW & LA HARRINGTON. 2003. The American mink: The triumph and tragedy of adaptation out of context. *New Zeal. J. Zool.* **30**:421-441.
- MACE, GM. 2014. Whose conservation? *Science* **345**:1558-1560.
- MACK, RN; D SIMBERLOFF; WM LONDSALE; H EVANS; M CLOUT & FA BAZZAZ. 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* **10**:689-710.

- MAGNIN, A; R VILLALBA; CD TORRES; M STECCONI; A PASSO ET AL. 2016. Effect of volcanic ash deposition on length and radial growths of a deciduous montane tree (*Nothofagus pumilio*). *Austral Ecol.* doi:10.1111/aec.12405
- MAJOR, RE. 1991. Identification of nest predators by photography, dummy eggs, and adhesive tape. *Auk* **108**:190-195.
- MALEY, BM; CB ANDERSON; K STODOLA & AD ROSEMOND. 2011. Identifying native and exotic predators of ground-nesting songbirds in subantarctic forests in southern Chile. *An. Inst. Pat.* **39**:51-57.
- MANFREDO, MJ; TL TEEL & AD BRIGHT. 2003. Why are public values toward wildlife changing? *Hum. Dimens. Wildl.* **8**:287-306.
- MARAN, T; H KRUK; DW MACDONALD & M POLMA. 1998. Diet of two species of mink in Estonia: displacement of *Mustela lutreola* by *M. vison*. *J. Zool., Lond.* **245**:218-222.
- MARKS, JS; RJ CANNINGS & H MIKKOLA. 1999. Family Strigidae (typical owls). Pp. 76-243 en: del Hoyo, J; A Elliot & J Sargatal (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 5. Barn-owls to Hummingbirds. Lynx Edicions, Barcelona. 759 pp.
- MARONE, L & L GALETTO. 2011. El doble papel de las hipótesis en la investigación ecológica y su relación con el método hipotético-deductivo. *Ecología Austral* **21**:201-216.
- MARCELLA, JK; J BETSCH; C WULTSCH; B MESA & LS MILLS. 2012. Noninvasive sampling for carnivores (Capítulo 4). Pp. 47-69 en: Boitani, L & RA Powell (eds.). *Carnivore Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Oxford University Press, New York. 506 pp.
- MARUCCO, F; DH PLETSCHER & L BOITANI. 2008. Accuracy of scat sampling for carnivore diet analysis: wolves in the Alps as a case study. *J. Mammal.* **89**:665-673.
- MASSOIA, E & JC CHÉBEZ. 1993. *Mamíferos Silvestres del Archipiélago Fueguino*. L.O.L.A., Bs. As. 261 pp.
- MAYR, E. 1961. Cause and effect in biology. *Science* **134**:1501-1506.
- MAZAR BARNETT, J; S IMBERTI & I ROESLER. 2014. Distribution and habitat use of the Austral Rail *Rallus antarcticus* and perspectives on its conservation. *Bird. Conserv. Int.* **24**:114-125.
- MCCAULEY, DJ; ML PINSKY; SR PALUMBI; JA ESTES; FH JOYCE & RR WARNER. 2015. Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. *Science* **347**:1255641.

- MCNAUGHTON, SJ & LL WOLF. 1984. *Ecología General*. Ediciones Omega, Barcelona. 713 pp.
- MEADOWS, D; J RANDERS & D MEADOWS. 2012. *Los Límites del Crecimiento*. Taurus, Buenos Aires. 424 pp.
- MEDINA, G. 1997. A comparison of the diet and distribution of southern river otter (*Lutra provocax*) and mink (*Mustela vison*) in Southern Chile. *J. Zool., Lond.* **242**:291-297.
- MEDINA-VOGEL, G; M BARROS; R MONSALVE & DJ PONS. 2015. Assessment of the efficiency in trapping North American mink (*Neovison vison*) for population control in Patagonia. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **88**:9.
- MELERO, Y; S PALAZÓN; E REVILLA; J MARTELO & J GOSÁLBEZ. 2008. Space use and habitat preferences of the invasive American mink (*Mustela vison*) in a Mediterranean area. *Eur. J. Wildl. Res.* **54**:609-617.
- MELQUIST, WE; JS WHITMAN & MG HORNOCKER. 1981. Resource partitioning and coexistence of sympatric mink and river otter populations. *Proceedings of the worldwide furbearers conference* 1:187-221.
- MERINO, ML; BN CARPINETTI & AM ABBA. 2009. Invasive Mammals in the National Parks System of Argentina. *Nat. Area J.* **29**: 42-49.
- MIATELLO, R; J BALDO; M ORDANO; C ROSACHER & L BIANUCCI. 1999. *Avifauna del Parque Nacional Quebrada del Condorito y Reserva Hídrica Provincial de Achala, Córdoba, Argentina. Una lista comentada*. Eudecor, Córdoba. 193 pp.
- MILESI, FA & J LÓPEZ DE CASENAVE. 2005. El concepto de nicho en Ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho. *Ecología Austral* **15**:131-148.
- MILESI, FA; ML GUICHÓN; MJ MONTEVERDE; L PIUDO & J SANGUINETTI. 2017. Ecological consequences of an unusual simultaneous masting of *Araucaria araucana* and *Chusquea culeou* in North-West Patagonia, Argentina. *Austral Ecology* doi: 10.1111/aec.12489.
- MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. 2005a. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC. 137 pp.
- MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. 2005b. *Ecosystem and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC. 86 pp.
- MODENUTTI, BE; EG BALSEIRO; JJ ELSER; MB NAVARRO ET AL. 2013. Effect of volcanic eruption on nutrients, light, and phytoplankton in oligotrophic lakes. *Limnol. Oceanogr.* **58**:1165-1175.

- MOORS, PJ. 1983. Predation by mustelids and rodents on the eggs and chicks of native and introduced birds in Kowhai Bush, New Zealand. *Ibis* **127**:137-154.
- MORELLO, J; SD MATTEUCCI; AF RODRÍGUEZ & ME SILVIA. 2012. *Ecorregiones y Complejos Ecosistémicos Argentinos*. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires. 752 pp.
- MORENO, R; R ZAMORA & MA HERRERA. 2013. Habitat selection of endemic birds in temperate forests in a biodiversity “Hotspot”. *Forest Syst.* **23**:216-224.
- MORRONE, JJ. 2014. Biogeographical regionalization of the Neotropical region. *Zootaxa* **3782**:1-110.
- MORRONE, JJ. 2015. Biogeographical regionalization of the Andean region. *Zootaxa* **3936**:207-236.
- MORRONE, JJ; L KATINAS & JV CRISCI. 1996. On temperate areas, basal clades and biodiversity conservation. *Oryx* **30**:187-194.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.* **10**:58-62.
- MURKIN, HR; RM KAMINSKI & RD TITMAN. 1982. Responses by dabbling ducks and aquatic invertebrates to an experimentally manipulated cattail marsh. *Can. J. Zool.* **60**:2324-2332.
- MYERS, N. 1988. Threatened biotas: “hotspots” in tropical forests. *Environmentalist* **8**:1-20.
- NAGARAJAN, R & K THIYAGESAN. 1996. Waterbirds and substrate quality of the Pichavaram wetlands, southern India. *Ibis* **138**:710-721.
- NAKAGAWA, S & IC CUTHILL. 2007. Effect size, confidence interval and statistical significance: a practical guide for biologists. *Biol. Rev.* **82**:591-605.
- NAKAGAWA, S & H SCHIELZETH. 2013. A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* **4**:133-142.
- NAKAGAWA, S & H SCHIELZETH. 2016. Coefficient of determination R^2 and intra-class correlation coefficient ICC from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *bioRxiv* 095851, doi:<https://doi.org/10.1101/095851>.
- NAROSKY, T & D YZURIETA. 2010. *Aves de Argentina y Uruguay: Guía de Identificación Edición Total*. Vázquez Mazzini, Bs. As. 432 pp.
- NAVAS, JR. 1987. Los vertebrados exóticos introducidos en la Argentina. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Zoología, Tomo XIV nro. 2. 7-38 pp.

- NESTER, MR. An applied statistician's creed. *Appl. Statist.* **45**:401-410.
- NIEMCZYNOWICZ, A; P ŚWIĘTOCHOWSKI; M BRZEZIŃSKI & A ZALEWSKI. 2017. Non-native predator control increases the nesting success of birds: American mink preying on wader nests. *Biol. Conserv.* **212**: 86-95.
- NILSEN, EB; D CHRISTIANSON; JM GAILLARD; D HALLEY; JDC LINNELL ET AL. 2012. Describing food habits and predation: field methods and statistical considerations (Capítulo 11). Pp. 256-272 en: Boitani, L & RA Powell (eds.). *Carnivore Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Oxford University Press, New York. 506 pp.
- NORDSTRÖM, M; J HÖGMANDER; J NUMMELIN; J LAINE; N LAANETU & E KORPIMÄKI. 2002. Variable responses of waterfowl breeding populations to long-term removal of introduced American-mink. *Ecography* **25**:385-394.
- NORDSTRÖM, M; J HÖGMANDER; J LAINE; J NUMMELIN; N LAANETU & E KORPIMÄKI. 2003. Effects of feral mink removal on seabirds, waders and passerines on small islands in the Baltic Sea. *Biol. Conserv.* **109**:359-368.
- NORDSTRÖM, M & E KORPIMÄKI. 2004. Effects of island isolation and feral mink removal on bird communities on small islands in the Baltic Sea. *J. Anim. Ecol.* **73**:424-433.
- NOVARO, AJ; MC FUNES & RS WALKER. 2000. Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biol. Conserv.* **92**:25-33.
- NOVILLO, A & RA OJEDA. 2008. The exotic mammals of Argentina. *Biol. Invasions* **10**:1333-1344.
- ODUM, EP. 1959. *Fundamentals of Ecology*. Saunders, Philadelphia. 564 pp.
- OGUTU-OHWAYO, R. 1990. Changes in the prey ingested and the variations in the Nile perch and other fish stocks of Lake Kyoga and the northern waters of Lake Victoria (Uganda). *J. Fish Biol.* **37**:55-63.
- OHLSON, JI; M IRESTEDT; PG ERICSON & J FJELDSÅ. 2013. Phylogeny and classification of the New World suboscines (Aves, Passeriformes). *Zootaxa* **3613**:001-035.
- OJEDA, VS. 2016. Tree-cavity nesting in Buff-winged Cinclodes (*Cinclodes fuscus*) populations from northwestern Argentine Patagonia. *Ornitol. Neotrop.* **27**:35-46.
- OJEDA, VS; G CERÓN; S IPPY; A TREJO & C ÚBEDA. 2016 Estudio de la fauna de los Parques Nacionales Lanín, Nahuel Huapi, Lago Puelo y Los Alerces. Informe Técnico, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche (Río Negro). 572 pp.

- OKSANEN, J; FG BLANCHET; M FRIENDLY; R KINDT; P LEGENDRE ET AL [online]. 2015. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.3-0. <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>> (Accessed 26 May 2015).
- OLSON, DM & E DINERSTEIN. 1998. The Global 200: A representation approach to conserving the Earth's most biologically valuable ecoregions. *Conserv. Biol.* **12**:502-215.
- ORTÍZ-JAUREGUIZAR, E & GA CLADERA. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *J. Arid. Environ.* **66**:498-532.
- PAGNONI, GO; J GARRIDO & MR MARIN. 1986. Impacto Económico y Ambiental del Visón, *Mustela vison* (Schreber, 1877). Informe Técnico, CENPAT-CONICET y Dirección de Fauna Silvestre, Rawson (Chubut). 20 pp.
- PALTRIDGE, R. 2002. The diets of cats, foxes and dingoes in relation to prey availability in the Tanami Desert, Northern Territory. *Wildlife Res.* **29**:389-403.
- PARK, K. 2004. Assessment and management of invasive alien predators. *Ecol. Soc.* **9**:12. [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss2/art12/>
- PARKER, IM; D SIMBERLOFF; WM LONDSALE; K GOODELL; M WONHAM ET AL. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biol. Invasions* **1**:3-19.
- PEARSON, OP. 1995. Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park or Lanín National Park, southern Argentina. *Mastozool. Neotrop.* **2**:99-148.
- PEARSON, RG. 2016. Reasons to conserve nature. *Trends Ecol. Evol.* **31**:366-371.
- PEROTTI, MG; MC DIÉGUEZ & FG JARA. 2005. Estado del conocimiento de humedales del norte patagónico (Argentina): aspectos relevantes e importancia para la conservación de la biodiversidad regional. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **78**:723-737.
- PESCADOR, M; S DÍAZ & S PERIS. 2012. Abundances of waterbird species on lakes in Argentine Patagonia as a function of season, lake size and the presence of mink. *Hydrobiologia* **697**:111-125.
- PESCADOR, M & S PERIS. 2009. Seasonal and water mass size effects on the abundance and diversity of waterbirds in a Patagonian National Park. *Waterbirds* **32**:25-35.
- PERIS, SJ; J SANGUINETTI & M PESCADOR. 2009. Have Patagonian waterfowl been affected by the introduction of the American mink *Mustela vison*? *Oryx* **43**:648-654.
- PIANKA, ER. 1982. *Ecología Evolutiva*. Ediciones Omega, Barcelona. 365 pp.

- PICKETT STA; J KOLASA & CG JONES. 1994. *Ecological Understanding: The Nature of Theory and the Theory of Nature*. Academic Press, California. 206 pp.
- PIMENTEL, D; S MCNAIR; J JANECKA; J WIGHTMAN; C SIMMONDS ET AL. 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agric. Ecosyst. Environ.* **84**:1-20.
- PINHEIRO, J; BATES D; S DEBROY; D SARKAR & R CORE TEAM. 2015. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-120. <<http://CRAN.R-project.org/package=nlme>>
- PLATNICK, NI. 1991. Patterns of biodiversity: tropical vs temperate. *J. Nat. Hist.* **25**:1083-1088.
- PLATT, JR. 1964. Strong inference. *Science* **146**:347-353.
- POULSEN, BO. 2002. Avian richness and abundance in temperate Danish forests: tree variables important to birds and their conservation. *Biodivers. Conserv.* **11**:1551-1566.
- PREVITALI, A; MH CASSINI & DW MACDONALD. 1998. Habitat use and diet of the American mink (*Mustela vison*) in Argentinian Patagonia. *J. Zool., Lond.* **246**:482-486.
- PIERSMA, T. 1996. Family Charadriidae (Plovers). Pp. 384-442 en: del Hoyo, J., A. Elliot & J. Sargatal eds. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 3. Hoatzin to Auks. Lynx Edicions, Barcelona. 821 pp.
- PYŠEK, P; V JAROŠIK; PE HULME; J PERGL; M HEJDA ET AL. 2012. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Glob. Change Biol.* **18**:1725-1737.
- QGIS DEVELOPMENT TEAM. 2014. QGIS Geographic Information System (version 2.4 Chugiak for Windows). Open Source Geospatial Foundation. <<http://qgis.osgeo.org>>
- QUINN, GP & MJ KEOUGH. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, New York. 537 pp.
- QUIROGA, MP. 2010. Comparación entre el bosque templado austral y el bosque tucumano-boliviano considerando géneros con especies de hábito arbóreo. *Gayana Bot.* **67**:176-187.
- R CORE TEAM. 2015. *R: A language and environment for statistical computing* (version 3.1.3 for Windows). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<http://www.R-project.org/>>

- RAFFAELE, E; M DE TORRES CURTH; CL MORALES & T KITZBERGER (eds.). 2014. *Ecología e historia natural de la Patagonia Andina: Un cuarto de siglo de investigaciones en biogeografía, ecología y conservación*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires. 256 pp.
- RALPH, CJ. 1985. Habitat association patterns of forest and steppe birds of northern Patagonia, Argentina. *Condor* **87**:471-483.
- RAMOS, VA; AC RICCARDI & EO ROLLERI. 2004. Límites naturales del norte de la Patagonia. *Rev. Asoc. Geol. Argent.* **59**:785-786.
- RAMSAR CONVENTION SECRETARIAT. 2011. *The Ramsar Convention Manual: a guide to the Convention on Wetlands (Ramsar, Iran, 1971)*. 5th ed. Ramsar Convention Secretariat, Gland, Suiza. 102 pp.
- RAU, J & DR MARTÍNEZ. 2004. Identificación de los Órdenes de Aves Chilenas a través de la Microestructura de sus Plumas. 229-234 pp. en: Muñoz-Pedreros, A; J Rau & J Yañez (eds.). *Aves Rapaces de Chile*. CEA Ediciones, Valdivia. 387 pp.
- REID, S; IA DÍAZ; JJ ARMESTO & MF WILLSON. 2004. Importance of native bamboo for understory birds in Chilean temperate forests. *Auk* **121**:515-525.
- REMSEN, JV. 2003. Family Furnariidae (Ovenbirds). Pp. 162-357 en: J del Hoyo; A Elliott & DA Christie (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 8. Broadbills to Tapaculos. Lynx Edicions, Barcelona. 829 pp.
- REMSEN, JV, JR; JI ARETA; CD CADENA; S CLARAMUNT; A JARAMILLO ET AL. 2017. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union <<http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>> [22 April 2017].
- REY BALMACEDA, RC. 1976. *Geografía histórica de la Patagonia (1870-1960)*. Ediciones Cervantes, Buenos Aires. 332 pp.
- REYES, CS. 1992. Clave para la identificación de los Órdenes de aves chilenas: microestructura de los nodos de las bárbulas. Tesis doctoral. Instituto Profesional de Osorno.
- RICCIARDI, A & SK ATKINSON. 2004. Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. *Ecol. Lett.* **7**:781-784.
- RICHARDSON, DM & P PYŠEK. 2008. Fifty years of invasion ecology –the legacy of Charles Elton. *Diversity Distrib.* **14**:161-168.
- RICHARDSON, DM; P PYŠEK; M REJMÁNEK; MG BARBOUR; FD PANETTA & CJ WEST. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers. Distrib.* **6**:93-107.

- RICKLEFS, RE. 2012. Naturalists, natural history, and the nature of biological diversity. *Am. Nat.* **179**:423-435.
- RIDGELY, RS & G TUDOR. 1994a. *The Birds of South America*. Vol. 1. The Oscine Passerines. Oxford University Press. 516 pp.
- RIDGELY, RS & G TUDOR. 1994b. *The Birds of South America*. Vol. 2. The Suboscine Passerines. 814 pp.
- RIES, L & TD SISK. 2004. A predictive model of edge effects. *Ecology*, 2917-2926.
- RINGUELET, RA. 1962. *Ecología Acuática Continental*. Editorial Universitaria Buenos Aires, Buenos Aires. 138 pp.
- ROBERTS, AJ & MR CONOVER. 2014. Role of benthic substrate in waterbird distribution on Great Salt Lake, Utah. *Waterbirds* **37**:298-306.
- ROCKSTRÖM, J; W STEFFEN; K NOONE; A PERSSON; FS CHAPIN III ET AL. 2009. Planetary boundaries: exploring the safe operating space for humanity. *Ecol. Soc.* **14**:32.
- ROESLER, CI. 2015. Conservación del Macá Tobiano (*Podiceps gallardoi*): factores que afectan a la viabilidad de sus poblaciones. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. 275 pp.
- ROESLER, CI; S IMBERTI; H CASAÑAS & N VOLPE. 2012. A new threat for the globally Endangered Hooded Grebe *Podiceps gallardoi*: the American mink *Neovison vison*. *Bird Conserv. Int.* **22**:383-388.
- ROZZI, R & M SHERRIFFS. 2003. El Visón (*Mustela vison* Schreber, Carnivora: Mustelidae), un nuevo mamífero exótico para la Isla Navarino. *An. Inst. Pat.* **31**:97-104.
- RUTTEN, G; A ENSSLIN; A HEMP & M FISCHER. 2015. Vertical and horizontal vegetation structure across natural and modified habitat types at Mount Kilimanjaro. *PLoS ONE* **10**:e0138822.
- SACCHERI, I; M KUUSSAARI; M KANKARE; PV IKMAN; W FORTELIUS & I HANSKI. 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* **392**:491-494.
- SAGARIN, R & A PAUCHARD. 2010. Observational approaches in ecology open new ground in a changing world. *Front. Ecol. Environ.* **8**:379-386.
- SAGE, RD; OP PEARSON; J SANGUINETTI & AK PEARSON. 2007. Ratada 2001: a rodent outbreak following the flowering of bamboo (*Chusquea culeou*) in Southwestern Argentina. Pp. 177-224 en: Kelt, DA; EP Lessa; J Salazar-Bravo & LL Pattón (eds.). *The Quintessential Naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson*. University of California Publications in Zoology **134**:1-981.

- SALA, OE; FS CHAPIN; JJ ARMESTO; E BERLOW; J BLOOMFIELD ET AL. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**:1770-1774.
- SANGUINETTI, J. 2014. Producción de semillas de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch durante 15 años en diferentes poblaciones del Parque Nacional Lanín (Neuquén-Argentina). *Ecología Austral* **24**:265-275.
- SANGUINETTI, J & T KITZBERGER. 2008. Patterns and mechanisms of masting in the large-seeded southern hemisphere conifer *Araucaria araucana*. *Austral Ecol.* **33**:78-87.
- SCHIECK, J. 1997. Biased detection of bird vocalizations affects comparisons of bird abundance among forested habitats. *Condor* **99**:179-190.
- SCHLICHTER, T & P LACLAU. 1998. Ecotono estepa-bosque y plantaciones forestales en la Patagonia norte. *Ecología Austral* **8**:285-296.
- SCHOENER, TW & DA SPILLER. 1996. Devastation of prey diversity by experimentally introduced predators in the field. *Nature* **381**:691-694.
- SCHÜTTLER, E; J CÁRCAMO & R ROZZI. 2008. Diet of the American mink *Mustela vison* and its potential impact on native fauna of Navarino Island, Cape Horn Biosphere Reserve, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **81**:585-598.
- SCHÜTTLER, E; R KLENKE; S MCGEHEE; R ROZZI & K JAX. 2009. Vulnerability of ground-nesting waterbirds to predation by invasive American mink in the Cape Horn Biosphere Reserve, Chile. *Biol. Conserv.* **142**:1450-1460.
- SCHÜTTLER, E; JT IBARRA; B GRUBER; R ROZZI & K JAX. 2010. Abundance and habitat preferences of the southernmost population of mink: implications for managing a recent island invasion. *Biodivers. Conserv.* **19**:725-743.
- SCOLARO, A. 2006. *Reptiles Patagónicos Norte: Una Guía de Campo*. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Comodoro Rivadavia. 112 pp.
- SHEPHERD, JD & RS DITGEN. 2005. Human use and small mammal communities of *Araucaria* forests in Neuquén, Argentina. *Mastozool. Neotrop.* **12**:217-226.
- SHEPHERD, JD & RS DITGEN. 2013. Rodent handling of *Araucaria araucana* seeds. *Austral Ecol.* **38**:23-32.
- SHERRY, TW & RT HOLMES. 1985. Dispersion patterns and habitat responses of birds in northern hardwoods forests (Capítulo 9). Pp. 283-309 en: Cody, ML (ed.). *Habitat Selection in Birds*. Academic Press, San Diego. 558 pp.
- SIDOROVICH, VE. 1999. How to identify mustelid tracks. *Small Carniv. Conserv.* **20**:22-27.

- SIDOROVICH, VE. 2000. Seasonal variation in the feeding habits of riparian mustelids in river valleys of NE Belarus. *Acta Theriol.* **45**:233-242.
- SIDOROVICH, V & A POLOZOV. 2002. Partial eradication of the American mink *Mustela vison* as a way to maintain the declining population of the European mink *Mustela lutreola* in a continental area. A case of study in the Lovat River head, NE Belarus. *Small Carnivore Conserv.* **26**:12-14.
- SIEVING, KE; MF WILLSON & TL DE SANTO. 2000. Defining corridor functions for endemic birds in fragmented South-Temperate Rainforest. *Conserv. Biol.* **14**:1120-1132.
- SIMBERLOFF, D. 1995. Why do introduced species appear to devastate islands more than mainland areas? *Pac. Sci.* **49**:87-97.
- SIMBERLOFF, D. 2011. Native Invaders. Pp. 472-475 en: Simberlof, D & M Rejmánek (eds.). *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, Los Angeles. 765 pp.
- SIMBERLOFF, D. 2013. *Invasive species: What everyone needs to know*. Oxford University Press, New York. 329 pp.
- SIMBERLOFF, D; JL MARTIN; P GENOVESI; V MARIS; DA WARDLE ET AL. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends Ecol. Evol.* **28**:58-66.
- SKAUG, H; DA FOURNIER; B BOLKER; A MAGNUSSON & A NIELSEN. 2015. *Generalized Linear Mixed Models using AD Model Builder*. R package version 0.8.1.
- SKIERCZYŃSKI, M & A WIŚNIEWSKA. 2010. Trophic niche comparison of American mink and Eurasian otter under different winter conditions. *Mammalia* **74**:433-437.
- DE SOUSA SANTOS, B. 2009. *Una Epistemología del Sur: la Reinención del Conocimiento y la Emancipación Social*. Siglo XXI, México. 368 pp.
- STRACHAN, C; DJ JEFFERIES; GR BARRETO; DW MACDONALD & R STRACHAN. 1998. The rapid impact of resident American mink on water voles: case studies in lowland England. *Symposia of the Zoological Society of London* **71**:339-357.
- STROUD, JT; MR BUSH; MC LADD; RJ NOWICKI; AA SHANTZ & J SWEATMAN. 2015. Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. *Ecol. Evol.* **5**:4757-4765.
- SUTHERLAND, WWJ; I NEWTON & RE GREEN. 2005. *Bird Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Oxford University Press, New York. 386 pp.
- SZABO, JK; N KHWAJA; ST GARNETT & SHM BUTCHART. 2012. Global patterns and drivers of avian extinctions at the species and subspecies level. *PLoS* **7**:e47080.

- TAYLOR, PB. 1996. Family Rallidae (Rails, Gallinules and Coots). Pp. 108-209 en: del Hoyo, J; A Elliott & J Sargatal (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 3. Hoatzin to Auks. Lynx Edicions, Barcelona. 821 pp.
- TEWS, J; U BROSE; V GRIMM; K TIELÖRGER ET AL. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* **31**:79-92.
- THOMAS, LK; E MOSNER & I LEYER. 2015. River dynamics and invasion: distribution patterns of native and invasive woody vegetation at the Río Negro, Argentina. *Riparian Ecol. Conserv.* **2**:45-57.
- TRAVIANI, A; JA DONÁZAR; A RODRÍGUEZ; O CEBALLOS; M FUNES ET AL. 1998. Use of European hare (*Lepus europaeus*) carcasses by an avian scavenging assemblage in Patagonia. *J. Zool., Lond.* **246**:175-181.
- TRITES, AW & R JOY. 2005. Dietary analysis from fecal samples: how many scats are enough? *J. Mammal.* **86**:704-712.
- ÚBEDA, CA; D GRIGERA & AR RECA. 1990. Guild structure of vertebrates in the Nahuel Huapi National Park and Reserve, Argentina. *Biol. Conserv.* **52**:251-270.
- ÚBEDA, CA; D GRIGERA & AR RECA. 1994. Estado de conservación de la herpetofauna del Parque y Reserva Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Cuad. Herpetol.* **8**:155-163.
- UNDERWOOD, AJ. 1990. Experiments in ecology and management: Their logics, functions and interpretations. *Aust. J. Ecol.* **15**:365-389.
- VALENZUELA, AEJ; A RAYA REY; L FASOLA; RA SÁENZ SAMANIEGO & A SCHIAVINI. 2013a. Trophic ecology of a top predator colonizing the southern extreme of South America: Feeding habits of invasive American mink (*Neovison vison*) in Tierra el Fuego. *Mamm. Biol.* **78**:104-110.
- VALENZUELA, AEJ; A RAYA REY; L FASOLA & A SCHIAVINI. 2013b. Understanding the inter-specific dynamics of two co-existing predators in the Tierra del Fuego Archipiélago: the native southern otter and the exotic American mink. *Biol. Invasions* **15**:645-656.
- VALENZUELA, AEJ; MA SEPÚLVEDA; JL CABELLO & CB ANDERSON. 2016. El Visón Americano en Patagonia: un análisis histórico y socioecológico de la investigación y el manejo. *Mastozool. Neotrop.* **23**:289-304.
- VALÉRY, L; H FRITZ; JC LAFEUVRE & D SIMBERLOFF. 2008. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biol. Invasions* **10**:1345-1351.

- VANE-WRIGHT, RI; CJ HUMPHRIES & PH WILLIAMS. 1991. What to protect? – Systematics and the agony of choice. *Biol. Conserv.* **55**:235-254.
- VEBLEN, TT. 1982. Growth patterns of *Chusquea* bamboos in the understorey of Chilean *Nothofagus* forests and their influences in forests dynamics. *Bull. Torrey Bot. Club* **109**:474-487.
- VEBLEN, TT; DH ASHTON & FM SHLEGEL. 1979. Tree regeneration strategies in a lowland *Nothofagus*-dominated forest in south-central Chile. *J. Biogeogr.* **6**:329-340.
- VEBLEN, TT; FM SCHLEGEL & B ESCOBAR R. 1980. Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in the Valdivian Andes, Chile. *J. Ecol.* **68**:1-31.
- VEIGA, JO. 2005. Parque Nacional Lanín. Pp. 320-321, en Di Giacomo, AS (ed.). *Áreas Importantes para la Conservación de las Aves en Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad*. Temas de Naturaleza y Conservación 5. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires. 514 pp.
- VENTER, O; RA FULLER; DB SEGAN; J CARWARDINE; T BROOKS ET AL. 2014. Targeting global protected area expansion for imperiled biodiversity. *PLoS Biol.* **12**:e1001891.
- VERGARA, PM & JA SIMONETTI. 2004. Avian responses to fragmentation of the Maulino Forest in central Chile. *Oryx* **38**:383-388.
- VERGARA, PM, & JA SIMONETTI. 2006. Abundance and movement of understory birds in a Maulino forest fragmented by pine plantations. *Biodivers. Conserv.* **15**:3937-3947.
- VERMEIJ, GJ. 1991. When biotas meet: Understanding biotic interchange. *Science* **253**:1099-1104.
- VERRY, ES; CA DOLLOFF & ME MANNING. 2004. Riparian ecotone: a functional definition and delineation for resource assessment. *Water Air Soil Poll.* **4**:67-94.
- VILLAGRÁN, C & LF HINOJOSA. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **70**:241-267.
- VITOUSEK, PM. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: Towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* **57**:7-13.
- VITOUSEK, PM. 1994. Beyond global warming: Ecology and global change. *Ecology* **75**:1861-1876.
- VITOUSEK, PM; CM D'ANTONIO; LL LOOPE & R WESTBROOKS. 1996. Biological invasions as global environmental change. *Am. Sci.* **84**:468-478.
- VITOUSEK, PM; HA MOONEY; J LUBCHENCO & JM MELILLO. 1997. Human domination of Earth's Ecosystems. *Science* **277**:494-499.

- VUILLEUMIER, F. 1967. Phyletic evolution in modern birds of the Patagonian forests. *Nature* **215**:247-248.
- VUILLEUMIER, F. 1968. Origin of frogs of patagonian forests. *Nature* **219**:87-89.
- VUILLEUMIER, F. 1972. Bird species diversity in Patagonia (Temperate South America). *Am. Nat.* **106**:266-271.
- VUILLEUMIER, F. 1985. Forest birds of Patagonia: ecological geography, speciation, endemism, and faunal history. *Ornithol. Monogr.* **36**:255-304.
- VUILLEUMIER, F. 1998. Avian biodiversity in forest and steppe communities of Chilean Fuefo-Patagonia. *An. Inst. Pat.* **26**:41-57.
- WARTON, DI & FK HUI. 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology* **92**:3-10.
- WHITTAKER, RH; SA LEVIN & RB ROOT. 1973. Niche, habitat, and ecotope. *Am. Nat.* **107**:321-338.
- WILCOVE, DS; D ROTHSTEIN; J DUBOW; A PHILLIPS & E LOSOS. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* **48**:607-615.
- WILES, GY; J BART; RE BECK JR. & CF AGUON. 2003. Impacts of the Brown Tree Snake: Patterns of decline and species persistence in Guam's Avifauna. *Conserv. Biol.* **17**:1350-1360.
- WILSON, DS. 1988. Holism and reductionism in evolutionary ecology. *Oikos* **53**:269-273.
- WILSON, DE & RA MITTERMEIER (eds). 2009. *Handbook of the Mammals of the World*. Vol. 1. Carnivores. Lynx Edicions, Barcelona. 727 pp.
- WILLSON, MF. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology*, **55**:1017-1029.
- WILLSON, MF; TL DE SANTO; C SABAG & JJ ARMESTO. 1994. Avian communities of fragmented south-temperate rainforests in Chile. *Conserv. Biol.* **8**:508-520.
- WILLSON, MF; JL MORRISON; KE SIEVING; TL DE SANTO; L SANTISTEBAN & I DÍAZ. 2001. Patterns of predation risk and survival of bird nests in Chilean agricultural landscape. *Conserv. Biol.* **15**:447-456.
- WILMAN, H; J BELMAKER; J SIMPSON; C DE LA ROSA; MM RIVADENEIRA & W JETZ. 2014. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology* **95**:2027.
- WISE, MH; IJ LINN & CR KENNEDY. 1981. A comparison of the feeding biology of Mink *Mustela vison* and otter *Lutra lutra*. *J. Zool., Lond.* **195**:181-213.

- WITTE, F; T GOLDSCHMIDT, J WANINK, M VAN OIJEN, K GOUDSWAARD ET AL. 1992. The destruction of an endemic species flock: quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of Lake Victoria. *Environ. Biol. Fish.* **34**:1-28.
- WIERSMA, P. 1996. Family Charadriidae (Plovers). Pp. 420 en: del Hoyo, J., A. Elliot & J. Sargatal (eds.). Handbook of the Birds of the World. Vol. 3. Hoatzin to Auks. Lynx Edicions, Barcelona. 821 pp.
- WOLFF, PJ; CA TAYLOR; EJ HESKE & RL SCHOOLEY. 2015. Habitat selection by American mink during summer is related to hotspots of crayfish prey. *Wildlife Biol.* **21**:9-17.
- YAMAGUCHI, N; S RUSHTON & DW MACDONALD. 2003. Habitat preferences of feral American mink in the Upper Thames. *J. Mammal.* **84**:1356-1373.
- YENSEN, E & T TARIFA. 2003. *Galictis cuja*. *Mamm. Species* **728**:1-8.
- ZABALA, J; I ZUBEROGOITIA & JA MARTÍNEZ-CLIMENT. 2007. Winter habitat preferences of feral American mink *Mustela vison* in Biscay, Northern Iberian Peninsula. *Acta Theriol.* **52**:27-36.
- ZAFFARONI, ER. 2015. *La Pachamama y el Humano*. Ediciones Colihue, Buenos Aires. 158 pp.
- ZUUR, AF & EN IENO. 2016. A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses. *Methods Ecol. Evol.* **7**:636-645.
- ZUUR, AF; EN IENO & CS ELPICK. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol. Evol.* **1**:3-14.
- ZUUR AF; EN IENO; NJ WALKER; AA SAVELIEV & GM SMITH. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York. 574 pp.
- ZUUR, AF; AA SAVELIEV & EN IENO. 2012. *Zero Inflated Models and Generalized Linear Mixed Models with R*. Highland Statistics, United Kingdom. 323 pp.

Apéndice A

Tabla 22. Lista de especies de ave registradas en bosques, ríos y lagos del Parque Nacional Lanín y alrededores (i.e., lago Pulmarí y localidades de Aluminé y Junín de Los Andes), en base a observaciones personales hechas desde 2004 hasta 2016. Clasificación y nomenclatura científica según Remsen et al. (2017), nombres vulgares según Narosky & Yzurieta (2010).

Orden	Familia	Especie	
		Nombre vulgar	Nombre específico
Anseriformes	Anatidae	Cisne de Cuello Negro	<i>Cygnus melancoryphus</i>
		Coscoroba	<i>Coscoroba coscoroba</i>
		Cauquén Común	<i>Chloephaga picta</i>
		Cauquén Real	<i>Chloephaga poliocephala</i>
		Pato de Torrente	<i>Merganetta armata</i>
		Quetro Volador	<i>Tachyeres patachonicus</i>
		Pato de Anteojos	<i>Speculanas specularis</i>
		Pato Overo	<i>Anas sibilatrix</i>
		Pato Barcino	<i>Anas flavirostris</i>
		Pato Maicero	<i>Anas georgica</i>
		Pato Capuchino	<i>Anas versicolor</i>
		Pato Colorado	<i>Anas cyanoptera</i>
		Pato Cuchara	<i>Anas platalea</i>
		Pato Picazo	<i>Netta peposaca</i>
		Pato Zambullidor Grande	<i>Oxyura jamaicensis</i>
Galliformes	Odontophoridae	Codorniz de California	<i>Callipepla californica</i>
Podicipodiformes	Podicipedidae	Macá Común	<i>Rollandia rolland</i>
		Macá Pico Grueso	<i>Podylimbus podiceps</i>
		Macá Grande	<i>Podiceps major</i>
		Macá Plateado	<i>Podiceps occipitalis</i>
Phoenicopteriformes	Phoenicopteridae	Flamenco Austral	<i>Phoenicopus chilensis</i>
Suliformes	Phalacrocoracidae	Biguá	<i>Phalacrocorax brasilianus</i>
Pelecaniformes	Ardeidae	Garza Bruja	<i>Nycticorax nycticorax</i>
		Garcita Bueyera	<i>Bubulcus ibis</i>
		Garza Mora	<i>Ardea cocoi</i>
		Garza Blanca	<i>Ardea alba</i>
		Garcita Blanca	<i>Egretta thula</i>
Cathartiformes	Threskiornithidae	Bandurria Austral	<i>Theristicus melanopis</i>
	Cathartidae	Jote Cabeza Roja	<i>Cathartes aura</i>
		Jote Cabeza Negra	<i>Coragyps atratus</i>
		Cóndor Andino	<i>Vultur gryphus</i>

Accipitriformes	Accipitridae	Gavilán Ceniciento	<i>Circus cinereus</i>
		Esparvero Variado	<i>Accipiter bicolor chilensis</i>
		Gavilán Mixto	<i>Parabuteo unicinctus</i>
		Aguilucho Común	<i>Geranoaetus polyosoma</i>
		Águila Mora	<i>Geranoaetus melanoleucus</i>
Gruiformes	Rallidae	Aguilucho Andino	<i>Buteo albigula</i>
		Pollona Pintada	<i>Porphyriops melanops</i>
		Gallineta Común	<i>Pardirallus sanguinolentus</i>
		Gallareta Ligas Rojas	<i>Fulica armillata</i>
Charadriiformes	Charadriidae	Gallareta Chica	<i>Fulica leucoptera</i>
		Tero Común	<i>Vanellus chilensis</i>
	Recurvirostridae	Tero Real	<i>Himantopus mexicanus</i>
		Scolopacidae	Playerito Unicolor
	Becasina Común		<i>Gallinago paraguaiae</i>
	Pitotoy Grande		<i>Tringa melanoleuca</i>
	Pitotoy Chico		<i>Tringa flavipes</i>
	Thinocoridae	Agachona Chica	<i>Thinocorus rumicivorus</i>
		Laridae	Gaviota Andina
	Gaviota Capucho Café		<i>Chroicocephalus maculipennis</i>
Gaviota Cocinera	<i>Larus dominicanus</i>		
Columbiformes	Columbidae	Paloma Doméstica	<i>Columba livia</i>
		Paloma Picazuró	<i>Patagioenas picazuro</i>
		Paloma Araucana	<i>Patagioenas araucana</i>
		Torcaza Común	<i>Zenaida auriculata</i>
		Torcacita Común	<i>Columbina picui</i>
		Palomita Cordillerana	<i>Metriopelia melanoptera</i>
		Strigiformes	Tytonidae
Strigidae	Ñacurutú		<i>Bubo virginianus</i>
	Lechuza Bataraz Austral		<i>Strix rufipes</i>
	Caburé Grande		<i>Glaucidium nana</i>
	Lechuzón de Campo		<i>Asio flammeus</i>
Caprimulgiformes	Caprimulgidae	Atajacaminos Ñañarca	<i>Systellura longirostris</i>
Apodiformes	Trochilidae	Picaflor Rubí	<i>Sephanoides sephanoides</i>
		Picaflor Andino	<i>Oreotrochilus leucopleurus</i>
Coraciiformes	Alcedinidae	Martín Pescador Grande	<i>Megaceryle torquata</i>
Piciformes	Picidae	Carpintero Bataraz Grande	<i>Veniliornis ligniarus</i>
		Carpintero Pitío	<i>Colaptes pitius</i>
		Carpintero Gigante	<i>Campephilus magellanicus</i>

Falconiformes	Falconidae	Carancho	<i>Caracara plancus</i>	
		Matamico Andino	<i>Phalcoboenus megalopterus</i>	
		Chimango	<i>Milvago chimango</i>	
		Halconcito Colorado	<i>Falco sparverius</i>	
		Halcón Plomizo	<i>Falco femoralis</i>	
		Halcón Peregrino	<i>Falco peregrinus</i>	
Psittaciformes	Psittacidae	Cachaña	<i>Enicognathus ferrugineus</i>	
		Loro Barranquero	<i>Cyanoliseus patagonus</i>	
Passeriformes	Rhynocriptidae	Huet-huet Común	<i>Pterotochos tarnii</i>	
		Chucaco	<i>Scelorchilus rubecula</i>	
		Churrín Grande	<i>Eugralla paradoxa</i>	
		Churrín Andino	<i>Scytalopus magellanicus</i>	
		Furnariidae	Caminera Común	<i>Geositta cunicularia</i>
			Caminera Colorada	<i>Geositta rufipennis</i>
			Picolezna	<i>Pygarhichas albogularis</i>
			Junquero	<i>Phleocryptes melanops</i>
			Bandurrita de los Bosques Patagónicos	<i>Upucerthia saturator</i>
			Remolinera Común	<i>Cinclodes fuscus</i>
			Remolinera Araucana	<i>Cinclodes patagonicus</i>
			Colilarga	<i>Sylviorthorhynchus desmursii</i>
	Rayadito		<i>Aphrastura spinicauda</i>	
	Coludito Cola Negra		<i>Leptasthenura aegithaloides</i>	
	Canastero Coludo		<i>Asthenes pyrrholeuca</i>	
	Tyrannidae	Fio-fío Silbón	<i>Elaenia albiceps</i>	
		Cachudito Pico Negro	<i>Anairetes parulus</i>	
		Doradito Limón	<i>Pseudocolopteryx citreola</i>	
		Tachurí Sietecolores	<i>Tachuris rubigastra</i>	
		Sobrepuesto	<i>Lessonia rufa</i>	
		Pico de Plata	<i>Hymenops perspicillatus</i>	
		Dormilona Chica	<i>Muscisaxicola maculirostris</i>	
		Dormilona Cara Negra	<i>Muscisaxicola maclovianus</i>	
		Dormilona Ceja Blanca	<i>Muscisaxicola albilora</i>	
		Gaucha Grande	<i>Agriornis lividus</i>	
	Cotingidae	Diucón	<i>Xolmis pyrope</i>	
		Peutrén	<i>Colorhamphus parvirostris</i>	
		Rara	<i>Phytotoma rara</i>	
	Hirundinidae	Golondrina Barranquera	<i>Pygochelidon cyanoleuca</i>	
		Golondrina Patagónica	<i>Tachycineta meyeri</i>	
	Troglodytidae	Ratona Común	<i>Troglodytes aedon</i>	

	Ratona Aperdizada	<i>Cistothorus platensis</i>
Turdidae	Zorzal Patagónico	<i>Turdus falcklandii</i>
	Zorzal Chiguanco	<i>Turdus chihuanco</i>
Mimidae	Calandria Mora	<i>Mimus patagonicus</i>
Motacillidae	Cachirla Común	<i>Anthus correndera</i>
	Cachirla Pálida	<i>Anthus hellmayri</i>
Thraupidae	Comesebo Andino	<i>Phrygilus gayi</i>
	Comesebo Patagónico	<i>Phrygilus patagonicus</i>
	Yal Negro	<i>Phrygilus fruticeti</i>
	Diuca	<i>Diuca diuca</i>
	Jilguero Dorado	<i>Sicalis flaveola</i>
	Misto	<i>Sicalis luteola</i>
Emberizidae	Chingolo	<i>Zonotrichia capensis</i>
Icteridae	Tordo Patagónico	<i>Curaeus curaeus</i>
	Varillero Ala Amarilla	<i>Agelasticus thilius</i>
	Tordo Renegrado	<i>Molothrus bonariensis</i>
	Loica Común	<i>Sturnella loyca</i>
Fringillidae	Cabecitanegra Austral	<i>Spinus barbatus</i>
Passeridae	Gorrión	<i>Passer domesticus</i>

Apéndice B

Tabla 23. Análisis de correlación de Spearman para los índices de importancia relativa calculados para las categorías de presa del Visón Americano en el Parque Nacional Lanín ($n = 8$ categorías principales de presa). FO: frecuencia de ocurrencia, FOR: frecuencia de ocurrencia relativa, VEP: volumen estimado promedio, DOM: frecuencia de ocurrencia como categoría dominante, r_s : coeficiente de correlación de Spearman.

	FOR		VEP		DOM	
FO	$r_s = 1$	$p < 0,0001$	$r_s = 0,98$	$p = 0,0004$	$r_s = 1$	$p < 0,0001$
FOR			$r_s = 0,98$	$p = 0,0004$	$r_s = 1$	$p < 0,0001$
VEP					$r_s = 0,98$	$p = 0,0004$

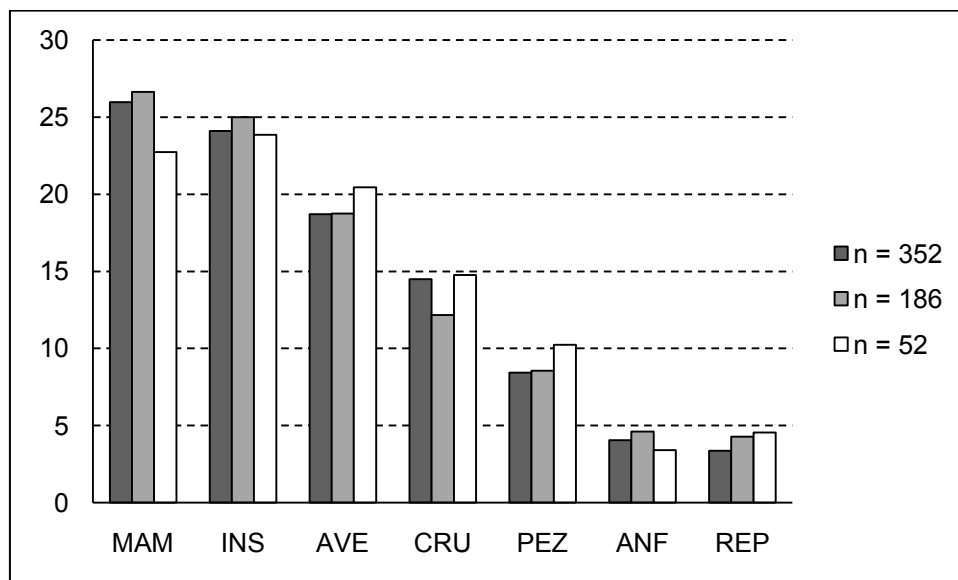


Figura 22. Frecuencia de ocurrencia relativa para las principales categorías de presa, estimada a partir de la muestra total de fecas –incluyendo fecas de un mismo sector y una misma letrina para una misma visita– ($n = 352$), una submuestra aleatoria con una feca por letrina para cada visita al sitio de estudio ($n = 186$), y una submuestra aleatoria con una feca por sector para cada visita al sitio de estudio ($n = 52$). MAM: mamíferos, INS: insectos, AVE: aves, CRU: crustáceos, PEZ: peces, ANF: anfibios, REP: reptiles.

Apéndice C

Tabla 24. Análisis de correlación de Spearman para distintas variables de vegetación medidas en el borde de bosque (“0 m”) y en el bosque interior (“30 m”) de los bosques riparios del PN Lanín ($n = 31$). Las variables son la cobertura de la Caña Colihue (COL), de los arbustos (ARBU) y el dosel arbóreo (ARBO), los índices de complejidad vertical (ICV) y horizontal (ICH) de la vegetación, el número de árboles muertos en pié (AMP) y los troncos caídos (TRONCO). Por sobre la diagonal de la matriz se muestran los coeficientes de correlación de Spearman (r_s), y por debajo se muestran los valores de p . En negrita se resaltan los $|r_s| \geq 0,7$ y los valores de $p < 0,05$.

	COL 0m	ARBU 0m	ARBO 0m	ICV 0m	ICH 0m	COL 25m	ARBU 25m	ARBO 25m	ICV 25m	ICH 25m	AMP	TRONCO
COL 0m		-0,17	0,23	-0,01	-0,08	0,83	-0,45	-0,003	0,14	-0,35	-0,001	0,11
ARBU 0m	0,3546		-0,5184	-0,12	-0,26	-0,12	0,48	0,04	0,15	-0,09	0,2	0,20
ARBO 0m	0,2103	0,0028		0,03	0,15	0,14	-0,51	0,22	-0,09	-0,04	-0,19	0,42
ICV 0m	0,9572	0,5039	0,8581		-0,45	-0,001	-0,05	-0,19	0,08	-0,01	-0,12	-0,23
ICH 0m	0,6552	0,1225	0,4123	0,0107		-0,33	0,10	-0,24	-0,36	0,57	-0,15	0,08
COL 25m	< 0,0001	0,5015	0,445	0,997	0,0667		-0,56	0,14	0,19	-0,58	0,04	0,15
ARBU 25m	0,01	0,0067	0,0033	0,7713	0,5988	0,0010		-0,19	0,06	0,21	0,05	-0,27
ARBO 25m	0,9869	0,8121	0,2356	0,3036	0,1838	0,4366	0,2959		0,63	-0,7	0,32	0,33
ICV 25m	0,4503	0,4281	0,6276	0,6649	0,0434	0,3099	0,7413	0,0002		-0,66	0,42	0,12
ICH 25m	0,0559	0,6411	0,8488	0,9511	< 0,001	0,0006	0,2529	< 0,0001	< 0,0001		-0,27	-0,14
AMP	0,9969	0,2884	0,3129	0,5279	0,4119	0,8187	0,7943	0,079	0,0183	0,1393		0,38
TRONCO	0,542	-0,2356	0,0181	0,2118	0,6605	0,4122	0,1484	0,0674	0,5294	0,4382	0,0368	

Tabla 25. Resumen general de los modelos globales para la evaluación del efecto de la vegetación y del Visón Americano sobre las distintas variables respuesta Y_i –riqueza específica (RIQ) y abundancia total (ABU) del ensamble de aves terrestres, abundancia total del gremio taxonómico de aves especialistas del sotobosque (AES), y abundancia de las especies focales: *Aphrastura spinicauda* (ASPI), *Scelorhilus rubecula* (SRUB), *Pteroptochos tarnii* (PTAR), *Scytalopus magellanicus* (SRUB), *Elaenia albiceps* y *Troglodytes aedon* (TAED). Para el modelo global de cada Y_i se muestra el número de observaciones (n), el parámetro de sobre-dispersión (ϕ) y los coeficientes de determinación marginal (R^2_M) y condicional (R^2_C).

Y_i	n	ϕ	R^2	
			R^2_M	R^2_C
ABU	116	2,03	0,23	0,54
RIQ	118	0,42	0,11	0,18
AES	113	0,62	0,59	0,83
ASPI	111	1,58	0,43	0,46
SRUB	113	0,34	0,55	0,77
PTAR	114	0,68	0,42	0,48
SMAG	116	0,83	0,31	0,34
EALB	112	1,59	0,28	0,48
TAED	112	1,29	0,32	0,62

Tabla 26. Resumen de la selección de modelos para variables respuesta Y_i (ver epígrafe de Tabla 24 para abreviaturas) en función de: abundancia relativa de Visón Americano (VAM), las coberturas de Caña Colihue (COL), arbustos (ARBU) y dosel arbóreo (ARBO), los índices de complejidad vertical (ICV) y horizontal (ICH) de la vegetación, y tipo de hábitat boscoso (BOS). K = número de parámetros estimados, AIC_c = Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras, Δ_i = diferencia entre valores de AIC_c del mejor modelo y otro modelo candidato g_i , w_i = peso de Akaike.

Y_i	Modelo candidato g_i	K	AIC_c	Δ_i	w_i
ABU	BOS	6	979,93	0,00	0,396
	ARBO + BOS	7	980,75	0,82	0,263
	VAM + BOS	7	982,12	2,19	0,133
	VAM + ARBO + BOS	8	983,06	3,13	0,083
	ICH	5	984,44	4,50	0,042
	ICV	5	985,55	5,62	0,024
	VAM + ICH	6	986,51	6,57	0,015
	VAM + ARBO + ICV + ICH + BOS	10	986,74	6,80	0,013
	ARBO + ICV	6	987,12	7,18	0,011
	VAM + ICV	6	987,78	7,84	0,008
	Modelo nulo	4	988,04	8,11	0,007
	ARBO	5	989,63	9,69	0,003
	VAM	5	990,20	10,27	0,002
	VAM + ARBO	6	991,69	11,76	0,001
RIQ	ARBO + ICV	6	486,17	0,00	0,592
	ICV	5	489,32	3,15	0,123
	ARBO	5	490,50	4,33	0,068
	VAM + ICV	6	491,30	5,13	0,046
	ICH	5	491,70	5,54	0,037
	VAM + ICH	6	491,99	5,82	0,032
	VAM + ARBO	6	492,13	5,97	0,030
	Modelo nulo	4	493,24	7,07	0,017
	VAM + ARBO + ICV + ICH + BOS	10	493,29	7,12	0,017
	ARBO + BOS	7	493,58	7,42	0,015
	BOS	6	494,62	8,45	0,009
	VAM	5	494,85	8,69	0,008
	VAM + ARBO + BOS	8	495,83	9,66	0,005
	VAM + BOS	7	496,86	10,70	0,003

Tabla 26. Continuación.

Y_i	Modelo candidato g_i	K	AICc	Δ_i	w_i
AES	COL + ICV	6	325,41	0,00	0,408
	ICH	5	327,43	2,02	0,149
	VAM + COL + ICV	7	327,49	2,08	0,144
	VAM + ICH	6	328,04	2,63	0,110
	VAM + COL + ICV + ICH	8	328,73	3,32	0,078
	COL + ICH	6	329,44	4,03	0,054
	VAM + COL + ICH	7	330,29	4,87	0,036
	ICV	5	331,93	6,52	0,016
	VAM + ICV	6	334,15	8,74	0,005
	COL	5	342,69	17,28	0,000
	VAM + COL	6	344,92	19,51	0,000
	Modelo nulo	4	346,57	21,16	0,000
	VAM	5	348,71	23,29	0,000
	PTAR	ICH	5	155,47	0,00
VAM + ICH		6	155,73	0,26	0,223
COL + ICV		6	156,12	0,65	0,184
COL + ICH		6	157,46	2,00	0,094
VAM + COL + ICH		7	157,99	2,52	0,072
VAM + COL + ICV		7	158,35	2,88	0,060
ICV		5	158,99	3,52	0,044
VAM + COL + ICV + ICH		8	159,20	3,73	0,039
VAM + ICV		6	160,99	5,52	0,016
COL		5	162,52	7,05	0,007
Modelo nulo		4	164,62	9,15	0,003
VAM + COL		6	164,75	9,28	0,002
VAM		5	166,54	11,07	0,001
SRUB		ICH	5	211,45	0,00
	VAM + COL + ICV	7	211,92	0,47	0,205
	COL + ICV	6	212,26	0,81	0,173
	COL + ICH	6	212,63	1,18	0,144
	VAM + ICH	6	213,67	2,22	0,086
	VAM + COL + ICV + ICH	8	213,96	2,51	0,074
	VAM + COL + ICH	7	214,85	3,40	0,048
	ICV	5	219,57	8,12	0,004
	VAM + ICV	6	220,809	9,35	0,002
	COL	5	221,15	9,70	0,002
	VAM + COL	6	221,57	10,12	0,002
	Modelo nulo	4	226,61	15,16	0,000
	VAM	5	228,18	16,73	0,000

Tabla 26. Continuación.

Y_i	Modelo candidato g_i	K	AICc	Δ_i	w_i
SMAG	ICV	5	183,52	0,00	0,250
	ICH	5	184,19	0,66	0,180
	VAM + ICV	6	185,36	1,84	0,100
	VAM + ICH	6	185,38	1,86	0,099
	VAM + COL + ICV + ICH	8	185,51	1,98	0,093
	COL + ICV	6	185,51	1,99	0,093
	COL + ICH	6	185,96	2,44	0,074
	VAM + COL + ICH	7	185,96	2,44	0,074
	VAM + COL + ICV	7	187,52	4,00	0,034
	Modelo nulo	4	192,96	9,44	0,002
	COL	5	195,12	11,60	0,001
	VAM	5	195,13	11,60	0,001
	VAM + COL	6	197,30	13,78	0,000
	ASPI	BOS	6	633,07	0,00
VAM + BOS		7	633,17	0,10	0,287
VAM + ARBO + BOS		8	634,40	1,33	0,155
ARBO + BOS		7	634,91	1,85	0,120
VAM + ARBO + ICV + AMP + BOS		10	635,07	2,01	0,111
ICV		5	639,58	6,51	0,012
ICV + AMP		6	641,42	8,35	0,005
VAM + ICV		6	641,59	8,52	0,004
ARBO + ICV		6	641,81	8,74	0,004
ARBO		5	652,51	19,44	0,000
VAM + ARBO		6	652,88	19,81	0,000
AMP		5	655,08	22,01	0,000
VAM + AMP		6	656,19	23,12	0,000
Modelo nulo		4	657,25	24,19	0,000
VAM		5	659,28	26,21	0,000

Tabla 26. Continuación.

Y_i	Modelo candidato g_i	K	AICc	Δ_i	w_i
EALB	VAM + ARBU + BOS	8	801,05	0,00	0,264
	ARBU + BOS	7	801,45	0,40	0,216
	BOS	6	802,64	1,59	0,119
	VAM + BOS	7	802,97	1,92	0,101
	VAM + ARBU + ARBO + BOS	9	803,07	2,02	0,096
	ARBU + ARBO + BOS	8	803,75	2,70	0,069
	VAM + ARBU + ARBO + ICV + BOS	10	804,76	3,71	0,041
	ARBO + BOS	7	804,87	3,82	0,039
	VAM + ARBO + BOS	8	805,28	4,23	0,032
	VAM + ARBU + ICV	7	807,93	6,88	0,008
	ARBU + ICV	6	809,82	8,77	0,003
	VAM + ICV	6	810,87	9,82	0,002
	ARBO	5	811,55	10,50	0,001
	ICV	5	811,57	10,52	0,001
	ARBU + ARBO	6	811,90	10,85	0,001
	VAM + ARBU	6	812,16	11,11	0,001
	VAM + ARBU + ARBO	7	812,50	11,45	0,001
	VAM + ARBO	6	812,69	11,64	0,001
	ARBU	5	812,76	11,71	0,001
	Modelo nulo	4	813,39	12,34	0,001
VAM	5	813,44	12,39	0,001	
TAED	VAM + ARBU + ICV + ICH + BOS	10	611,54	0,00	0,329
	BOS	6	612,75	1,21	0,179
	ARBU + BOS	7	614,13	2,59	0,090
	ICH	5	614,58	3,04	0,072
	VAM + BOS	7	614,79	3,25	0,065
	ICV	5	615,45	3,91	0,047
	Modelo nulo	4	615,63	4,09	0,042
	ARBU + ICH	6	615,94	4,40	0,036
	VAM + ARBU + BOS	8	616,29	4,75	0,031
	VAM + ICH	6	616,67	5,13	0,025
	ARBU + ICV	6	617,13	5,59	0,020
	VAM	5	617,15	5,61	0,020
	VAM + ICV	6	617,23	5,69	0,020
	ARBU	5	617,36	5,82	0,018
	VAM + ARBU	6	619,12	7,58	0,007

Apéndice D

Tabla 27. Análisis de correlación de Spearman para distintas variables medidas en la costa y el bosque ripario del PN Lanín ($n = 38$). Las variables son frecuencia relativa de ocurrencia de distintos tipos de sustrato bentónico-costero: vegetación (VEG), fango (FAN), arena (ARE), grava (GRA), piedra o roca pequeña (ROC1), roca mediana (ROC2) y roca grande (ROC3); área de juncal (JUN); y número de árboles muertos en pie en el bosque ripario (AMP). Por sobre la diagonal de la matriz se muestran los coeficientes de correlación de Spearman (r_s), y por debajo se muestran los valores de p . En negrita se resaltan los $|r_s| \geq 0,7$ y los valores de $p < 0,05$.

	JUN	VEG	FAN	ARE	GRA	ROC1	ROC2	ROC3	AMP
JUN	/	0,33	0,71	-0,58	-0,86	-0,81	-0,75	-0,59	-0,31
VEG	0,0436	/	0,42	-0,23	-0,23	-0,33	-0,41	-0,26	-0,17
FAN	<0,0001	0,0079	/	-0,43	-0,70	-0,84	-0,80	-0,79	-0,19
ARE	0,0002	0,1645	0,0068	/	0,72	0,63	0,55	0,42	0,39
GRA	<0,0001	0,1742	<0,0001	<0,0001	/	0,85	0,71	0,61	0,27
ROC1	<0,0001	0,0452	<0,0001	<0,0001	<0,0001	/	0,88	0,81	0,25
ROC2	<0,0001	0,0096	<0,0001	0,0004	<0,0001	<0,0001	/	0,87	0,35
ROC3	<0,0001	0,1086	<0,0001	0,0081	<0,0001	<0,0001	<0,0001	/	0,22
AMP	0,0571	0,3096	0,2396	0,0152	0,1051	0,1313	0,0308	0,1762	/

Tabla 28. Resumen general de los modelos globales para la evaluación del efecto del Visón Americano sobre las distintas variables respuesta (Y_i): abundancia total (ABU) y riqueza específica (RIQ) del ensamble de aves acuáticas, abundancia total de pollos, y abundancia relativa de los macáes Común *Rollandia rolland* (RROL) y Grande *Podiceps major* (PMAJ), el Cauquén Real *Chloephaga poliocephala* (CPOL), los patos Overo *Anas sibilatrix* (ASIB), Barcino *A. flavirostris* (AFLA) y Maicero *A. georgica* (AGEO), la Gallareta Ligas Rojas *Fulica armillata* (FARM), el Tero Común *Vanellus chilensis* (VCHI) y la Remolinera Araucana *Cinclodes patagonicus* (CPAT). Para el modelo global de cada Y_i se muestra el número de observaciones (n), si es o no inflado en ceros, la distribución de errores (Poisson o binomial negativa), el parámetro de sobre-dispersión (ϕ), y los Factores de Inflación de la Varianza (VIF) de cada variable explicatoria (ver epígrafe de Tabla 27 para abreviaturas), calculados a partir de los modelos globales.

Y_i	n	Inflado en ceros	Distribución de errores	ϕ	VIF						
					VAM	JUN	VEG	FAN	ROC2	HAB	AMP
ABU	322	NO	Binom. Neg.	0,95	1,00	1,02	-	1,02	-	1,01	-
RIQ	328	NO	Poisson	0,69	1,01	1,02	-	1,02	-	1,01	-
RROL	333	NO	Poisson	0,51	1,01	1,02	-	1,03	-	1,01	-
PMAJ	333	NO	Poisson	0,92	1,02	1,03	-	1,03	-	1,00	-
CPOL	327	SI	Poisson	2,18	2,48	1,81	1,33	-	-	1,39	-
ASIB	331	NO	Poisson	0,78	1,44	1,42	-	1,37	-	1,04	-
AFLA	329	NO	Poisson	1,86	1,00	1,05	-	1,04	-	1,01	-
AGEO	327	SI	Poisson	1,99	1,37	1,32	-	1,29	-	1,24	-
FARM	330	SI	Binom. Neg.	0,65	1,00	1,00	-	1,00	-	1,00	-
VCHI	332	NO	Poisson	1,06	1,01	1,01	-	1,00	-	1,00	-
CPAT	307	NO	Poisson	0,76	1,01	-	-	-	1,02	1,02	1,00
Pollos	333	NO	Poisson	1,93	1,00	1,02	-	1,02	-	1,00	-

Tabla 29. Resumen de la selección de modelos para las variables respuesta Y_i (ver epígrafe de Tabla 27 para abreviaturas) en función de abundancia relativa del Visón Americano (VAM); frecuencia relativa de ocurrencia de vegetación (VEG), fango (FAN) y roca mediana (ROC) como sustratos en la costa; área de juncal (JUN); tipo de hábitat terrestre (HAB); y número de árboles muertos en pie en bosque ripario (AMP). K = número de parámetros estimados, AIC_c = Criterio de Información de Akaike para pequeñas muestras, Δ_i = diferencia entre valores de AIC_c del mejor modelo y otro modelo candidato g_i , w_i = peso de Akaike. En negrita se destacan los mejores modelos seleccionados con suficiente certeza ($w_i > 0,90$).

Y_i	Modelo candidato g_i	K	AIC_c	Δ_i	w_i
ABU	VAM + FAN + JUN + HAB	9	2153,40	0,00	0,8124
	VAM + HAB	7	2157,44	4,04	0,1078
	HAB	6	2158,09	4,69	0,0779
	JUN	6	2167,53	14,13	0,0007
	FAN	6	2167,77	14,37	0,0006
	VAM + JUN	7	2169,04	15,64	0,0003
	VAM + FAN	7	2169,24	15,84	0,0003
	Modelo nulo	5	2180,61	27,22	0,0000
	VAM	6	2186,03	32,63	0,0000
RIQ	VAM + FAN + JUN + HAB	8	1243,24	0,00	0,9942
	VAM + HAB	6	1254,74	11,50	0,0032
	HAB	5	1256,18	12,94	0,0015
	FAN	5	1257,92	14,68	0,0006
	VAM + FAN	6	1259,08	15,83	0,0004
	JUN	5	1262,77	19,53	0,0001
	VAM + JUN	6	1264,35	21,11	0,0000
	Modelo nulo	4	1277,38	34,13	0,0000
	VAM	5	1279,43	36,19	0,0000
Pollos	FAN	5	819,14	0,00	0,3806
	VAM + FAN + JUN + HAB	8	820,69	1,55	0,1756
	HAB	5	820,99	1,84	0,1514
	VAM + FAN	6	821,06	1,91	0,1461
	VAM + HAB	6	822,62	3,48	0,0669
	JUN	5	823,00	3,86	0,0552
	VAM + JUN	6	825,06	5,91	0,0198
	Modelo nulo	4	828,67	9,52	0,0033
	VAM	5	830,72	11,58	0,0012

Tabla 29. Continuación.

Y_i	Modelo candidato g_i	K	AICc	Δ_i	w_i
RROL	VAM + HAB	6	317,94	0,00	0,1665
	VAM + FAN	6	317,99	0,04	0,1628
	HAB	5	318,19	0,25	0,1468
	FAN	5	318,30	0,36	0,1393
	JUN	5	318,57	0,62	0,1219
	Modelo nulo	4	318,64	0,70	0,1175
	VAM + JUN	6	319,12	1,18	0,0925
	VAM + FAN + JUN + HAB	8	320,61	2,67	0,0439
	VAM	5	323,80	5,86	0,0089
PMAJ	VAM + FAN	6	603,09	0,00	0,8018
	VAM + FAN + JUN + HAB	8	606,06	2,98	0,1808
	FAN	5	612,21	9,13	0,0084
	VAM + JUN	6	612,85	9,76	0,0061
	VAM + HAB	6	614,87	11,79	0,0022
	VAM	5	618,78	15,70	0,0003
	HAB	5	619,78	16,69	0,0002
	JUN	5	620,00	16,92	0,0002
	Modelo nulo	4	624,94	21,86	0,0000
CPOL	VAM	6	815,81	0,00	0,5173
	VAM + VEG + JUN + HAB	9	816,06	0,25	0,4567
	VAM + JUN	7	822,78	6,96	0,0159
	VAM + VEG + JUN	9	825,27	9,46	0,0046
	VAM + HAB	7	825,69	9,88	0,0037
	VAM + VEG	7	827,29	11,47	0,0017
	VEG	6	833,29	17,47	0,0001
	VEG + JUN	7	833,54	17,72	0,0001
	JUN	6	834,84	19,03	0,0000
	Modelo nulo	5	844,33	28,52	0,0000
	HAB	6	849,65	33,83	0,0000
ASIB	HAB	5	427,33	0,00	0,3401
	VAM + HAB	6	427,74	0,41	0,2775
	VAM + FAN + JUN + HAB	8	428,68	1,34	0,1738
	VAM + FAN	6	429,64	2,30	0,1074
	VAM + JUN	6	431,51	4,18	0,0421
	FAN	5	432,13	4,79	0,0309
	JUN	5	433,56	6,23	0,0151
	VAM	5	434,23	6,90	0,0108
	Modelo nulo	4	437,45	10,12	0,0022

Tabla 29. Continuación.

Y_i	Modelo candidato g_i	K	AICc	Δ_i	w_i
AFLA	VAM + FAN + JUN + HAB	8	1001,93	0,00	0,9190
	HAB	5	1008,52	6,59	0,0341
	VAM + HAB	6	1008,94	7,00	0,0277
	FAN	5	1010,73	8,80	0,0113
	VAM + FAN	6	1011,73	9,80	0,0068
	JUN	5	1015,87	13,94	0,0009
	VAM + JUN	6	1019,24	17,31	0,0002
	Modelo nulo	4	1028,28	26,35	0,0000
	VAM	5	1030,26	28,33	0,0000
AGEO	VAM + FAN	7	849,11	0,00	0,5400
	VAM + FAN + JUN + HAB	9	850,47	1,36	0,2732
	FAN	6	851,24	2,13	0,1862
	VAM	6	864,26	15,15	0,0003
	VAM + HAB	7	865,99	16,89	0,0001
	VAM + JUN	7	866,50	17,38	0,0001
	HAB	6	866,80	17,69	0,0001
	Modelo nulo	5	869,27	20,16	0,0000
	JUN	6	870,04	20,93	0,0000
FARM	HAB	7	1190,52	0,00	0,5512
	JUN	7	1192,93	2,42	0,1647
	VAM + FAN + JUN + HAB	10	1194,29	3,77	0,0837
	VAM + JUN	8	1194,43	3,92	0,0777
	FAN	7	1194,66	4,14	0,0696
	VAM + FAN	8	1195,90	5,38	0,0374
	VAM + HAB	8	1197,75	7,23	0,0148
	Modelo nulo	6	1203,77	13,26	0,0007
	VAM	7	1205,72	15,20	0,0003
VCHI	VAM + VEG + FAN + HAB	8	750,31	0,00	0,4773
	VAM + HAB	6	751,18	0,86	0,3098
	HAB	5	753,88	3,57	0,0802
	VEG + FAN	6	755,59	5,27	0,0342
	FAN	5	755,65	5,34	0,0331
	VAM + FAN	6	755,66	5,34	0,0330
	VAM + VEG + FAN	7	756,22	5,90	0,0249
	VEG	5	759,62	9,31	0,0045
	VAM + VEG	6	761,28	10,97	0,0020
	Modelo nulo	4	763,55	13,24	0,0006
	VAM	5	764,80	14,49	0,0003

Tabla 29. Continuación.

Y_i	Modelo candidato g_i	K	AICc	Δ_i	w_i
CPAT	VAM + HAB	6	607,66	0,00	0,3044
	HAB	5	608,25	0,59	0,2270
	AMP	5	609,39	1,73	0,1285
	VAM + ROC + HAB + AMP	8	610,18	2,52	0,0865
	VAM + AMP	6	610,22	2,56	0,0848
	ROC + AMP	6	611,44	3,77	0,0462
	VAM	5	611,95	4,28	0,0358
	VAM + ROC + AMP	7	612,28	4,62	0,0302
	Modelo nulo	5	612,82	5,16	0,0231
	ROC	5	613,08	5,42	0,0203
	VAM + ROC	6	613,94	6,27	0,0132