

RESPUESTAS DE UN ENSAMBLE DE AVES A LA REMOCIÓN MANUAL DE ARBUSTOS EN UN BOSQUE SUBTROPICAL SEMIÁRIDO DEL CHACO ARGENTINO

Mariano Codesido^{1,2}, Andrea Alejandra Drozd³, Patrick Anthony Gado⁴, &
David Bilenca^{1,2}

¹Departamento de Ecología, Genética y Evolución, FCEN, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4to. piso, Ciudad Autónoma de Buenos Aires (C1428EHA), Argentina. *E-mail*: mcodesido@ege.fcen.uba.ar

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina

³Laboratorio de Investigación en Sistemas Ecológicos y Ambientales (LISEA), Facultad de Ciencias Naturales y Museo-Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata, 1900 La Plata, Argentina

⁴Estación de Cría de Animales Silvestres, Ministerio de Asuntos Agrarios, Camino Centenario Km 16, 1900 La Plata, Provincia de Buenos Aires, Argentina

Abstract. – Responses of a bird assemblage to manual shrub removal in a Chacoan subtropical semiarid forest, Argentina. – We compared several attributes of vegetation structure of the understory and of bird species richness, guild abundance, and total abundance between a 200-ha area of semiarid Chacoan forest and another 200-ha area of the same forest where shrubs were manually removed, in Santiago del Estero province, Argentina. We seasonally recorded birds at 60 point count stations (30 in each type of habitat) between March 1998 and August 1999. The shrubless area showed higher percentages of herb cover and bare ground than the forest, whereas in the forest there were higher covers of litter and shrubs and a higher shrub height than in the shrubless area. Moreover, the shrubless area showed a lower species richness and bird abundance than the forest in summer. At the guild level, analyses revealed that bark insectivores were more abundant in the shrubless area, whereas foliage insectivores, terrestrial insectivores, and arboreal seed eaters were more abundant in the forest. Our results show that shrub removal has a great influence on the structure of bird assemblages, which persists several years later after the application of this technique. We recommend that, in case of massive shrub removal, stripes of shrubby vegetation should be maintained in order to guarantee the inclusion of shrub-associated bird species in the mosaic landscape.

Resumen. – Se compararon la estructura de la vegetación del sotobosque, la riqueza, la abundancia total y la abundancia por gremios, de un ensamble de aves entre un bosque al que le fue removido el estrato arbustivo y un bosque que se mantuvo sin desarbustar, en la región del Chaco subtropical semiárido argentino. Se realizaron conteos de aves en 60 estaciones (30 por cada tipo de hábitat) entre Marzo de 1998 y Agosto de 1999, correspondientes a las estaciones de verano, invierno y primavera. El desarbustado presentó una mayor cobertura herbácea y de suelo desnudo, en tanto que el bosque presentó una mayor cobertura de mantillo, una mayor cobertura arbustiva y una mayor altura del estrato arbustivo. El desarbustado presentó una menor riqueza y abundancia de aves durante el verano que el bosque. A nivel gremial, las insectívoras de corteza fueron más abundantes en el desarbustado mientras que las insectívoras de follaje, las insectívoras terrestres y las granívoras arbóreas fueron más abundantes en el bosque. Los cambios más notables en la abundancia diferencial de las especies se

registraron con relación a la dieta, los hábitos de forrajeo, los requerimientos de refugio y la selección de sitios de nidificación. Estos resultados muestran que el desarbustado ejerce una sensible influencia sobre la estructura del ensamble de aves del bosque que persiste incluso años después de realizada la intervención. Se recomiendan medidas de manejo, de modo tal de mantener un paisaje en mosaico que garantice la representación de las aves asociadas al estrato arbustivo. *Aceptado el 19 de Enero de 2009.*

Key words: Manual shrub removal, vegetation structure, bird assemblage, guilds, subtropical forest, Chaco, Argentina.

INTRODUCCIÓN

La vegetación integra el hábitat en el cual las aves se alimentan, nidifican y protegen de sus depredadores por lo que algunas de sus características estructurales, como la heterogeneidad vertical y horizontal, influyen a su vez sobre la estructura y la organización de los ensambles de aves (Cody 1985, Wiens 1989). En ambientes boscosos de América del Sur, varios estudios dan cuenta de cambios en la composición y estructura de los ensambles de aves como consecuencia de algún tipo de disturbio (natural o antrópico) ocurrido sobre la vegetación (Marone 1990, Aleixo 1999, Cueto & Lopez de Casenave 2000, Zurita *et al.* 2006). No obstante, los efectos de estos disturbios sobre la vegetación no son uniformes para todas las especies y gremios sino, más bien, diferenciales (Fahrig 2003), de modo tal que las características particulares de cada especie y gremio (tamaño, hábitos alimentarios, sitios de nidificación, habilidad dispersiva) determinan las características de sus respuestas, con las consecuentes repercusiones sobre la estructura del ensamble.

En Argentina, los bosques subtropicales semiáridos del Chaco ocupan una superficie de 320,000 km² en el centro-norte del país y son considerados en la actualidad una de las regiones de mayor prioridad de conservación en América del Sur como producto, entre otros aspectos, de haber estado sometida durante décadas a manejos deficientes (Zak *et al.* 2004, The Nature Conservancy *et al.* 2005). La tala indiscriminada y la introducción de ganado doméstico han provocado una modi-

ficación del hábitat caracterizada por la continua transformación del bosque alto en un matorral arbustivo denso (Morello & Saravia Toledo 1959, Adámoli *et al.* 1990). Ello ha motivado a que en las últimas décadas se hayan implementado estudios orientados a evaluar el desempeño de técnicas de manejo del bosque que restauren su estructura, a la vez que le otorguen una mayor productividad y rentabilidad al sistema de manera sustentable. Una de las técnicas empleadas ha sido el desarbustado, ya sea en forma manual o mecanizada - preservando los renovales que forman parte del estrato arbóreo - con la finalidad de obtener un mayor desarrollo del estrato herbáceo disponible para el consumo del ganado (Ben Shahar 1992). En las áreas que han sido desarbustadas, algunos estudios han reportado disminuciones en la abundancia total y la riqueza de especies (Vega & Rappole 1994, Mason 1996) y otros han observado cambios diferenciales en las abundancias de los gremios que forman parte del ensamble de aves (Camprodón & Brotons 2006).

En los bosques subtropicales semiáridos del Chaco argentino, existen algunos estudios que analizan aspectos biogeográficos de su avifauna (Short 1975, Nores *et al.* 1991), como así también otros que describen aspectos ecológicos de sus ensambles de aves (“assemblage” *sensu* Capurro & Bucher 1982, 1986, 1988; Caziani 1996, Fauth *et al.* 1996, Lopez de Casenave *et al.* 1998, Codesido & Bilenca 2004, Derlindati & Caziani 2005). Sin embargo, son escasos los estudios que hayan analizado el efecto del disturbio natural

(Lopez de Casenave *et al.* 1998) o humano sobre los ensambles de aves en el Chaco y, hasta el presente, no se cuenta con estudios que describan la manera en que la intervención del desarbustado - que implica un cambio en la estructura y composición de la vegetación - repercute sobre la estructura y dinámica de los ensambles de aves. En este sentido, los objetivos del presente trabajo son: (1) describir los cambios en la estructura de la vegetación asociados al desarbustado del bosque; (2) establecer si existen diferencias en los atributos comunitarios del ensamble de aves (abundancia total y riqueza de especies) entre el bosque sin desarbustar y el bosque desarbustado; (3) determinar cuáles son las especies y los gremios locales ("local guild" *sensu* Fauth *et al.* 1996) más sensibles al efecto ocasionado por el desarbustado, y (4) asociar los eventuales cambios en los ensambles de aves a las características de la vegetación en cada tipo de hábitat.

MÉTODOS

Área de estudio. El estudio se llevó a cabo en la estación experimental "La María" del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) en la provincia de Santiago del Estero, Argentina (28°03'S, 64°15'O). El clima es semiárido y continental, con una estacionalidad bien marcada (Cabrera 1976). La temperatura promedio anual es de 21°C con una mínima y una máxima promedio entre 14°C y 28°C, respectivamente. La precipitación promedio es de 550 mm anuales, de los cuales el 80 por ciento se concentra en primavera-verano durante los meses de Octubre a Marzo. La fisonomía del área está dominada por un bosque semiárido Chaqueño (Cabrera 1976), que comprende unas 4000 ha de bosque continuo, formando parte de una matriz de paisaje que también incluye hacia el norte y el oeste terrenos dedicados a la agricultura (1500 ha) y hacia el límite sur del

bosque, áreas de pastizales naturales sobre antiguos cauces del río Dulce (2000 ha). El bosque posee un estrato superior alto (mayor a 8 m), abierto, dominado por quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*, Apocynaceae) y quebracho colorado santiagueño (*Schinopsis lorentzii*, Anacardiaceae). El estrato intermedio (de 4 a 8 m) lo integran individuos menos desarrollados de las dos especies mencionadas, además de algarrobo negro (*Prosopis nigra*, Fabaceae) y mistol (*Zizyphus mistol*, Rhamnaceae). El estrato arbustivo es muy denso y está compuesto por varias especies de garabatos (*Acacia praecox*, *Acacia furcatispina*, Fabaceae), brea (*Cercidium australis*, Fabaceae), atamisquí (*Capparis atamisquea*, Capparidaceae), tala (*Celtis pallida*, Ulmaceae) y sombra de toro (*Jodina rhombifolia*, Santalaceae). Finalmente, en el estrato herbáceo dominan *Trichloris crinita*, *Setaria* spp., *Gouinia paraguayensis* (Poaceae) y *Wissadula densiflora* (Malvaceae, Bilenca *et al.* 1999).

Diseño experimental. La estructura de la comunidad de aves se evaluó en dos tipos de ambientes (tratamientos): 1) un área de 200 ha de bosque sin desarbustar (en adelante bosque), y 2) otro sitio de 200 ha de bosque desarbustado (en adelante desarbustado), al cual en el año 1991 se le removieron manualmente los arbustos, preservando los renovales de las especies que forman parte del estrato arbóreo (quebrachos, algarrobos y mistoles). Los dos sitios están comprendidos dentro del área del bosque continuo, formando parte de la misma matriz de paisaje (descrita previamente) y con características similares en cuanto a la estructura arbórea que compone cada ambiente.

Gremios locales. A partir de estudios previos (Codesido & Bilenca 2004) y de datos bibliográficos (Short 1975, Capurro & Bucher 1982, 1986; Davis 1993, Kratter *et al.* 1993, Caziani 1996, Lopez de Casenave *et al.* 1998),

se agruparon a las especies de acuerdo a la principal característica de su dieta, del microhábitat donde encuentran su alimento y de las técnicas que utilizan para capturarlo, en los siguientes 10 gremios locales: (1) omnívoras: se alimentan de insectos, semillas y frutos, (2) granívoras terrestres: se alimentan de semillas obtenidas del suelo o de plantas herbáceas a baja altura, (3) granívoras arbóreas: se alimentan de semillas sobre la vegetación leñosa, arbustiva o arbórea, (4) nectarívoras: se alimentan principalmente del néctar de las flores y secundariamente de insectos, (5) insectívoras de corteza: se alimentan de insectos obtenidos debajo de la corteza de leñosas, (6) insectívoras terrestres: se alimentan de insectos del suelo, (7) insectívoras de follaje: se alimentan de insectos obtenidos de las ramas y hojas, (8) insectívoras de vuelo corto: se alimentan de insectos en el aire, con distancias de ataques menores a 1 m, (9) insectívoras de vuelo largo: se alimentan de insectos en el aire, con distancias de ataques mayores a 1 m, y (10) frugívoras: se alimentan fundamentalmente de la pulpa de frutos de algunas leñosas y secundariamente de insectos (Tabla 1).

Atributos comunitarios y densidad de gremios locales. Se realizaron 4 muestreos, entre Marzo de 1998 y Agosto de 1999, uno durante fines del verano (Marzo 1998; período post-reproductivo de las aves), otro durante la primavera (Diciembre 1998, período reproductivo), y los otros dos durante el invierno (Agosto 1998 y 1999, período no reproductivo). Las poblaciones de aves fueron muestreadas mediante conteos en 60 puntos de radio ilimitado y 20 m de altura, con una duración de 10 min (Hutto *et al.* 1986), distribuyendo 30 puntos de conteo en cada tipo de ambiente. Los puntos de conteo se dispusieron separados entre sí por no menos de 150 m. Los conteos fueron realizados por la mañana en las cuatro horas siguientes a la salida del sol. Cada muestreo se inició con el arribo al centro del punto

y las aves que volaban fuera del punto de conteo al arribar el observador fueron consideradas presentes en el mismo (Hutto *et al.* 1986). No se incluyeron en los muestreos las especies de los gremios locales depredadoras (Accipitridae y Falconidae) y carroñeras (Cathartidae), ya que éstas normalmente sobrevolaban por encima de los 20 m establecidos como límite superior de los registros. En cada nuevo muestreo los conteos fueron realizados en los mismos puntos que en la estación anterior.

La abundancia de cada especie y de los gremios locales fueron estimadas mediante el número promedio de individuos por punto, sobre un total de 30 puntos de muestreo (Hutto *et al.*, 1986). Los resultados están expresados como número de detecciones por 10 min (Bibby *et al.* 1993). La riqueza de especies fue expresada como el número promedio de especies por punto, sobre un total de 30 puntos de muestreo.

Vegetación. Para las estaciones de verano, invierno y primavera y para cada uno de los tratamientos, se tomaron 30 muestras de vegetación directamente sobre los puntos de conteo de aves. En cada punto, en un radio de 5 m, se midió la altura máxima media arbustiva (tomando el promedio de los 3 individuos más altos) y se efectuó una estimación visual de la cobertura herbácea, de la cobertura arbustiva, de la cobertura del mantillo y de la cobertura de suelo desnudo (Bullock 1996), agrupando a las estimaciones en clases de a 10% (0–10%, 11–20%, 21–30%, etc.).

Análisis de los datos. Para comparar la abundancia total, la riqueza específica de aves y la abundancia de los gremios locales entre los tratamientos, a lo largo del período de muestreo, se utilizó un análisis de varianza de dos factores con medidas repetidas en un factor (factor estación; Zar 1999). Se utilizó la prueba de LSD para comparar las medias

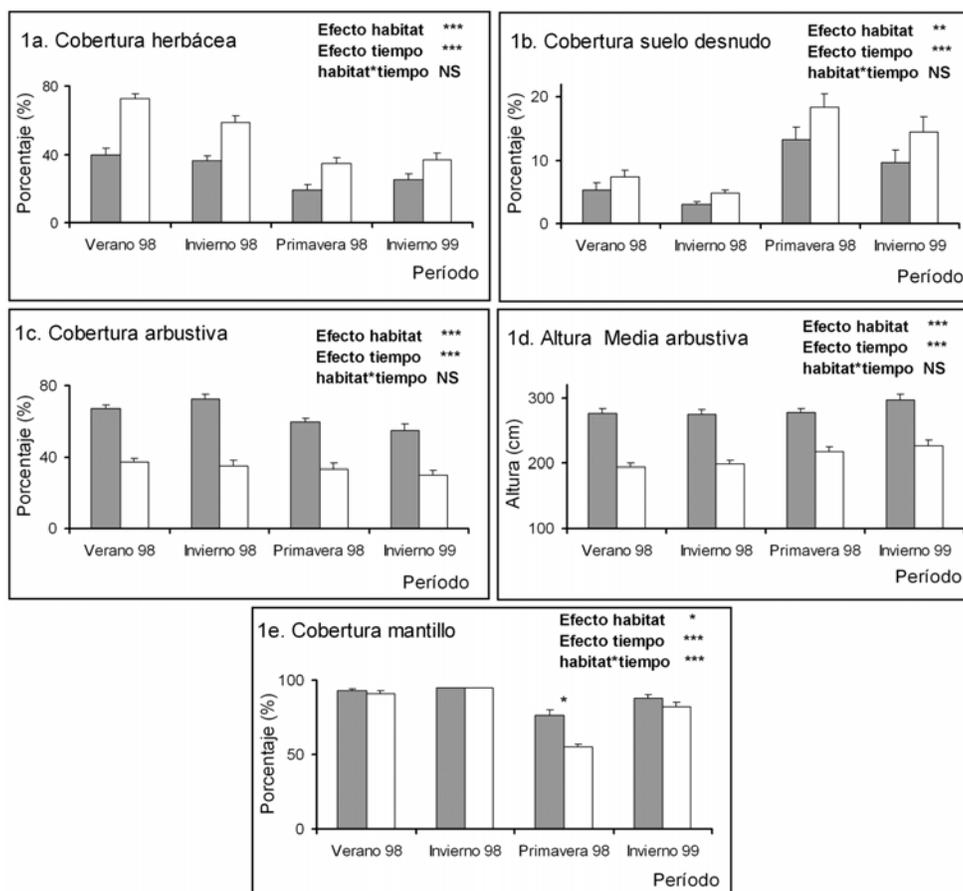


FIG. 1. Promedio y error estándar para los porcentajes de: a) coberturas herbácea, b) cobertura suelo desnudo, c) cobertura arbustiva, d) altura media arbustiva (cm), y e) cobertura de mantillo, para el bosque (barras grises) y el desarbastado (barras blancas), durante el verano (Marzo 1998), la primavera (Diciembre 1998) y el invierno (Agosto 1998 y 1999) en la Estación Experimental “La María”, Provincia de Santiago del Estero, Argentina. Se indican los resultados del ANOVA de dos factores con medidas repetidas en un factor (tiempo) y, cuando corresponde, se indica la estación donde se registró la interacción (* = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$; *** = $P < 0.001$).

entre estaciones y la prueba de efectos simples cuando se presentó interacción entre hábitats y estación (tiempo). El mismo tipo de análisis fue utilizado para comparar las variables de vegetación entre los tratamientos. Previamente al análisis, se normalizaron los datos aplicando la transformación raíz cuadrada y en todas las pruebas aplicadas, se utilizaron niveles de significación de 0,05 y 0,01.

RESULTADOS

Vegetación. Todas las variables de vegetación medidas variaron tanto estacionalmente como entre hábitats (Fig. 1). Las coberturas herbácea y de suelo desnudo fueron mayores en el desarbastado (Figs. 1a-b), mientras que la cobertura arbustiva y la altura máxima media arbustiva fueron mayores en el bosque (Figs.

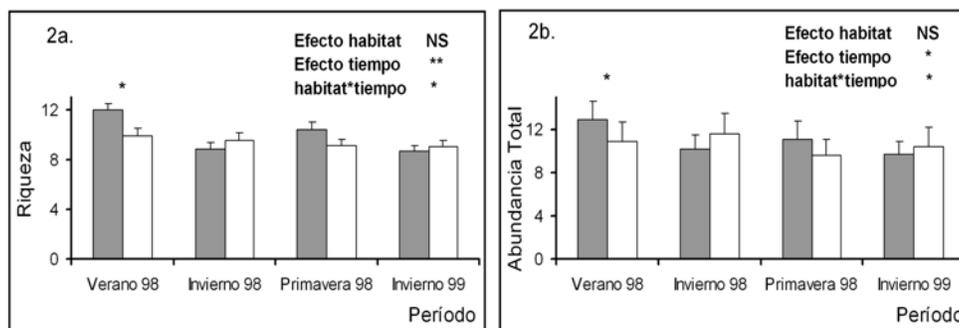


FIG. 2. Promedios y error estándar para: a) riqueza (número de especies), y b) la abundancia total (individuos por 10 min de conteo) para el bosque (barras grises) y para el desarbastado (barras blancas), durante el verano (Marzo 1998), la primavera (Diciembre 1998) y el invierno (Agosto 1998 y 1999) en la Estación Experimental “La María”, Provincia de Santiago del Estero, Argentina. Se indican los resultados del ANOVA de dos factores con medidas repetidas en un factor (tiempo) y, cuando corresponde, se indica la estación donde se registró la interacción (* = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$).

1c-d). La cobertura del mantillo mostró una interacción entre hábitat y períodos (Fig. 1e), siendo mayor en el bosque durante la primavera (Prueba de efectos simples; $F_{1,174} = 43,2$; $P < 0,001$).

Atributos comunitarios. Se registraron 69 especies (Tabla 1), que representaron el 72% de las especies reportadas para hábitats de bosques en esta área (Codesido & Bilenca 2004). Se detectaron 2592 individuos en 40 h de puntos de conteo. La riqueza de aves tuvo una interacción entre hábitat y períodos (Fig. 2a), siendo este atributo menor en el desarbastado durante el período de verano (Prueba de efectos simples; $F_{1,174} = 7,69$; $P < 0,001$). La abundancia total de las aves también tuvo una interacción entre hábitat y períodos (Fig. 2b), siendo este atributo menor en el desarbastado durante el período de verano (Prueba de efectos simples; $F_{1,174} = 4,56$; $P < 0,05$).

Densidad de gremios locales. Los gremios más abundantes para el bosque y el desarbastado fueron las insectívoras de follaje (41 y 36% del total de individuos, respectivamente), las

granívoras terrestres (13 y 18% del total de individuos, respectivamente), las insectívoras de corteza (11 y 15% del total de individuos, respectivamente) y las insectívoras de vuelo corto (13 y 11% del total de individuos, respectivamente).

Tres de los 10 gremios estudiados (las insectívoras de corteza, las insectívoras de follaje y las granívoras arbóreas) evidenciaron diferencias significativas en sus abundancias entre hábitats (Figs. 3a-c).

Las insectívoras de corteza fueron más abundantes en el desarbastado (Fig. 3a), siendo el Chinchero Chico (*Lepidocolaptes angustirostris*) la especie más abundante del gremio en este hábitat (Tabla 1). Las insectívoras de corteza también variaron estacionalmente, con menores abundancias registradas durante la primavera (Fig. 3a; Prueba de LSD, $P < 0,05$).

Las insectívoras de follaje fueron menos abundantes en el desarbastado (Fig. 3b), lo cual estuvo asociado a las abundancias de algunas especies como la Choca Común (*Thamnophilus caerulescens*), el Chiví Común (*Vireo olivaceus*) y el Curutié Blanco (*Cranioleuca pyrrhophia*) que siempre mostraron mayores

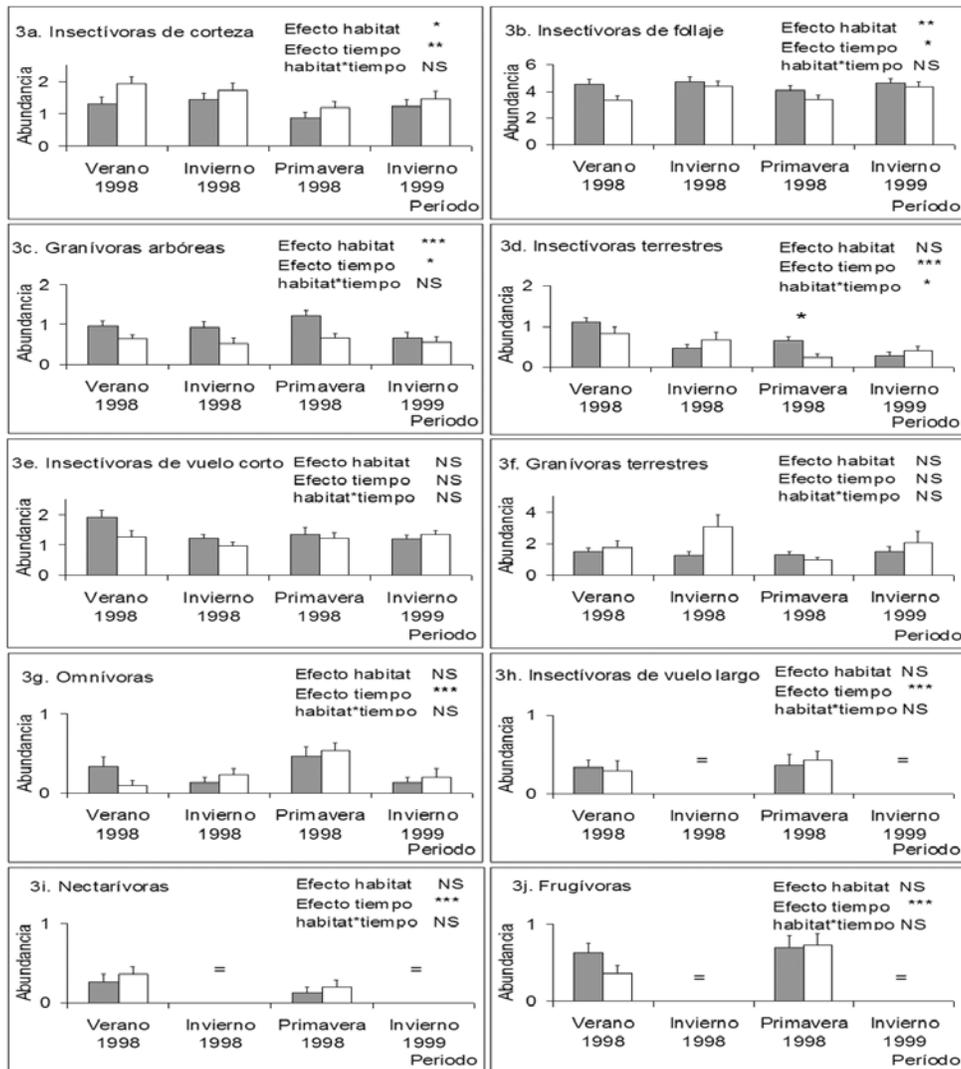


FIG. 3. Promedios y error estándar para las abundancias (individuos por 10 min de conteo) de los gremios locales para el bosque (barras grises) y para el desarbustado (barras blancas), durante el verano (Marzo 1998), la primavera (Diciembre 1998) y el invierno (Agosto 1998 y 1999) en la Estación Experimental “La María”, Provincia de Santiago del Estero, Argentina. Se indican los resultados del ANOVA de dos factores con medidas repetidas en un factor (tiempo) y, cuando corresponde, se indica la estación donde se registró la interacción (* = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$; *** = $P < 0.001$).

abundancias en el bosque con respecto al desarbustado (Tabla 1). La abundancia de este gremio también varió estacionalmente, con menores valores registrados durante la prima-

vera y el verano (Fig. 3b; Prueba de LSD, $P < 0,05$).

Las granívoras arbóreas fueron otro de los gremios que mostraron una menor abundan-

TABLA 1. Promedio de las abundancias (individuos por 10 min de conteo) de las especies para el bosque (B) y para el desarbustado (D), durante el verano (Marzo 1998), la primavera (Diciembre 1998) y el invierno (Agosto 1998 y 1999) en la estación experimental “La María”, Provincia de Santiago del Estero, Argentina. La nomenclatura de las especies sigue a Mazar Barnett y Pearman (2001). ¹Especie migrante; ²incluyendo a *Serpophaga subcristata* y *S. griseiceps*.

Gremio	Especie	Familia	Verano 1998		Invierno 1998		Primavera 1998		Invierno 1999	
			B	D	B	D	B	D	B	D
Omnívoras	<i>Crypturellus tataupa</i>	TINAMIDAE	0,23	0,07	0,10	0,10	0,27	0,23	0	0,07
Omnívoras	<i>Nothoprocta cinerascens</i>	TINAMIDAE	0	0,03	0	0,03	0,10	0,20	0	0,03
Omnívoras	<i>Chunga burmeisteri</i>	CARIAMIDAE	0,10	0	0,03	0,10	0,10	0,10	0,13	0,10
Granívoras terrestres	<i>Columba maculosa</i>	COLUMBIDAE	0,17	0,03	0,37	0,06	0,33	0,23	0,17	0,10
Granívoras terrestres	<i>Columba picazuro</i>	COLUMBIDAE	0	0	0	0	0	0,03	0	0
Granívoras terrestres	<i>Zenaida auriculata</i>	COLUMBIDAE	0,30	0,33	0	0	0,33	0,20	0	0
Granívoras terrestres	<i>Columbina picui</i>	COLUMBIDAE	0,03	0,23	0	0,07	0,07	0	0	0
Granívoras terrestres	<i>Lophospingus pusillus</i>	EMBERIZIDAE	0	0,20	0	0,26	0	0	0	0,07
Granívoras terrestres	<i>Zonotrichia capensis</i>	EMBERIZIDAE	0,50	0,33	0,20	1,10	0,30	0,40	0,30	0,53
Granívoras terrestres	<i>Poospiza torquata</i> ¹	EMBERIZIDAE	0	0	0,03	0,23	0	0	0,03	0,07
Granívoras terrestres	<i>Coriphospingus cucullatus</i>	EMBERIZIDAE	0,50	0,23	0,07	0,23	0,10	0	0,03	0
Granívoras terrestres	<i>Aimophila strigiceps</i>	EMBERIZIDAE	0,27	0,27	0,07	0,47	0	0	0,17	0,23
Granívoras terrestres	<i>Sicalis flaveola</i>	EMBERIZIDAE	0	0	0	0	0	0,03	0	0
Granívoras terrestres	<i>Saltatricula multicolor</i>	EMBERIZIDAE	0,03	0,03	0,07	0,17	0,03	0,10	0	0,07
Granívoras terrestres	<i>Poospiza melanolenca</i>	EMBERIZIDAE	0,23	0,13	0,47	0,47	0,13	0,03	0,83	1,00
Granívoras Arbóreas	<i>Amazona aestiva</i>	PSITTACIDAE	0,13	0	0,13	0,13	0,03	0,13	0,07	0,23
Granívoras Arbóreas	<i>Myiopsitta monachus</i>	PSITTACIDAE	0,40	0,47	0,53	0,20	0,50	0,27	0,40	0,30
Granívoras Arbóreas	<i>Aratinga acuticaudata</i>	PSITTACIDAE	0	0	0,03	0,10	0,03	0	0,03	0,03
Granívoras Arbóreas	<i>Saltator aurantirostris</i>	EMBERIZIDAE	0,43	0,17	0,23	0,10	0,67	0,27	0,17	0
Nectarívoras	<i>Heliomaster furcifer</i> ¹	TROCHILIDAE	0	0	0	0	0	0,03	0	0
Nectarívoras	<i>Chlorostilbon aureoventris</i> ¹	TROCHILIDAE	0,27	0,37	0	0	0,13	0,17	0	0
Insectívoras de corteza	<i>Melanerpes cactorum</i>	PICIDAE	0	0,03	0	0	0	0,07	0	0,03
Insectívoras de corteza	<i>Picoides mixtus</i>	PICIDAE	0,13	0,27	0,13	0,27	0,07	0,07	0,17	0,13
Insectívoras de corteza	<i>Colaptes melanolaemus</i>	PICIDAE	0,37	0,43	0,43	0,47	0,20	0,30	0,17	0,33
Insectívoras de corteza	<i>Dryocopus schulzei</i>	PICIDAE	0	0,07	0	0	0	0	0,03	0,07
Insectívoras de corteza	<i>Campephilus leucopogon</i>	PICIDAE	0,07	0,13	0,10	0	0,07	0	0,07	0,07

TABLA 1. Continuación.

Gremio	Especie	Familia	Verano 1998		Invierno 1998		Primavera 1998		Invierno 1999	
			B	D	B	D	B	D	B	D
Insectívoras de corteza	<i>Xiphocolaptes major</i>	DENDROCOLAPTIDAE	0	0	0	0,07	0	0	0	0
Insectívoras de corteza	<i>Drymornis bridgesii</i>	DENDROCOLAPTIDAE	0,10	0,30	0,40	0,30	0,20	0,13	0,20	0,27
Insectívoras de corteza	<i>Campylorhynchus trochilirostris</i>	DENDROCOLAPTIDAE	0,20	0,03	0,03	0	0,10	0	0,07	0
Insectívoras de corteza	<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	DENDROCOLAPTIDAE	0,37	0,700	0,33	0,63	0,23	0,63	0,53	0,57
Insectívoras de follage	<i>Coccyzus melacoryphus</i> ¹	CUCULIDAE	0,07	0,03	0	0	0	0	0	0
Insectívoras de follage	<i>Tapera naevia</i> ¹	CUCULIDAE	0	0	0	0	0,20	0,13	0	0
Insectívoras de follage	<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	FURNARIIDAE	0,27	0,10	0,57	0,36	0,17	0,20	0,63	0,17
Insectívoras de follage	<i>Asthenes baeri</i>	FURNARIIDAE	0,53	0,37	0,43	0,47	0,27	0,10	0,23	0,53
Insectívoras de follage	<i>Pseudoseisura lophotes</i>	FURNARIIDAE	0,53	0,33	0,40	0,30	0,13	0,30	0,20	0,50
Insectívoras de follage	<i>Upucerthia certhioides</i>	FURNARIIDAE	0,30	0,27	0,20	0,20	0,23	0,13	0,30	0,30
Insectívoras de follage	<i>Synallaxis albescens</i>	FURNARIIDAE	0	0	0	0	0,03	0,10	0	0
Insectívoras de follage	<i>Phacellodomus sibilatrix</i>	FURNARIIDAE	0,05	0,07	0,03	0,13	0,07	0,07	0,07	0,07
Insectívoras de follage	<i>Thamnophilus caerulescens</i>	THAMNOPHILIDAE	0,43	0	0,43	0,03	0,30	0	0,57	0,17
Insectívoras de follage	<i>Stigmatura budytoides</i>	TYRANNIDAE	0,63	0,70	0,77	0,80	0,43	0,60	1,07	1,00
Insectívoras de follage	<i>Troglodytes aedon</i>	TROGLODYTIDAE	0	0,03	0	0,03	0,03	0,13	0	0,03
Insectívoras de follage	<i>Poliophtila dumicola</i>	POLIOPTILIDAE	1,00	0,97	1,17	1,33	0,47	0,57	0,97	0,97
Insectívoras de follage	<i>Vireo olivaceus</i> ¹	VIREONIDAE	0	0	0	0	0,87	0,43	0	0
Insectívoras de follage	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	VIREONIDAE	0,37	0,33	0,60	0,50	0,50	0,40	0,33	0,33
Insectívoras de follage	<i>Piranga flava</i>	THAUPIDAE	0,10	0	0,07	0,07	0,07	0,03	0,20	0,13
Insectívoras de follage	<i>Parula pitayumi</i>	PARULIDAE	0,07	0	0,03	0,03	0,23	0,13	0,03	0
Insectívoras de follage	<i>Icterus cayannensis</i>	ICTERIDAE	0,07	0,03		0,10	0,07	0,03	0,033	0,13
Insectívoras terrestres	<i>Furnarius rufus</i>	FURNARIIDAE	0,13	0,07	0,07	0	0,13	0,07	0,13	0,03
Insectívoras terrestres	<i>Coryphistera alaudina</i>	FURNARIIDAE	0	0,20	0	0,23	0	0,03	0	0,17
Insectívoras terrestres	<i>Rhinocrypta lanceolata</i>	RHINOCRYPTIDAE	0,80	0,20	0,23	0,20	0,33	0,07	0,13	0,17
Insectívoras terrestres	<i>Molothrus bonariensis</i>	ICTERIDAE	0	0	0	0	0	0,03	0	0
Insectívoras terrestres	<i>Molothrus rufoaxillaris</i>	ICTERIDAE	0	0	0	0	0,17	0,03	0	0
Insectívoras terrestres	<i>Agelaioides badius</i>	ICTERIDAE	0,17	0,37	0,17	0,23	0	0	0	0,03
Insectívoras de vuelo largo	<i>Caprimulgus parvulus</i>	CAPRIMULGIDAE	0	0,03	0	0	0	0	0	0

TABLA 1. Continuación.

Gremio	Especie	Familia	Verano 1998		Invierno 1998		Primavera 1998		Invierno 1999	
			B	D	B	D	B	D	B	D
Insectívoras de vurlo largo	<i>Knipolegus striaticeps</i>	TYRANNIDAE	0	0	0	0	0,03	0	0	0
Insectívoras de vurlo largo	<i>Myiarchus tyrannulus</i> ¹	TYRANNIDAE	0,17	0,07	0	0	0,23	0,17	0	0
Insectívoras de vurlo largo	<i>Myiarchus swainsoni</i> ¹	TYRANNIDAE	0	0,10	0	0	0	0	0	0
Insectívoras de vurlo largo	<i>Griseotyrannus aurantioatrocristatus</i> ¹	TYRANNIDAE	0,13	0,07	0	0	0,10	0,27	0	0
Insectívoras de vurlo largo	<i>Tyrannus melancholicus</i> ¹	TYRANNIDAE	0,03	0,03	0	0	0	0	0	0
Insectívoras de Vuelo Corto	<i>Nystalus maculatus</i>	BUCCONIDAE	0,13	0,27	0	0	0,03	0,13	0,03	0,07
Insectívoras de vurlo corto	<i>Pachyrhamphus polychopterus</i> ¹	TYRANNIDAE	0,20	0,07	0	0	0,13	0,07	0	0
Insectívoras de vurlo corto	<i>Suiriri suiriri</i>	TYRANNIDAE	0,57	0,56	0,43	0,77	0,27	0,50	0,57	0,93
Insectívoras de vurlo corto	<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	TYRANNIDAE	0,26	0,03	0,80	0,17	0,30	0,03	0,60	0,37
Insectívoras de vurlo corto	<i>Euscarthmus meloryphus</i> ¹	TYRANNIDAE	0,43	0,06	0	0	0,57	0,27	0	0
Insectívoras de vurlo corto	<i>Camptostoma obsoletum</i> ¹	TYRANNIDAE	0,17	0,13	0	0	0,07	0,23	0	0
Insectívoras de vurlo corto	<i>Sublegatus modestus</i> ¹	TYRANNIDAE	0,03	0,07	0	0	0	0	0,03	0
Insectívoras de vurlo corto	<i>Serpophaga</i> sp. ²	TYRANNIDAE	0,13	0,07	0	0	0	0	0	0
Frugívoras	<i>Elaenia parvirostris</i> ¹	TYRANNIDAE	0,43	0,33	0	0	0,57	0,70	0	0
Frugívoras	<i>Turdus amaurochalinus</i> ¹	TURDIDAE	0,20	0,03	0	0	0,13	0,03	0	0

cia en el desarbustado (Fig. 3c), lo cual estuvo asociado con la menor abundancia de especies como el Pepitero de Collar (*Saltator aurantiiviridis*) y la Cotorra (*Myiopsitta monachus*) en este último tipo de hábitat (Tabla 1).

La abundancia de las insectívoras terrestres tuvo una interacción entre hábitat y períodos (Fig. 3d), siendo este atributo menor en el desarbustado durante la primavera (Prueba de efectos simples; $F_{1,174} = 7,53$; $P < 0,01$). Para este período, la especie más abundante del gremio fue el Gallito Copetón (*Rhinocrypta lanceolata*), que fue marcadamente más abundante en el bosque (Tabla 1).

Para el resto de los gremios, no se observaron diferencias significativas en las abundancias entre ambientes, aunque sí se detectaron cambios estacionales en las abundancias de los gremios omnívoros (Fig. 3g) y en los gremios compuestos en su mayoría por especies migratorias (Codesido & Bilenca 2004), como los insectívoros de vuelo largo, los nectarívoros y los frugívoros (Figs. 3h-j).

DISCUSIÓN

La acción del desarbustado modifica la estructura de la vegetación, y sus efectos parecen persistir incluso luego de varios años de haberse implementado. El desarbustado conlleva una significativa simplificación en la estructura vertical del sotobosque y una mayor cobertura herbácea a baja altura (alrededor de 1 m), mientras que en el bosque existe mayor cobertura y altura de los arbustos que componen el sotobosque (Bilenca *et al.* 1999).

Nuestros resultados muestran varias diferencias entre los ensambles de aves del bosque y el desarbustado y que, en principio, pueden ser atribuidas a que la remoción arbustiva a menudo causa la desaparición de las aves asociadas al sotobosque (Lawrence 1966, Vega & Rappole 1994, Mason 1996, Campro-

don & Brotons 2006). En nuestro caso, si bien encontramos una menor riqueza específica y abundancia de aves en el desarbustado para el verano, las diferencias no fueron tan marcadas con respecto a lo que reportaron otros estudios (Vega & Rappole 1994, Mason 1996, Camprodon & Brotons 2006). Esto puede ser debido, por una parte, a que observamos el sistema unos 7 años después de realizado el desarbustado, lo cual ya permitió parte de la recuperación del estrato arbustivo (mientras que los otros estudios observaron el sistema inmediatamente después de haber sido realizada la perturbación, e.g., Vega & Rappole 1994, Mason 1996, Camprodon & Brotons 2006) y, por otra parte, también puede deberse a que en nuestro estudio el ambiente desarbustado cuenta con un estrato adicional, el estrato arbóreo, mientras que en otros casos (e.g., Vega & Rappole 1994) realizaron el desarbustado sobre ambientes de matorral, que solo contaban con dos estratos, uno arbustivo y el otro herbáceo.

Los patrones de abundancias dentro de los gremios variaron marcadamente entre hábitats: mientras las insectívoras de corteza fueron más abundantes en el desarbustado, otros gremios como las insectívoras de follaje y las granívoras arbóreas fueron más abundantes en el bosque, en tanto que las insectívoras terrestres fueron más abundantes en el bosque pero únicamente en la primavera. Estos cuatro gremios comprenden unas 36 especies, que representan el 52 % del total de las especies del ensamble de aves.

La modificación del sotobosque inducida por la remoción manual arbustiva generó importantes limitaciones para algunas aves. La menor abundancia de insectívoros de follaje en el desarbustado probablemente responda a la menor cobertura y altura arbustiva en el sotobosque, asociado a una menor densidad de ramas delgadas y espacios más abiertos entre las plantas de este estrato. Algunas espe-

cies de este gremio tuvieron menores abundancias en el desarbustado (o incluso en algunos períodos no se encontraron), en especial las que se alimentan preferentemente sobre ramas pequeñas en el estrato arbustivo, como la Choca Común (Short 1975) y el Curutié Blanco (observ. pers.) o especies del canopeo que eventualmente forrajean sobre el sotobosque como el Chiví Común (observ. pers.). En tal sentido, Camprodon & Brotons (2006) sugieren que los cambios generados por la remoción del estrato arbustivo, que produce una significativa reducción en biomasa vegetal, afecta la composición y abundancia de los artrópodos disponibles para estas aves. Los cambios en la estructura de la vegetación en el sotobosque pueden afectar también la disponibilidad de los sitios para nidificación (Martín 1988). Este factor probablemente explique la menor abundancia de las insectívoras terrestres en el desarbustado para el período reproductivo, en particular de el Gallito Copetón, que realiza su nido a mediana altura en el sotobosque (Fraga & Narosky 1985).

El único gremio de especies insectívoras que aumentó sus abundancias en el desarbustado fue el de las insectívoras de corteza, fundamentalmente por la variación en la abundancia del Chinchero Común. La disminución en la cobertura del sotobosque, que genera espacios abiertos entre los árboles del desarbustado, pareciera favorecer los desplazamientos de esta especie, que forrajea en la corteza de los troncos de los árboles que forman parte del canopeo. El mismo patrón sucede con este gremio en tratamientos similares realizados en bosques mediterráneos (Camprodon & Brotons 2006).

Para todos los períodos estudiados, las abundancias de las granívoras arbóreas siempre fue menor en el desarbustado, principalmente como resultado de la disminución de la abundancia del Pepitero de Collar. La variación en la abundancia de esta especie pro-

bablemente esté asociada a la simplificación de la estructura arbustiva del desarbustado y a la menor oferta de semillas por la menor cobertura arbustiva.

No todos los gremios responden en bloque a las perturbaciones (Milesi *et al.* 2002), e incluso existen casos en los cuales las respuestas intragremiales a la remoción arbustiva no siempre van en el mismo sentido. Esta situación genera patrones de respuestas especie-específica asociados con los hábitos particulares de cada especie, y en algunos casos no permite detectar diferencias a nivel gremial debido a las preferencias opuestas de las especies a los dos hábitats considerados. Sin embargo es importante reconocer el valor de estas diferencias en las abundancias causadas por la remoción arbustiva del bosque de las especies que variaron en forma opuesta a su patrón gremial. Dentro de las insectívoras de corteza, el Picapalo Colorado (*Campylorhampus trochilirostris*), por sus hábitos de forrajeo en sotobosque densos, se encontró en mayor abundancia en el bosque. El Crestudo (*Coryphistera alaudina*), especie insectívora terrestre que en general se alimenta en grupos sobre el suelo en áreas abiertas (Kratzer *et al.* 1993, Areta & Bodrati 2007), fue más abundante en el desarbustado.

En términos generales, los patrones obtenidos en este estudio indican tendencias similares a los trabajos realizados en matorrales espinosos de los Estados Unidos (Lawrence 1966, Vega & Rappole 1994), y aquellos realizados en bosques mediterráneos (Camprodon & Brotons 2006), que han detectado una reducción en el número de especies asociadas al estrato arbustivo. Dichos autores recomendaron la necesidad de mantener áreas inalteradas como herramienta indispensable para la conservación de la ornitofauna a escala regional. En nuestra situación, y considerando la prioridad de conservación que tienen estos bosques (Zak *et al.* 2004, The Nature Conservancy *et al.* 2005), se sugiere que de aplicarse

la técnica de remoción arbustiva a mayor escala en el bosque semiárido Chaqueño, se preserven zonas de bosque sin desarbustar, de forma de mantener un paisaje en mosaico que garantice la supervivencia de las poblaciones de aves asociadas al estrato arbustivo y por consiguiente, más sensibles a este tipo de manejo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los ingenieros R. Renolfi, A. Fumagalli, H. y A. Pérez, y a los Sres. L. Ibañez y Cejas por su hospitalidad y por la colaboración brindada para la realización de este trabajo en el INTA -EEA Santiago del Estero, a A. Gainza y P. Balla quienes compartieron y colaboraron en los trabajos de campo, al Dr. J. Lopez de Casenave por la revisión realizada al manuscrito. Este trabajo ha sido parcialmente financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), PIA No. 6278, y por la American Bird Conservancy y la U.S. Fish and Wildlife Service, Grant #P-98D031.

REFERENCIAS

- Adamoli, J., E. Senhauser, J. M. Acero, & A. Rescia. 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *J. Biogeogr.* 17: 491–500.
- Aleixo, A. 1999. Effects of selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic forest. *Condor* 101: 537–548.
- Areta, J. I., & A. Bodrati 2007. Historia natural y comportamiento social del Crestudo (*Coryphistera alaudina*). *Ornitol. Neotrop.* 18: 209–222.
- Beissinger, S. R., E. C. Steadman, T. W. Wohlgenant, G. Blate, & S. Zack. 1996. Null models for assessing ecosystem conservation priorities: Threatened birds as titers of threatened ecosystems in South America. *Conserv. Biol.* 10: 1343–1352.
- Ben Shahr, R. R. 1992. The effects of bush clearance on African ungulates in a semi-arid nature reserve. *Ecol. Appl.* 2: 95–101.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess, & D. A. Hill. 1993. Bird census techniques. Academic Press, London, UK.
- Bilenca, D. N., R. Renolfi, M. Codesido, M. Balla, M. Brassiolo, A. Fumagalli, & P. Araujo. 1999. Evaluación preliminar de un sistema silvopastoril en el Chaco semiárido santiaguense. *Gerencia Amb.* 20: 436–440.
- Brooks, D. M. 1997. Avian seasonality at a locality in the central paraguayan Chaco. *Hornero* 14: 193–203.
- Bullock, J. 1996. Plants. Pp. 111–138 in Sutherland, W. J. (ed.). *Ecological census techniques, a handbook*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Cabrera, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Editorial ACME, Buenos Aires, Argentina.
- Camprodon, J., & L. L. Brotons. 2006. Effects of undergrowth clearing on the bird communities of the northwestern Mediterranean coppice holm oak forest. *For. Ecol. Manage.* 221: 72–82.
- Capurro, H. A., & E. H. Bucher. 1982. Poblaciones de aves semilleros y disponibilidad de semillas en el bosque chaqueño de Chamental. *Ecosur* 9: 117–131.
- Capurro, H. A., & E. H. Bucher. 1986. Variación estacional en la comunidad de aves del bosque chaqueño de Chamental. *Physis Secc. C* 44: 1–6.
- Capurro, H. A., & E. H. Bucher. 1988. Lista comentada de las aves del bosque Chaqueño de Joaquín V. González, Salta, Argentina. *Hornero* 13: 39–46.
- Caziani, S. M. 1996. Interacción plantas-aves dispersoras en un bosque chaqueño semiárido. Ph. D. diss., Univ. de Buenos Aires, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.
- Codesido, M., & D. N. Bilenca. 2004. Variación estacional de un ensamble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco argentino. *Biotropica* 36: 544–554.
- Cody, M. L. 1985. *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York, New York.
- Cueto, V., & J. Lopez de Casenave. 2000. Bird assemblages of protected and exploited coastal woodlands in east-central Argentina. *Wilson Bull.* 112: 395–402.
- Davis, S. E. 1993. Seasonal status, relative abun-

- dance, and behaviour of the birds of Concepción, Departamento Santa Cruz, Bolivia. *Fieldiana Zool.* 71: 1–33.
- Derlindati, E., & S. M. Caziani. 2005. Using canopy and understory mist net and point count to study bird assemblages in Chaco forest. *Wilson Bull.* 117: 92–99.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487–515.
- Fauth, J. E., J. Bernardo, M. Camara, W. J. Resettaris, J. Van Buskirk, & S. A. McCollum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. *Am. Nat.* 147: 282–286.
- Fraga, R., & S. Narosky. 1985. Nidificación de las aves argentinas (Formicariidae a Cinclidae). Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Hutto, R. L., S. M. Pletcher, & P. Hendricks. 1986. A fixed-radius point count method for non-breeding and breeding season use. *Auk* 103: 593–602.
- Kratter, A. W., T. S. Sillet, R. T. Chesser, J. P. O'Neill, T. A. Parker III, & A. Castillo. 1993. Avifauna of a Chaco locality in Bolivia. *Wilson Bull.* 105: 114–141.
- Lawrence, G. E. 1966. Ecology of vertebrate animals in relation to chaparral fire in the Sierra Nevada foothills. *Ecology* 47: 278–291.
- Lopez de Casenave, J., J. P. Pelotto, S. M. Caziani, M. Mermoz, & J. Protomastro. 1998. Responses of avian assemblages to a natural edge in a Chaco semiarid forest in Argentina. *Auk* 115: 425–435.
- Marone, L. 1990. Modification of local and regional bird diversity after a fire in the Monte desert, Argentina. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 63: 187–195.
- Martin, T. E. 1988. Habitat and area effects on forest bird assemblages: is nest predation an influence? *Ecology* 69: 74–84.
- Mason, D. 1996. Responses of venezuelan understory birds to selective logging, enrichment strips, and vine cutting. *Biotropica* 28: 296–309.
- Mazar Barnett, J., & M. Pearman. 2001. Lista comentada de las aves Argentinas. Lynx Ediciones, Barcelona, España.
- Milesi, F. A., L. Marone, J. Lopez de Casenave, V. R. Cueto, & E. T. Mezquida. 2002. Gremios de manejo como indicadores de las condiciones del ambiente: un estudio de caso con aves y perturbaciones del hábitat en el Monte central, Argentina. *Ecol. Austral.* 12: 149–161.
- Morello, J., & C. Saravia Toledo. 1959. El bosque Chaqueño I. Paisaje primitivo, paisaje natural y paisaje cultural en el oriente de Salta. *Rev. Agron. NE Argent.* 3: 5–82.
- Nores, M., D. Yzurieta, & S. Salvador. 1991. Lista y distribución de las aves de Santiago del Estero, Argentina. *Bol. Acad. Nac. Cienc. (Córdoba)* 59: 157–196.
- Short, L. L. 1975. A zoogeographic analysis of the South American Chaco avifauna. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 154: 163–352.
- The Nature Conservancy, Fundación Vida Silvestre Argentina, Fundación Para El Desarrollo Sustentable Del Chaco, & Wildlife Conservation Society Bolivia. 2005. Evaluación ecorregional del Gran Chaco americano. Fundación Vida Silvestre Argentina, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.
- Vega, J. H., & J. H. Rappole. 1994. Effects of scrub mechanical treatment on the nongame bird community in the Río Grande plain of Texas. *Wildl. Soc. Bull.* 22: 165–171.
- Wiens, J. A. 1989. The ecology of bird communities. Volumen 1. Foundations and patterns. Cambridge Univ. Press., Cambridge, UK.
- Zak, M. R., M. Cabido, & J. G. Hodgson. 2004. Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biol. Conserv.* 120: 589–598.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th ed. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- Zurita, G. A., N. Rey, D. M. Varela, M. Villagra, & M. I. Bellocq. 2006. Conversion of the Atlantic forest into native and exotic tree plantations: Effects on bird communities from the local and regional perspectives. *For. Ecol. Manage.* 235: 164–173.