



DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES DE AVES EN UN GRADIENTE BOSQUE-ARBUSTAL-SABANA DEL CHACO SEMIÁRIDO, ARGENTINA

Rubén Darío Coria^{1,3} · Oscar René Coria^{2,3} · Carlos Roberto Kunst¹

1- Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Estación Experimental Agropecuaria Santiago del Estero, Jujuy 850, 4200, Santiago del Estero, Argentina.

2- Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Santiago del Estero (UNSE), Av. Belgrano (s) 1912, 4200, Santiago del Estero, Argentina.

3- Estos autores contribuyeron en partes iguales a este trabajo.

E-mail: Ruben D. Coria · rudacoria@yahoo.com.ar

RESUMEN El paisaje primitivo predominante de la región chaqueña de Argentina, Paraguay, Bolivia y Brasil fue un mosaico de bosques alternando con pastizales y sabanas. Regionalmente el sobrepastoreo produjo el reemplazo de las comunidades herbáceas de pastizales y sabanas por comunidades de leñosas, dando origen a amplios arbustales. El objetivo de este trabajo fue evaluar la variación de la diversidad y composición de aves en un gradiente de tres tipos de hábitats del Chaco Semiárido: (i) Bosque de Quebrachos (*Aspidosperma quebracho-blanco*, *Schinopsis lorentzii*); (ii) Arbustal bajo, una versión degradada de la; (iii) Sabana de Aibe (*Elionurus muticus*). Los resultados sugieren que la diversidad de aves fue determinada por la complejidad vertical de la vegetación y el grado de similitud de los ensamblajes de aves por el grado de similitud entre los tipos de hábitats. Ello produjo: (i) un decrecimiento gradual de la diversidad de aves desde el hábitat más complejo (Bosque) al menos complejo (Sabana); (ii) una composición única de especies en el Bosque y la Sabana (los hábitats más disímiles), donde las especies afines a hábitats cerrados prevalecen en el primero y las afines a hábitats abiertos prevalecen en el segundo y; (iii) que el Arbustal bajo, con mayor similitud al Bosque que a la Sabana, represente un hábitat poco favorable para las aves afines a hábitats abiertos. En áreas boscosas el manejo debe orientarse a mantener o mejorar la estructura vegetal. En arbustales, pastizales y sabanas el uso del fuego prescripto puede beneficiar a las aves afines a hábitats abiertos.

ABSTRACT · Diversity and composition of bird assemblages in a forest-shrub-savanna gradient of the Semi-arid Chaco, Argentina

The primitive landscape predominant in the Chaco region of Argentina, Paraguay, Bolivia and Brazil, was a patchwork of forests alternating with grasslands and savannas. Regionally, over-grazing produced the replacement of herbaceous communities of grasslands and savannas for woody communities, leading to widespread shrublands. The aim of this study was to evaluate variation in diversity and composition of birds in a gradient of three types of habitats of Semi-arid Chaco: (i) Quebrachos Forest (*Aspidosperma quebracho-blanco*, *Schinopsis lorentzii*); (ii) Low shrubland, which constitutes a degraded version of the; (iii) Aibe Savanna (*Elionurus muticus*). The results suggest that the diversity of birds was determined by the vertical complexity of the vegetation and the degree of similarity of bird assemblages by the degree of similarity between habitat types. This led to: (i) gradual decreases in diversity of birds from the more complex (Forest) to the less complex habitat (Savanna); (ii) a unique composition of species in the Forest and the Savanna (more dissimilar habitats), where birds of closed habitats prevail in the first and open habitat species in the second and; (iii) Low shrubland, displaying greater similarity to the Forest than to the Savanna, representing a habitat unsuitable for open habitat birds. In forested areas the management should strive to maintain or improve the vegetal structure. In shrublands, grasslands and savannas prescribed fire could be used to favor open habitat birds.

KEY WORDS Argentina · Avian diversity · Environmental gradient · Forest · Savanna · Semi-arid Chaco · Species composition

Received 10 October 2015 · Revised 12 December 2015 · Accepted 5 March 2016 · Published online 25 May 2016

Communicated by Kaspar Delhey © The Neotropical Ornithological Society

INTRODUCCIÓN

La vasta planicie cuaternaria conocida como el “Gran Chaco” es una región natural de alrededor de 1.000.000 km² que se extiende por partes de Argentina, Paraguay, Bolivia y Brasil (Bucher 1982). El paisaje primitivo predominante de la región fue un mosaico de bosques abiertos o densos alternando con pastizales y sabanas (Bucher 1980, 1982; Morello & Saravia Toledo 1959, Morello & Adamoli 1968, Adamoli *et al.* 1990). En general, esta configuración del paisaje es determinada por la distribución relativa de tierras elevadas con suelos bien drenados que sustentan bosques y pastizales pirógenos, y depresiones con suelos con drenaje insuficiente que sustentan distintos tipos de pastizales edáficos, todo ello vinculado a ligeras y a veces imperceptibles diferencias topográficas y edáficas asociadas (Morello & Saravia Toledo 1959, Bucher 1980, Adamoli *et al.* 1990). En el Chaco Semiárido el gradiente relieve-suelos-vegetación ha sido interpretado como tres sitios ecológicos geomorfológica y funcionalmente vinculados: (i) Sitios altos, cuya comunidad de referencia es el bosque; (ii) Sitios bajos, representados originalmente por sabanas y pastizales y; (iii) Sitios medias lomas, ecotonos entre los ambientes anteriores, cuya comunidad de referencia es una matriz de pastizal con árboles o isletas de bosques dispersos (Kunst *et al.* 2006, 2015).

La biodiversidad chaqueña enfrenta amenazas derivadas de la expansión de la agricultura, intensificación de la producción ganadera y sobreexplotación de la vegetación. En el Chaco Semiárido la sobreexplotación ganadera y forestal ha modificado profundamente la fisonomía y composición florística de la vegetación primitiva (Morello & Saravia Toledo 1959, Bucher 1980). Comparando la composición vegetal pasada (previa a la llegada del hombre blanco) con la actual, aparece un hecho sobresaliente: la casi total desaparición de pastizales y sabanas nativas y la dominancia sobre vastas superficies de comunidades arbustivas y arbóreas (Bucher 1980, 1982; Morello & Saravia Toledo 1959). La degradación de pastizales y sabanas nativas por invasión de leñosas es un fenómeno mundial, documentado en Norte y Sur América, Australia, India y África (Sirami *et al.* 2009).

En el Chaco los estudios de aves de bosques son abundantes (Mastrangelo & Gavin 2012, Macchi *et al.* 2013). Sin embargo, las aves asociadas a pastizales y sabanas han sido bien documentadas para el Chaco Húmedo pero no para el Chaco Seco (Macchi *et al.* 2013). Estudios recientes enfatizan que los pastizales y sabanas chaqueñas soportan una diversidad distintiva de aves y mamíferos (Macchi *et al.* 2013, Grau *et al.* 2014, Marinero & Grau 2015) y que muchos vertebrados se ven negativamente afectados por el incremento de la biomasa leñosa (Torres *et al.* 2014). En particular, no existen estudios que evalúen comunidades de aves en gradientes que incluyan pastizales y sabanas invadidos por leñosas, información relevante

para el manejo conservacionista de la avifauna chaqueña.

De acuerdo con el modelo de sitios ecológicos y estados de la vegetación propuesto por Kunst *et al.* (2006, 2015) para el Chaco Semiárido, este estudio se focaliza en un gradiente de tres tipos de hábitats para las aves: (1) Sitio alto, Bosque denso de Quebrachos (*Aspidosperma quebracho-blanco*, *Schinopsis lorentzii*); (2) Sitio bajo, Arbustal denso de baja altura, cobertura que representa un estado de considerable degradación del tercer hábitat; y (3) Sitio bajo, Sabana de Aibe (*Elionurus muticus*).

En general estos hábitats presentan atributos fisionómicos y florísticos diferentes (Morello & Saravia Toledo 1959, Kunst *et al.* 2006). A escala local, este estudio intenta responder dos interrogantes centrales. (1) ¿Cómo afecta este gradiente a la diversidad alfa de aves (p.ej., riqueza de especies)? La “hipótesis de heterogeneidad de hábitats” asume que los hábitats estructuralmente complejos pueden proveer más nichos y diversidad de maneras de explotar los recursos ambientales y por lo tanto incrementan la diversidad de especies (Tews *et al.* 2004). En el Chaco Semiárido la riqueza de aves disminuyó abruptamente cuando la estructura del bosque se redujo a un estrato (herbáceo) con fines ganaderos (Mastrangelo & Gavin 2012, Macchi *et al.* 2013), lo cual es consistente con esta hipótesis. Si la complejidad estructural de la vegetación disminuye a lo largo del gradiente Bosque-Arbustal-Sabana, esta hipótesis predice que la diversidad alfa de aves decrecerá en el mismo sentido (predicción 1).

El otro interrogante, (2) ¿cómo afecta este gradiente a la composición de las comunidades de aves? Para abordar esta interrogante evaluamos cómo responden las composiciones de los ensambles de aves al grado de similitud entre los hábitats (Fischer *et al.* 2006, Corbelli 2011). Fischer *et al.* (2006) sugieren que la calidad de la matriz antropizada como hábitat depende de la similitud estructural entre la matriz y los parches de vegetación natural, y establece que a mayor similitud es más probable la utilización de la matriz por parte de las especies. Corbelli (2011) basándose en Fischer *et al.* (2006) evaluó cómo el contraste entre el uso de la tierra y el ambiente natural de la región determina la capacidad de las especies de aves del pool regional para utilizar ambientes modificados. Este autor estableció que una componente importante serían las adaptaciones del pool regional al ambiente natural, y su relación con las oportunidades de nicho en los hábitats antropizados. Para nuestro estudio abordamos como hipótesis que el contraste entre los hábitats regula las oportunidades de nichos, lo cual determina la similitud entre los ensambles de aves. Si la lignificación de la Sabana (actual Arbustal) disminuye el contraste con el Bosque, se espera que exista una similitud relativamente intermedia del ensamble de aves del Arbustal en relación a los ensambles de la Sabana y el Bosque (predicción 2); y que en el Arbustal las aves afines a hábitats cerrados se incrementen en comparación con la

Sabana y disminuyan las afines a hábitats abiertos (predicción 3). Esto se debería a que las aves afines a hábitats cerrados encontrarían más oportunidades de nicho en el Arbustal debido al mayor grado de lignificación en comparación a la Sabana, ocurriendo lo contrario para las aves afines a hábitats abiertos.

MÉTODOS

Área de estudio. Corresponde al Campo Experimental F. Cantos (ex Campo Experimental La María; 28°3'S, 64°15'O) del INTA Estación Experimental Agropecuaria Santiago del Estero, Provincia de Santiago del Estero, Argentina. El clima es semiárido subtropical con estacionalidad bien marcada (Boletta 1998). La temperatura promedio anual es de 21°C, con una mínima y una máxima promedio de 14°C y 28°C, respectivamente. La precipitación promedio es de 574 mm anuales, concentrada en los meses de octubre a marzo. Enclavado en la Ecorregión Chaco Seco, Subregión Chaco Semiárido (Morello *et al.* 2012) el Campo F. Cantos posee una matriz de vegetación nativa continua de 60 km². Los sitios ecológicos se encuentran a distancias de 1–2 km, donde los sitios altos están ocupados por bosques de Quebrachos, los sitios bajos por sabanas de Aibe y arbustales más o menos densos y los sitios medias lomas por ecotonos arbustificados (Kunst *et al.* 2012).

Tipos de hábitats. Se utilizaron fotografías aéreas antiguas (año 1960 aproximadamente), imágenes satelitales de los últimos 10 años, entrevistas a personal antiguo del Campo F. Cantos (35 años) y relevamientos en terreno para seleccionar los hábitats para este estudio. En los relevamientos en terreno se observó la composición botánica y signos de escurrimiento superficial del agua de lluvia que indican la posición topográfica relativa del terreno (Kunst *et al.* 2006, 2015). El centro de la Sabana estuvo a 10,2 km del centro del Bosque, mientras que los parches de Arbustal se ubicaron entre los primeros en posiciones relativamente intermedias.

Las características principales de los hábitats seleccionados fueron: (1) Bosque de Quebrachos, parche de 13,5 km² con elevada cobertura y altura arbórea (65,5% y 8,4 m respectivamente). La presencia de la estructura y especies vegetales típicas para estos bosques indican que este ambiente se encontraba en buen estado de conservación (Apéndice 1, Kunst *et al.* 2015); (2) Sabana de Aibe, parche de 7,3 km². Este ambiente tuvo elevada frecuencia relativa de Aibe (88,6%), lo que indica sobrepastoreo (Morello & Adamoli 1968), y cobertura arbustiva del 24,2%, lo que sugiere un proceso inicial de invasión de leñosas. Aunque la fisionomía dominante fue la de sabana abierta, por los motivos anteriores se considera que este ambiente se encontraba en regular estado de conservación. También, la mayor parte de esta sabana tuvo quema reciente con fines ganaderos (un

mes de antigüedad aproximadamente), determinando ello menores coberturas herbáceas y de hojarasca que lo esperado para este ambiente sin quema reciente y; (3) Arbustal denso de baja altura, dos parches, uno de 4 km² y otro de 4,9 km². Este ambiente fue extremadamente cerrado, con cobertura arbustiva del 91,5% y altura arbórea de 5 m. Como vestigios de la sabana pasada se encontraron ejemplares aislados de Aibe y *Pappophorum pappiferum*, gramíneas indicadoras de la sabana abierta (Apéndice 1, Kunst *et al.* 2015).

Muestreos de aves. Las unidades de muestreo fueron parcelas circulares de 50 m de radio. Se ubicaron de manera sistemática 22 parcelas en cada hábitat, con una distancia mínima entre centros de parcelas de 300 m para la Sabana y de 200 m para el Arbustal y el Bosque. En la Sabana, 19 unidades de muestreo tuvieron quema reciente. Para el relevamiento de aves se utilizó el método de conteo por puntos de radio fijo (Hutto *et al.* 1986, Ralph *et al.* 1995, Posadas-Leal *et al.* 2011). Un censista, ubicado en el centro de la parcela, registró durante 10 min todos los individuos avistados y escuchados de cada especie. No se muestreó cuando las condiciones meteorológicas dificultaban la detectabilidad de las aves (fuertes vientos o lluvias) (Conner & Dickson 1980). Para reducir las posibilidades de contar los mismos individuos en distintas unidades de muestreo, en todos los casos los centros de las parcelas se ubicaron con distancia igual o superior a la mínima recomendada (200 m) (Gibbons *et al.* 1996). El tamaño de muestra utilizado cumplió con lo recomendado (mayor a 20 por cada tipo de hábitat) (Gibbons *et al.* 1996). Durante noviembre y diciembre del año 2014 (época reproductiva) en cada unidad de muestreo se realizó un conteo de aves, entre las 06:00 y 09:30 h por la mañana, y entre las 18:00 a 19:30 h por la tarde. Las curvas de acumulación de especies obtenidas indican que el esfuerzo de muestreo fue adecuado. En la nomenclatura de especies se siguió a Gill & Donsker (2015).

Muestreos de vegetación. En cada unidad de muestreo se midió cobertura arbórea, arbustiva, herbácea y de hojarasca, altura de árboles, frecuencias de leñosas (especies arbóreas y arbustivas) y frecuencia de herbáceas. Las leñosas > 3 m de altura fueron consideradas cobertura arbórea, y las ≤ 3 m de altura cobertura arbustiva (Morello & Adamoli 1968, Kunst *et al.* 2006). Los métodos utilizados fueron: (i) coberturas arbórea y arbustiva mediante el método de transecto de puntos (Riney 1982), en cada unidad de muestreo se trazó una transecta de 45 m y relevó 30 puntos en cada una; (ii) frecuencias de leñosas mediante el método del vecino más próximo, donde se registró el individuo más cercano al observador y luego el siguiente individuo más cercano al primero (Bonham 1989), con dos submuestras por unidad de muestreo; (iii) altura de árboles mediante estimación visual asistido por una vara graduada de 2 m de

altura, se tomó la altura de los cuatro árboles más cercanos al centro de cada unidad de muestreo; (iv) coberturas de herbáceas y hojarasca y frecuencias de herbáceas mediante estimación visual en marco metálico de 0,25 m², con dos submuestras por unidad de muestreo. La nomenclatura de especies siguió al Catálogo del Plantas Vasculares de la República Argentina (Instituto de Botánica Darwinion 2015).

Análisis de datos. Como análisis generales de los datos de aves: (i) se calcularon las cantidades absolutas de especies e individuos totales, por hábitats y compartidas entre hábitats y; (ii) mediante el software PC-ORD 6.15 se construyeron curvas de acumulación de especies para evaluar la calidad del inventario de especies (McCune *et al.* 2002, McCune & Mefford 2011).

Estructura de la vegetación y diversidad alfa de aves. Por cada unidad de muestreo se obtuvieron seis variables de estructura de la vegetación: (i) Cobertura arbórea (%) y Cobertura arbustiva (%), mediante la fórmula: $n \times 100/30$, donde n es el número de toques de copas y 30 es el número total de puntos por transecta (Riney 1982); (ii) Cobertura de hojarasca (%) y Cobertura herbácea (%); (iii) Altura media de árboles (m) y; (iv) Complejidad estructural vertical (i.e., número de estratos vegetales presentes, rango 0–5) (Tews *et al.* 2004), los estratos fueron hojarasca, herbáceo, arbustivo, arbóreo inferior (< 8 m) y arbóreo superior (> 8 m). También, por cada unidad de muestreo y a partir de las cantidades de individuos por especies de aves, se obtuvieron dos índices de diversidad alfa de aves: (i) riqueza específica (i.e., número de especies) y; (ii) Índice de Shannon, definido como

$$H = \sum_i^s p_i \ln p_i$$

donde p_i = proporción de la especie i (Balzarini *et al.* 2008). Se evaluaron diferencias significativas en estas variables (dependientes) mediante la prueba de Kruskal-Wallis, con “hábitats” como factor de clasificación. Se utilizó test de comparaciones múltiples cuando hubo diferencias significativas entre hábitats y en todas las pruebas se estableció alfa = 0,05 (Zar 1999). Se utilizó el Software INFOSTAT versión 2013 (Di Rienzo *et al.* 2013).

Para poner a prueba la predicción 1 se evaluó la correlación entre la Complejidad estructural vertical y los índices de diversidad alfa de aves mediante el Coeficiente de Correlación de Rangos de Spearman r_s . Independientemente del signo de r_s , la fortaleza de la relación se evaluó según la escala de Fowler & Cohen (1990): Muy débil ($r_s = 0-0,19$), Débil ($r_s = 0,20-0,39$), Moderada ($r_s = 0,40-0,69$), Fuerte ($r_s = 0,70-0,89$) y Muy Fuerte ($r_s = 0,90-1$). La significancia de las asociaciones fueron evaluadas al nivel alfa = 0,05. Se utilizó el Software PAST versión 3.05 (Hammer 2015).

Hábitats y composición de aves. Para poner a prueba la predicción 2 se recurrió a tres técnicas de análisis multivariado: Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMS, siglas en Inglés), Análisis de Similitud no Paramétrico (ANOSIM, siglas en Inglés) y Test de Mantel.

La técnica NMS se utilizó para realizar dos tipos de ordenamientos de las unidades de muestreo: (i) según las variables de la vegetación y; (ii) según las abundancias de las aves. El NMS es un procedimiento iterativo que minimiza la diferencia (“estrés”) entre la distancia en la matriz original y la distancia en el espacio de ordenación reducido; el número óptimo de ejes en una solución es determinado a través del mínimo estrés y la prueba de significación de Monte Carlo (Clarke & Warwick 2001, McCune *et al.* 2002). La técnica es robusta para ordenar datos de comunidades ecológicas (Ludwig & Reynolds 1998, Clarke & Warwick 2001, McCune *et al.* 2002). El coeficiente de similitud de Bray-Curtis fue utilizado como base de los ordenamientos. El procedimiento “NMS autopilot/slow and thorough” fue empleado para realizar múltiples corridas, elegir la mejor solución en cada dimensión y las pruebas de significancia (McCune *et al.* 2002, McCune & Mefford 2011). La matriz de vegetación tuvo 47 variables, las seis de estructura anteriormente presentadas y 41 de frecuencias por especies (por unidad de muestreo, porcentaje de submuestras ocupadas por una determinada especie). La matriz de abundancias de aves tuvo 77 especies. Previo a los análisis NMS, se aplicó a la primera matriz la relativización máxima por columnas ($b_{ij} = x_{ij}/x_{max_j}$) y a la segunda matriz la transformación logarítmica ($b_{ij} = \log[x_{ij} + 1]$), donde x_{ij} valor original de la fila i y la columna j , x_{max} = mayor valor de la columna j y b_{ij} = valor x_{ij} transformado (McCune *et al.* 2002).

Se asume que un eje de ordenación representa un gradiente que controla la composición de especies y similitudes entre las comunidades (Ludwig & Reynolds 1998, Clarke & Warwick 2001). La interpretación de los ejes de ordenación de los NMS se realizó a partir de conocimientos previos sobre la vegetación y las aves (bibliografía citada) y correlaciones entre las variables y los ejes de ordenación (McCune *et al.* 2002, McCune & Mefford 2011). Se utilizó el Coeficiente de Correlación de Pearson (r) y las interpretaciones se basaron en las variables con correlaciones moderadas a muy fuertes de acuerdo con la escala de Fowler & Cohen (1990). El software PC-ORD 6.15 fue utilizado para realizar los NMS y demás análisis vinculados (McCune & Mefford 2011).

El Test de Mantel se utilizó para evaluar la correlación entre la similitud de los tipos de hábitats (matriz atributos de la vegetación) y la similitud de las composiciones por especies de aves (matriz de atributos de las comunidades de aves). En el contexto de la prueba el Coeficiente de Correlación de Pearson (r) se denomina Estadístico Estandarizado de Mantel y mide la fortaleza de la relación (McCune *et al.* 2002). Las mismas matrices utilizadas en los análisis NMS y

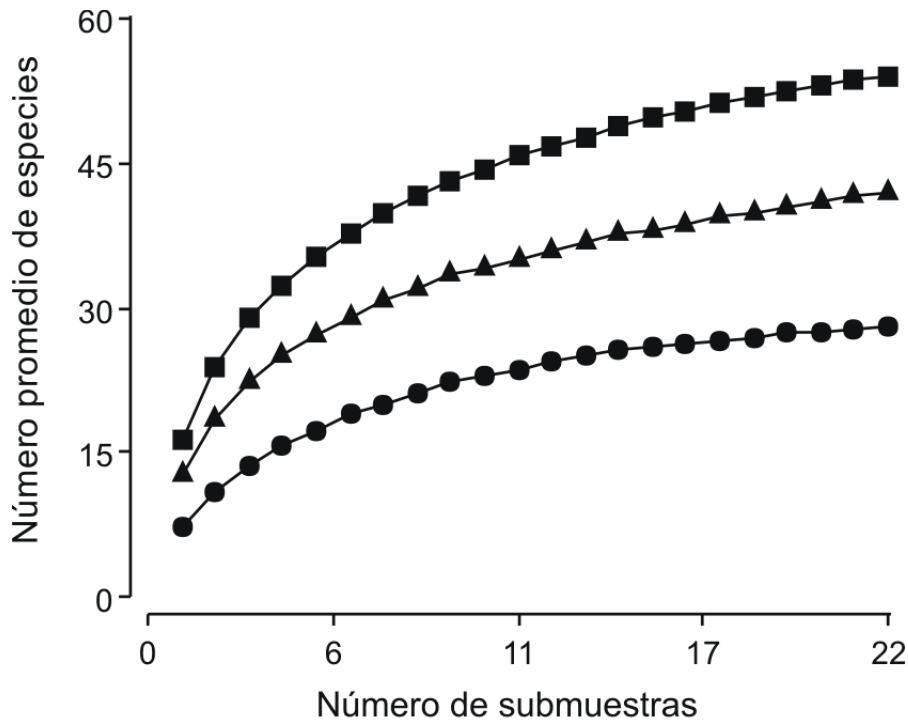


Figura 1. Curvas de acumulación de especies de aves de un gradiente Bosque (cuadrados)-Arbustal (triángulos)-Sabana (círculos) del Campo Experimental F. Cantos, Chaco Semiárido, Provincia de Santiago del Estero, Argentina. Para cada tipo de hábitat, n = 22.

el coeficiente de Bray-Curits fueron empleados como base del Test de Mantel. La significancia de la prueba se evaluó mediante permutaciones (999 réplicas) al nivel alfa = 0,05. La fortaleza de la correlación fue evaluada según la escala de Fowler & Cohen (1990). El software PC-ORD 6.15 fue utilizado (McCune & Mefford 2011).

La técnica ANOSIM de un factor (hábitat) se utilizó para evaluar diferencias significativas en las composiciones de aves (cantidades absolutas de individuos por especie como variables dependientes). El ANOSIM utiliza el estadístico R (oscila entre 1 y -1) y valores positivos del mismo indican disimilitud entre grupos (McCune *et al.* 2002). La matriz de datos con transformación logarítmica y el coeficiente de similitud de Bray-Curtis fueron utilizados como base del ANOSIM. La significancia de la prueba fue computada mediante permutaciones (999 réplicas). Se utilizó test de comparaciones múltiples dado que hubo diferencia significativas entre hábitats y en todas las pruebas se estableció alfa = 0,05. Se utilizó el Software PAST versión 3.05 (Hammer 2015).

Para poner a prueba la predicción 3 las especies de aves fueron agrupadas en tres clases de afinidad de hábitats siguiendo a Short (1975) y Di Giacomo (2005): (i) Generalistas: frecuentes en hábitats abiertos y cerrados en los términos establecidos en este trabajo (p.ej., *Agelaioides badius*); (ii) Afines a hábitats abiertos: frecuentes en pastizales abiertos (p.ej., *Sturnella superciliaris*), o frecuentes en pastizales abiertos y arbustales (p.ej., *Geothlypis aequinoctialis*), o frecuentes en ecotonos y ambientes abiertos

con presencia de árboles grandes (p.ej., *Falco femoralis*) y; (iii) Afines a hábitats cerrados: frecuentes en bosques y ecotonos (p.ej., *Piranga flava*), o frecuentes en bosques, ecotonos y arbustales (p.ej., *Suiriri suiriri*), o frecuentes en arbustales (p.ej., *Rhynchospiza strigiceps*). Clasificaciones similares para el Chaco Seco fueron realizadas por Mastrangelo & Gavin (2014) quienes agruparon especies de aves según sus preferencias de hábitats (generalistas, de hábitats abiertos y especialistas de bosques), y por Torres *et al.* (2014) quienes clasificaron especies de aves y mamíferos según sus hábitats más frecuentes (bosques, áreas abiertas y humedales). Por cada unidad de muestreo, se obtuvo el porcentaje de especies de cada clase. Se evaluaron diferencias significativas de cada clase (variables dependientes) mediante la prueba de Kruskal-Wallis, con "hábitat" como factor de clasificación. Se utilizó el test de comparaciones múltiples cuando hubo diferencias significativas entre hábitats y en todas las pruebas se estableció alfa = 0,05 (Zar 1999). Se utilizó el Software INFOSTAT versión 2013 (Di Rienzo *et al.* 2013).

RESULTADOS

En total se registraron 988 individuos pertenecientes a 77 especies de aves (Apéndice 2). En el Bosque se registraron 456 individuos y 53 especies, en el Arbustal 357 individuos y 41 especies y en la Sabana 175 individuos y 27 especies. El par Bosque-Arbustal tuvo 30 especies en común, el par Arbustal-Sabana 14 y el

Tabla 1. Comparación de la estructura de la vegetación y diversidad alfa de aves en un gradiente Bosque-Arbustal-Sabana del Campo Experimental F. Cantos, Chaco Semiárido, Provincia de Santiago del Estero, Argentina. Para cada tipo de hábitat, $n = 22$. H: estadístico de la prueba Kruskal-Wallis y valor asociado de P. Para cada ambiente se presentan medianas, y entre paréntesis medias \pm DE. Test de comparaciones múltiples: medianas con una letra común no son significativamente diferentes ($P > 0,05$).

Variable	H	P	Bosque	Arbustal	Sabana
ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN					
Complejidad estructural vertical	48,8	< 0,001	5,0a (4,9 \pm 0,2)	4,0b (3,8 \pm 0,5)	3,0c (2,9 \pm 0,2)
Cobertura arbórea (%)	45,5	< 0,001	66,7a (65,5 \pm 14,8)	21,6b (23,9 \pm 23,7)	0,0c (0,0 \pm 0,0)
Altura arbórea (m)	57,7	< 0,001	8,4a (8,4 \pm 1,2)	5,0b (5,0 \pm 0,5)	0,0c (0,0 \pm 0,0)
Cobertura arbustiva (%)	46,8	< 0,001	83,3b (83,0 \pm 10,7)	93,3b (91,5 \pm 8,8)	26,7a (24,2 \pm 11,7)
Cobertura herbácea (%)	14,4	0,001	14,7a (18,7 \pm 18,1)	36,5b (39,7 \pm 20,2)	20,7a (27,2 \pm 19,6)
Cobertura hojarasca (%)	34,4	< 0,001	90a (81,9 \pm 20,8)	57,5b (58,7 \pm 26,2)	18,7c (23,7 \pm 18,0)
DIVERSIDAD ALFA DE AVES					
Riqueza	52,0	< 0,001	14,5a (15,3 \pm 2,4)	12,0b (11,8 \pm 1,8)	6,0c (6,1 \pm 1,5)
Índice de Shannon	51,4	< 0,001	2,6a (2,6 \pm 0,1)	2,4b (2,4 \pm 0,2)	1,7c (1,7 \pm 0,2)

par Bosque-Sabana 7. La tendencia a la estabilización de las curvas de acumulación de especies indica que el inventario de especies fue relativamente completo (Figura 1).

Estructura de la vegetación y diversidad alfa de aves. La Complejidad estructural vertical decreció significativamente a lo largo del gradiente Bosque-Arbustal-Sabana (Tabla 1). En líneas generales el Bosque casi siempre tuvo el rango completo de estratos (hojarasca, herbáceo, arbustivo, arbóreo inferior y arbóreo superior), el Arbustal prácticamente no tuvo el estrato arbóreo superior y la Sabana prácticamente no tuvo los estratos arbóreos inferior y superior. La Cobertura arbórea, Altura arbórea y Cobertura de hojarasca también disminuyeron significativamente a lo largo del gradiente (Tabla 1). La Cobertura arbustiva del Bosque y el Arbustal no presentaron diferencias, pero el parámetro fue significativamente menor en la Sabana (Tabla 1). La Cobertura herbácea fue significativamente mayor en el Arbustal (Tabla 1). La diversidad alfa de aves decreció significativamente a lo largo del gradiente Bosque-Arbustal-Sabana (Tabla 1). La complejidad estructural vertical tuvo correlación fuerte, positiva y significativa con la riqueza e Índice de Shannon de aves (en ambos casos $r_s = 0,80$, $P < 0,001$).

Hábitats y composición de aves. El NMS realizado sobre las variables de vegetación resultó en una solución óptima de 2 ejes (Figura 2a). La solución redujo el estrés por encima de lo esperado (Test de Monte Carlo, $P = 0,004$; estrés = 13,2; inestabilidad = 0), y el estrés alcanzado fue “bastante satisfactorio”

(McCune *et al.* 2002). El Eje 1 del NMS sobre las variables de vegetación representó parte sustancial de la variabilidad total (79,4%). A partir de conocimientos previos sobre la vegetación nativa (Kunst *et al.* 2006, 2015) se interpreta a este eje como un gradiente edáfico-topográfico (factores de sitio ecológico determinantes de la vegetación del Bosque y la Sabana) y de degradación (factores antrópicos determinantes de la transformación de la Sabana en el Arbustal). El Eje 2 del NMS sobre las variables de vegetación representó poca proporción de la variabilidad total (8,9%) y tuvo correlación fuerte con la Cobertura herbácea (Tabla 2), lo que sugiere que el mismo representa un gradiente de intensidad de uso del estrato herbáceo con fines ganaderos (fuego y pastoreo). La Altura arbórea, Cobertura arbustiva, Complejidad estructural vertical, Cobertura arbórea y Cobertura de hojarasca y las especies vegetales *Celtis ehrenbergiana*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Schinopsis lorentzii*, *Acacia gilliesii* y *Wissadula densiflora* estuvieron asociadas con el Arbustal y el Bosque (correlaciones positivas moderadas a muy fuertes con el Eje 1 en Tabla 2). La Cobertura herbácea y las especies vegetales *Aloysia gratissima* y *Gouinia latifolia* estuvieron asociadas con el Arbustal (correlaciones negativas moderadas a fuertes con el Eje 2 en Tabla 2). Las especies vegetales *Aristida sp.*, *Geoffroea decorticans*, *Acacia aroma* y *Elionurus muticus* estuvieron asociadas con la Sabana (correlaciones negativas moderadas a muy fuertes con el Eje 1 en Tabla 2). Las similitudes entre los hábitats se analizan a partir del Eje 1 del NMS sobre las variables de vegetación, dado que representa la mayor parte de la variabilidad total. Los grados de separación de las unidades de muestreo a lo largo de este eje indican que: (i) el

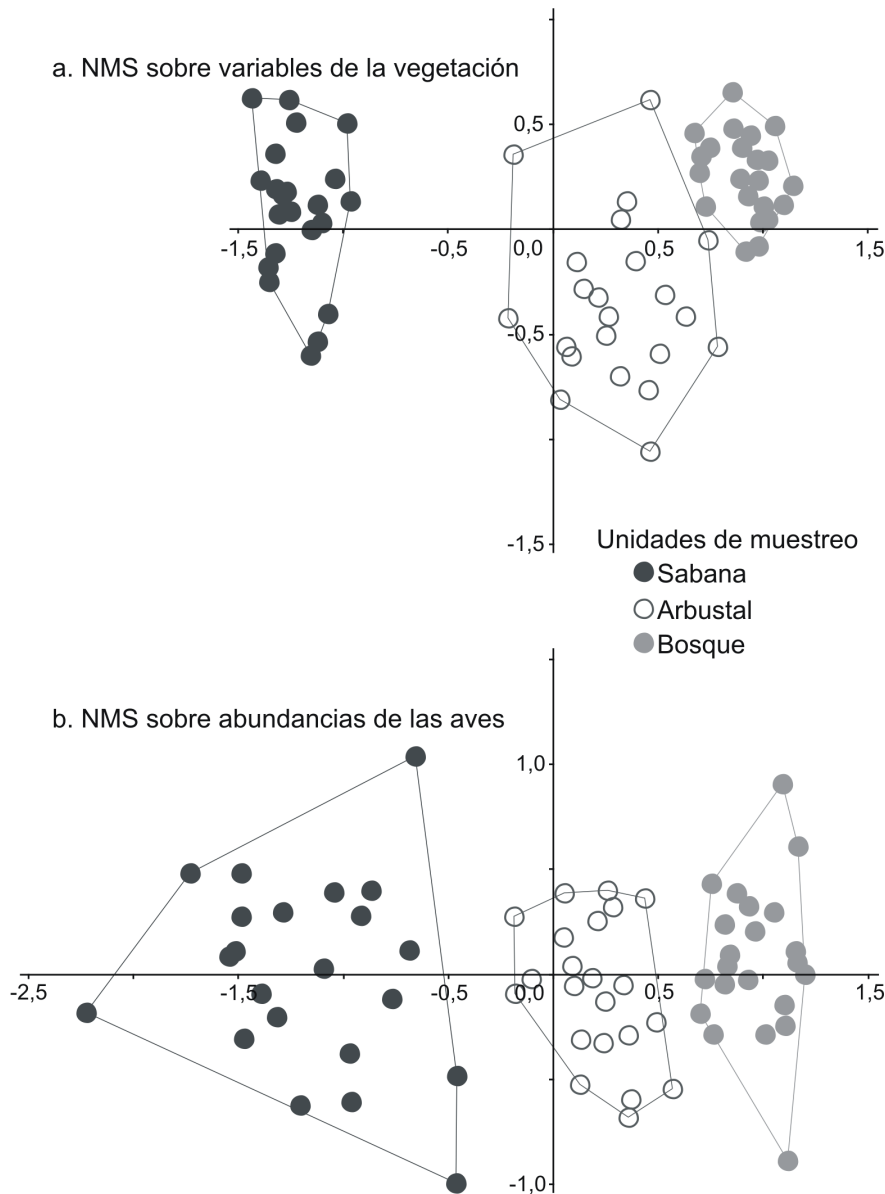


Figura 2. Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMS) de unidades de muestreo de un gradiente Bosque-Arbustal-Sabana del Campo Experimental F. Cantos, Provincia de Santiago del Estero, Argentina, Chaco Semiárido. En (a), primeros dos ejes del NMS realizado sobre variables de la vegetación. En (b), primeros dos ejes del NMS realizado sobre las abundancias de las aves. Para cada tipo de hábitat, n = 22.

Bosque y la Sabana fueron los hábitats con máxima disimilitud y; (ii) el Arbustal y el Bosque fueron los hábitats más similares (Figura 2a).

El NMS realizado sobre las abundancias de aves también resultó en una solución óptima de 2 ejes (Figura 2b). La solución redujo el estrés por encima de lo esperado (Test de Monte Carlo, $P = 0,004$; estrés = 14,8; inestabilidad = 0), y el estrés alcanzado fue "bastante satisfactorio" (McCune *et al.* 2002). El Eje 1 del NMS sobre las abundancias de aves representó parte sustancial de la variabilidad total (76,5%) y tuvo correlaciones fuertes a muy fuertes con casi todas las variables de estructura de la vegetación (excepto la Cobertura herbácea) (Tabla 3), lo que sugiere que este eje representa un gradiente de complejidad estructural de la vegetación que controla las similitu-

des de los ensambles de aves. El Eje 2 del NMS sobre las abundancias de aves representó escasa proporción de la variabilidad total (6,7%) y tuvo correlaciones débiles a muy débiles con las variables de vegetación (Tabla 3); los análisis interpretativos realizados sobre este eje no revelaron con claridad algún gradiente subyacente. Hubo especies de aves asociadas con la Sabana (correlaciones negativas moderadas de las especies de aves con el Eje 1 en Tabla 3), mientras que otras con las coberturas cerradas del Arbustal y el Bosque (correlaciones positivas moderadas a fuertes de las especies de aves con el Eje 1 en Tabla 3). Las similitudes entre las composiciones de aves se analizan a partir del Eje 1 del NMS sobre las abundancias de aves, dado que representa la mayor parte de la variabilidad total. Los grados de

separación de las unidades de muestreo a lo largo de este eje indican que los ensambles de aves: (i) alcanzaron la máxima disimilitud entre el Bosque y la Sabana y; (ii) fueron más similares entre el Bosque y el Arbustal que entre el Arbustal y la Sabana (Figura 2b).

Los análisis NMS indican que los patrones de similitud entre los hábitats y los ensambles de aves fueron los mismos (ie., mínima similitud entre el Bosque y la Sabana e intermedia para el Arbustal). El Test de Mantel sugiere una relación fuerte y positiva entre la similitud de los tipos de hábitats y la similitud de la composición por especies de aves ($r = 0,72$, $P = 0,001$). En la prueba global el ANOSIM sugiere que hubo diferencias significativas entre las composiciones de aves del gradiente ambiental ($R = 0,76$, $P = 0,001$). En la prueba *a posteriori* todos los pares de hábitats tuvieron composiciones de aves significativamente diferentes: Bosque-Sabana ($R = 0,97$, $P = 0,003$), Arbustal-Sabana ($R = 0,82$, $P = 0,003$) y Bosque-Arbustal ($R = 0,61$, $P = 0,003$).

La proporción de aves afines a hábitats abiertos decreció significativamente a lo largo del gradiente Sabana-Arbustal-Bosque (Kruskal-Wallis, $H = 36,5$, $P < 0,001$; Figura 3a); la proporción de aves afines a hábitats cerrados varió en sentido inverso y se incrementó significativamente a lo largo de este gradiente (Kruskal-Wallis, $H = 42,5$, $P < 0,001$; Figura 3b); la proporción de aves generalistas no difirió entre la Sabana y el Arbustal, pero fue significativamente menor en el Bosque (Kruskal-Wallis, $H = 11,0$, $P < 0,004$; Figura 3c).

DISCUSIÓN

Estructura de la vegetación y diversidad alfa de aves. La respuesta de la diversidad alfa de aves al gradiente Bosque-Arbustal-Sabana fue consistente con la hipótesis de heterogeneidad de hábitats (Tews *et al.* 2004), la cual establece que los hábitats estructuralmente complejos pueden proveer más nichos y diversidad de maneras de explotar los recursos ambientales y por lo tanto tienen mayor diversidad de especies. Este gradiente mostró una disminución significativa de la complejidad estructural vertical de la vegetación y del mismo modo respondieron la riqueza y el Índice de Shannon de aves (predicción 1). Cody (1985) asocia a la estructura de la vegetación con recursos críticos para las aves como el alimento, los sitios de nidificación y la protección contra predadores y/o aves parásitas de nidos. En nuestro estudio el incremento de nichos en el Bosque se vio reflejado con la presencia de nuevos gremios tróficos en comparación con la Sabana, como las especies insectívoras de corteza asociadas a la disponibilidad de troncos en el Bosque. Sirami *et al.* (2009) encontraron que en sabanas africanas el aumento de la diversidad estructural de la vegetación a causa de la invasión de arbustos, incrementó significativamente la riqueza de aves. De manera similar, en nuestro estudio se encontró mayor riqueza de especies de

Tabla 2. Coeficientes de correlación (Pearson) entre variables de vegetación y los Ejes 1 y 2 de un Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMS) realizado sobre variables de vegetación de un gradiente Bosque-Arbustal-Sabana del Campo Experimental F. Cantos, Chaco Semiárido, Provincia de Santiago del Estero, Argentina. Para cada tipo de hábitat, $n = 22$.

Variable	Eje 1 (r)	Eje 2 (r)
Altura arbórea	0,95	0,11
Cobertura arbustiva	0,87	-0,19
Complejidad estructural vertical	0,86	0,37
Cobertura arbórea	0,80	0,39
Cobertura de hojarasca	0,78	-0,10
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	0,52	-0,03
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	0,50	0,33
<i>Schinopsis lorentzii</i>	0,45	0,31
<i>Acacia gilliesii</i>	0,44	0,38
<i>Wissadula densiflora</i>	0,43	0,10
<i>Gouinia latifolia</i>	0,20	-0,61
<i>Aloysia gratissima</i>	0,13	-0,68
Cobertura herbácea	-0,05	-0,73
<i>Aristida</i> sp.	-0,50	-0,18
<i>Geoffroea decorticans</i>	-0,60	0,19
<i>Acacia aroma</i>	-0,64	-0,22
<i>Elionurus muticus</i>	-0,93	0,19

aves en el Arbustal que en la Sabana. Otros estudios en el Chaco Semiárido también demostraron la importancia de la complejidad estructural para la avifauna. En el Parque Nacional Copo el mayor número de especies habitan en el bosque primario en relación a los pastizales naturales (Caziani *et al.* 2003). La riqueza de aves disminuyó abruptamente cuando la estructura del bosque se redujo a un estrato (herbáceo) con fines ganaderos (Mastrangelo & Gavin 2012, Macchi *et al.* 2013).

Hábitats y composición de aves. El Arbustal (la sabana fuertemente degradada) fue más similar al Bosque que a la Sabana, asociado a su alto grado de lignificación. Vinculado a ello: (i) el ensamble de aves del Arbustal tuvo una similitud relativamente intermedia a los ensambles de aves de la Sabana y el Bosque (predicción 2) y; (ii) se produjo una disminución gradual y significativa de las especies de aves afines a hábitats cerrados en la secuencia Bosque-Arbustal-Sabana, y *vice versa* para las aves afines a hábitats abiertos (predicción 3). Esto sugiere que el grado de similitud entre los hábitats controla el grado de similitud en las oportunidades de nichos, y por lo tanto las similitudes entre las composiciones de los ensambles de aves. Si bien las composiciones de los ensambles de aves de cada hábitat fueron significativamente diferentes, hubo una relación lineal y fuerte entre la

Tabla 3. Coeficientes de correlación (Pearson) entre variables de vegetación y de abundancias de aves y los Ejes 1 y 2 de un Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMS) realizado sobre las abundancias de aves de un gradiente Bosque-Arbustal-Sabana del Campo Experimental F. Cantos, Chaco Semiárido, Provincia de Santiago del Estero, Argentina. Para cada tipo de hábitat, n = 22.

Variable	Eje 1 (r)	Eje 2 (r)
VARIABLES DE VEGETACIÓN		
Altura arbórea	0,93	0,07
Complejidad estructural vertical	0,86	0,18
Cobertura arbustiva	0,80	-0,02
Cobertura arbórea	0,80	0,13
Cobertura de hojarasca	0,71	0,02
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	0,54	0,20
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	0,48	0,29
<i>Acacia gilliesii</i>	0,45	-0,07
<i>Schinopsis lorentzii</i>	0,44	-0,09
<i>Justicia squarrosa</i>	0,43	0,17
<i>Aristida</i> sp.	-0,46	0,11
<i>Geoffroea decorticans</i>	-0,56	-0,16
<i>Acacia aroma</i>	-0,59	-0,02
<i>Elionurus muticus</i>	-0,84	0,05
ESPECIES DE AVES		
<i>Turdus amaurochalinus</i>	0,76	0,12
<i>Vireo olivaceus</i>	0,70	-0,06
<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	0,61	0,04
<i>Poliophtila dumicola</i>	0,60	0,06
<i>Zonotrichia capensis</i>	0,55	0,38
<i>Suiriri suiriri</i>	0,54	0,29
<i>Rhinocrypta lanceolata</i>	0,52	-0,30
<i>Myiarchus swainsoni</i>	0,49	0,33
<i>Euscarthmus meloryphus</i>	0,48	-0,02
<i>Patagioenas maculosa</i>	0,43	0,17
<i>Stigmatura budytoides</i>	0,41	-0,04
<i>Crypturellus tataupa</i>	0,40	0,18
<i>Leptotila verreauxi</i>	0,40	0,01
<i>Tyrannus savana</i>	-0,41	0,36
<i>Saltatricula multicolor</i>	-0,60	0,03
<i>Nothura maculosa</i>	-0,62	-0,08
<i>Ammodramus humeralis</i>	-0,64	-0,12
<i>Synallaxis albescens</i>	-0,67	0,18

similitud de los ensambles de aves y la similitud de los tipos de hábitats. Nuestros resultados sugieren también que la estructura de la vegetación fue más importante que la composición florística en la determinación de las similitudes de los ensambles de aves.

Los patrones de similitudes encontrados entre los ensambles de aves son consistentes con otros estudios. En el Chaco Semiárido Coria *et al.* (2015a) estudiaron dos tipos de sistemas silvopastoriles y encontraron que entre el bosque sin disturbar y el sistema silvopastoril más similar a éste se registró la menor diversidad beta de aves. También en el Chaco Semiárido pero en una reserva urbana, Coria *et al.* (2015b) encontraron que parches de bosque nativo de ribera y el arboreto del jardín botánico, hábitats más similares en comparación con otros analizados, albergaron ensambles de aves más similares. En otras regiones también se evidenció este mismo patrón, Sirami *et al.* (2009) encontraron en Sudáfrica una mayor similitud de los ensambles de aves entre las categorías de vegetación más similares. Corbelli (2011) demostró que la utilización de los usos de la tierra por parte de las aves estuvo relacionada con el grado de contraste ambiental entre el hábitat modificado y el natural, encontrando que la abundancia y riqueza de aves del bosque Atlántico fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja. Por su parte, Fischer *et al.* (2006) recomiendan incrementar la calidad de la matriz antropizada en un paisaje, incrementando la similitud estructural entre la matriz y los parches de vegetación natural, de este modo facilitar la utilización de la matriz por parte de las especies lo cual beneficia a procesos ecológicos en el paisaje. Short (1975) hace hincapié en que las características de la forma de la vegetación son importantes para las aves chaqueñas, mientras que las variaciones florísticas son de poca importancia en la distribución de las mismas. En las sabanas africanas sujetas a procesos de invasión de leñosas se reportaron respuestas similares de los ensambles de aves (Skowno & Bond 2003, Sirami *et al.* 2009).

La respuesta sobre el uso de hábitats por las aves típicas de ambientes abiertos y cerrados, es también consistente con otros estudios. Sirami *et al.* (2009) demostraron que el mayor recambio de especies existió entre el pastizal y el pastizal invadido por arbustos encontrando sólo el 52 % de las especies en común, siendo las especies especialistas de pastizales las más afectadas. Dias *et al.* (2013) en Brasil encontraron que las plantaciones de eucalipto en pastizales afectan negativamente a las aves adaptadas a los hábitats abiertos, y favorecen a las aves de bordes y afines a bosques. Destacan que si bien las aves de pastizales afectadas son comunes, la tasa predicha de forestación en el sureste de América del Sur puede dar lugar a reducciones de poblaciones regionales en el futuro cercano.

El Chaco Semiárido es una de las áreas más lignificadas dentro de las regiones semiáridas del mundo, donde los pastizales nativos han sido casi completamente eliminados a causa de la invasión de leñosas (Bucher 1982). La literatura paleoecológica, registros históricos y modelos bioclimáticos sugieren que los pastizales naturales del Chaco fueron más extendidos en el pasado y han sido históricamente reducidos por la invasión de leñosas resultantes de cambios

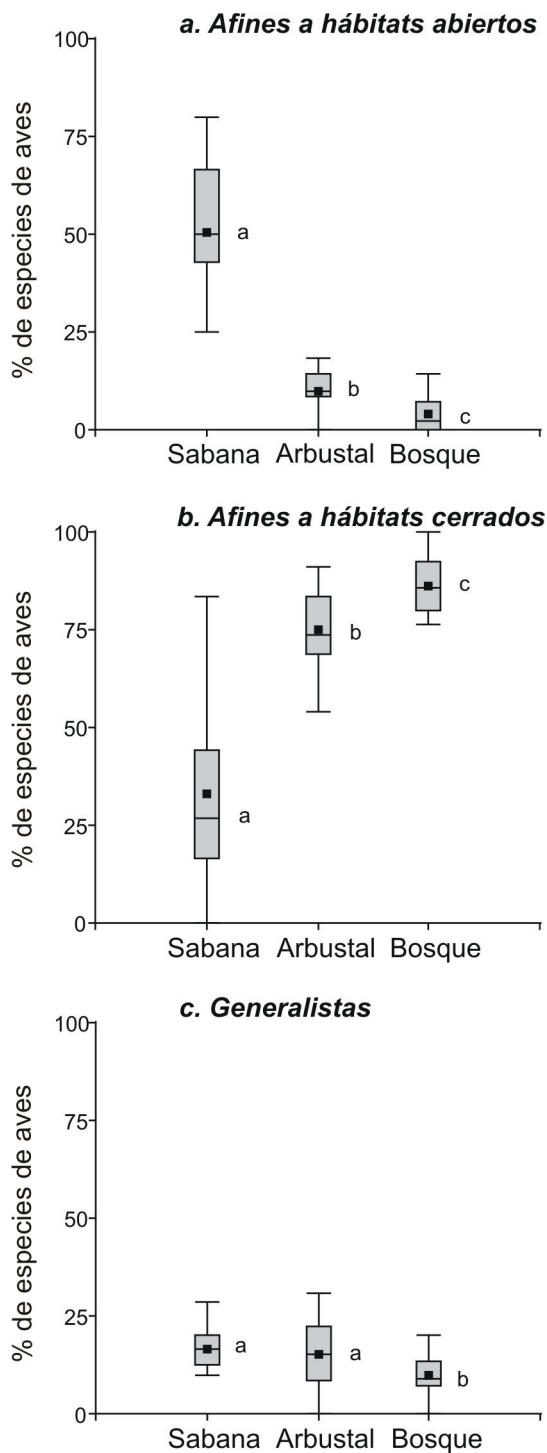


Figura 3. Porcentajes de especies de aves afines a hábitats abiertos, afines a hábitats cerrados y generalistas a lo largo de un gradiente Bosque-Arbustal-Sabana del Campo Experimental F. Cantos, Provincia de Santiago del Estero, Argentina, Chaco Semiárido. Para cada tipo de hábitat, n = 22. Se presentan diagramas de cajas donde las líneas horizontales centrales representan las medianas, los puntos cuadrangulares las medias, los límites de las cajas los cuantiles 25 y 75 y las barras los rangos de datos. Medianas con una letra común no son significativamente diferentes ($P > 0,05$).

ambientales ocurridos en el siglo pasado (Grau *et al.* 2014). Para el año 2006 se estimó un 12% de pastiza-

les para todo el Chaco Seco, aunque esta cifra incluyó una proporción substancial y desconocida de pasturas implantadas (Clark *et al.* 2010). En el sector norte del Chaco Seco argentino, una evaluación del año 2007 de las áreas no cultivadas usando sensores remotos indica que el área cubierta por pasturas naturales fue aproximadamente del 7% (Gasparri & Baldi 2013). En el Chaco Seco muchos vertebrados se ven afectados de manera negativa por el incremento de la biomasa leñosa (Torres *et al.* 2014). Nuestros resultados sugieren que la desaparición de pastizales y sabanas a causa de la invasión de leñosas pudo haber ejercido un impacto regional en la diversidad de aves especialistas de estos hábitats. Una limitación para hacer esta inferencia es que nuestro diseño de estudio tuvo una única repetición y no consideró efectos de borde y de paisaje. Si bien en el Chaco Seco la estructura de la vegetación a escala de parche de hábitat es el factor de mayor peso en la determinación de la diversidad de aves, los efectos de borde y paisaje ejercen cierta influencia (Mastrangelo & Gavin 2014).

Los pastizales y sabanas nativas del Chaco Seco albergan una diversidad única y distintiva de aves en relación a áreas cultivadas abiertas (agrícolas y pasturas implantadas) (Macchi *et al.* 2013, Marinaro & Grau 2015). No obstante diversas aves típicas de pastizales y sabanas detectadas en este estudio (p.ej., *Athene cunicularia*, *Embernagra platensis*, *Sturnella superciliosa*, *Tyrannus savana* y *Xolmis irupero*) con frecuencia se encuentran también en áreas cultivadas (Short 1975, Narosky & Yzurieta 2003, Di Giacomo 2005, Mastrangelo & Gavin 2014, Marinaro & Grau 2015, observ. pers.), lo cual es consistente con la hipótesis de contraste de hábitats. Ello sugiere que ante la ocupación generalizada de las leñosas el rol de las áreas cultivadas como hábitats para las aves de pastizales y sabanas requiere un abordaje más profundo desde la investigación y el manejo.

Numerosas especies que estuvieron presentes en el Bosque pero no en el Arbustal (p.ej., *Cyclarhis gujanensis*, *Drymornis bridgesii*, *Dryocopus schulzii*, *Furnarius rufus*, *Myiodynastes maculatus*, *Myiopsitta monachus*, *Myiarchus swainsoni*, *Myiarchus tyrannulus*, *Piranga flava*, *Pseudoseisura lophotes*, *Setophaga pitiauyumi* y *Xiphocolaptes major*) comparten el uso de los estratos arbóreos (Short 1975, Di Giacomo 2005). Otras especies con este mismo requerimiento (p.ej., *Colaptes melanochloros*, *Lepidocolaptes angustirostris*, *Ortalis canicollis*, *Suiriri suiriri* y *Vireo olivaceus*) (Short 1975, Di Giacomo 2005) fueron varios órdenes de magnitud más abundantes en el Bosque respecto al Arbustal (Apéndice 2). El Arbustal tuvo menor cobertura y altura arbórea que el Bosque y ambas variables tuvieron correlación fuerte y muy fuerte respectivamente con el Eje 1 de la ordenación de los ensambles de aves (gradiente de complejidad estructural de la vegetación). Nuestros resultados sugieren que la transformación de la sabana en un arbustal de baja altura expandió el hábitat para numerosas especies afines a hábitats cerrados, pero con restricciones para las especies asociadas a los estratos arbóreos.

Conclusiones e implicancias de manejo. Este estudio sugiere que en el gradiente Bosque-Arbustal-Sabana la diversidad alfa de aves está controlada por la complejidad estructural vertical de la vegetación y el grado de similitud de los ensambles de aves por el grado de similitud entre los tipos de hábitats. Ello produjo que: (i) la diversidad alfa de aves disminuya gradualmente desde el hábitat más complejo (Bosque) hasta el menos complejo (Sabana); (ii) que tanto el Bosque como la Sabana (los hábitats más disímiles) tengan una composición de ensambles de aves únicas (con máxima disimilitud), donde las especies afines a hábitats cerrados prevalecen en el primero y las afines a hábitats abiertos prevalecen en el segundo y; (iii) el Arbustal de baja altura, con mayor similitud al Bosque que a la Sabana, represente un hábitat poco favorable para las aves afines a hábitats abiertos y de mayor calidad para las aves afines a hábitats cerrados, pero con restricciones para las aves asociadas a los estratos arbóreos. Nuestros resultados sugieren que la estructura de la vegetación fue más importante que la composición florística en la determinación de los ensambles de aves. Las implicancias de manejo que surgen son: (i) en áreas boscosas los manejos productivos deben mantener o mejorar la estructura de la vegetación y; (ii) el fuego es un disturbio que permitiría restaurar hábitats de pastizales y sabanas y beneficiar a la diversidad de aves (Brawn *et al.* 2001). En pastizales y sabanas del Chaco Semiárido el fuego prescripto ha sido empleado exitosamente con objetivos ganaderos, permitiendo controlar las leñosas e incrementar la diversidad y cobertura de gramíneas nativas forrajeras (Kunst *et al.* 2003), y presenta potencial para beneficiar a la diversidad de aves de estos ambientes.

AGRADECIMIENTOS

A Víctor Navarrete por su colaboración en la concreción de las campañas de campo, Marcelo Navall por facilitar una casilla rodante para las mismas y a dos revisores por sus aportes para mejorar el artículo. La presente investigación fue financiada por el Proyecto de Investigación PNNAT-1128053 "Evaluación del impacto de las actividades productivas sobre la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos" del INTA, Argentina.

REFERENCIAS

Adamoli, J, E Sennhauser, JM Acero & A Rescia (1990) Stress and disturbance: vegetation dynamics in the Dry Chaco Region of Argentina. *Journal of Biogeography* 17: 491–500.

Balzarini, MG, L Gonzalez, M Tablada, F Casanoves, JA Di Rienzo & CW Robledo (2008) Manual del usuario. *Infostat, versión 2008*. Editorial Brujas, Córdoba, Argentina.

Boletta, P (1998) Clima. Pp 7–21 en Casas, R (ed). *Desmonte y habilitación de tierras en la región chaqueña semiárida*. FAO, Santiago, Chile.

Bonham, CD (1989) *Measurements for terrestrial vegetation*. Wiley, New York, New York, USA.

Brawn, JD, SK Robinson & FR Thompson III (2001) The role of disturbance in the ecology and conservation of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 251–276.

Bucher, EH (1982) Chaco and Caatinga - South American arid savannas, woodlands and thickets. Pp 48–79 en Huntley, BJ & BH Walker (eds). *Ecology of tropical savannas*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Bucher, EH (1980) Ecología de la fauna chaqueña: una revisión. *ECOSUR* 7: 111–159.

Caziani, SM, CE Trucco, P Perovic, E Derlindanti, JM Adámoli, F Lobo, M Fabrezi, M Srur, V Quiroga & MI Martínez Oliver. (2003) *Línea de base y programa de monitoreo de biodiversidad del Parque Nacional Copo*. Informe final. Univ. Nacional de Salta, Salta, Argentina.

Clarke, KR & RM Warwick (2001) Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. 2th ed. PRIMER-E, Plymouth, UK.

Clark, M, HR Grau & G Rinner (2010) A scalable approach to mapping annual land cover at 250m using MODIS time series data: a case study in the dry Chaco ecoregion of South America. *Remote Sensing of Environment* 114: 2816–2832.

Cody, M (1985) *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York, New York, USA.

Conner, RN & JG Dickson (1980) Strip transect sampling and analysis for avian habitat studies. *Wildlife Society Bulletin* 8: 4–10.

Corbelli, JM (2011) Determinantes de la diferenciación taxonómica, funcional y filogenética en ambientes antropizados. Tesis doctoral, Univ. de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

Coria, RD, OR Coria & CR Kunst (2015a) Influencia del rolado selectivo de baja intensidad (RBI) sobre las comunidades de aves de bosques del Chaco Occidental. *Ecología Austral* 25: 158–171.

Coria, OR, JJ Lima, MO Palacio, E Roger & DC Albuja Carbonell (2015b) Avifauna de la Reserva Urbana de la Universidad Nacional de Santiago del Estero, Argentina. *Quebracho* 23 (1,2): 41–53.

Dias, RA, VA Bastazini, MSS Gonçalves, FC Bonow & SC Müller (2013) Shifts in composition of avian communities related to temperate-grassland afforestation in south-eastern South America. *Iheringia Série Zoológica* 3: 12–19.

Di Giacomo, AG (2005) Aves de la Reserva El Bagual. Pp 203–465 en Di Giacomo, AG & SF Krapovickas (eds). *Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Formosa, Argentina*. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área del Chaco Húmedo. *Temas de Naturaleza y Conservación* 4: 1–592. Aves Argentinas / Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.

Di Rienzo, JA, F Casanoves, MG Balzarini, L Gonzalez, M Tablada & CW Robledo (2013) *Infostat, versión 2013*. Grupo Infostat, FCA, Univ. Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.

Fischer, J, DB Lindenmayer & AD Manning (2006) Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. *Frontiers in Ecology and Environment* 4: 80–86.

Fowler, J & L Cohen (1990) *Practical statistics for field biology*. John Wiley & Sons, New York, New York, USA.

Gasparri, NI & G. Baldi. 2013. Regional patterns and controls of biomass in semiarid woodlands: lessons from the Northern Argentina Dry Chaco. *Regional Environmental Change* 13: 1131–1144.

Gibbons, DW, DA Hill & WJ Sutherland (1996) 8. Birds. Pp 227–259 en Sutherland, WJ (ed). *Ecological census tech-*

- niques. *A handbook*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Gill, F & D Donsker (2015) IOC World Bird List (v 5.3). Disponible de <http://www.worldbirdnames.org/>. [Consultado el 17 de septiembre de 2015].
- Grau, HR, R Torres, NI Gasparri, PG Blendinger, S Marinaro & L Macchi (2014) Natural grasslands in the Chaco. A neglected ecosystem under threat by agriculture expansion and forest-oriented conservation policies. *Journal of Arid Environment* 123: 40–46.
- Hammer, Ø (2015) PAST. *Paleontological statistics. Version 3.05. Reference manual*. Natural History Museum, Univ. of Oslo, Oslo, Norway.
- Hutto, RL, SM Pletschet & P Hendricks (1986) A fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding season use. *Auk* 103: 593–602.
- Instituto de Botánica Darwinion (2015) *Flora Argentina. Plantas vasculares de la República Argentina*. Disponible de <http://www.floraargentina.edu.ar/> [Consultado el 20 de agosto de 2015].
- Kunst, C, S Bravo, & JL Panigatti (2003) *Fuego en los ecosistemas argentinos*. Ediciones INTA, Santiago del Estero, Argentina.
- Kunst, C, R Ledesma, S Bravo, A Albanesi, A Anriquez, H van Meer & J Godoy (2012) Disrupting woody steady states in the Chaco region (Argentina): responses to combined disturbance treatments. *Ecological Engineering* 42: 42–53.
- Kunst, C, E Monti, H Pérez & J Godoy (2006) Assessment of the rangelands of southwestern Santiago del Estero, Argentina, for grazing management and research. *Journal of Environmental Management* 80: 248–265.
- Kunst, CR, M Navall, RD Coria, R Ledesma, P Tomsic, A González, A Gómez & D Feuillade (2015) *Guía de prácticas recomendables para sistemas silvopastoriles en Santiago del Estero. Producir carne y madera conservando el ambiente*. INTA EEA Santiago del Estero. Gobierno de la Provincia de Santiago del Estero, Santiago del Estero, Argentina.
- Ludwig, JA & JF Reynolds (1998) *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. John Wiley & Sons, New York, New York, USA.
- Macchi, L, HR Grau, PV Zelaya & S Marinaro (2013) Trade-offs between land use intensity and avian biodiversity in the Dry Chaco of Argentina: a tale of two gradients. *Agriculture, Ecosystematics and Environment* 174: 11–20.
- Marinaro, S & RH Grau (2015) Comparison of animal biodiversity in three livestock systems of open environments of the semi-arid Chaco of Argentina. *Rangeland Journal* 37: 497–505.
- Mastrangelo, ME & MC Gavin (2014) Impacts of agricultural intensification on avian richness at multiple scales in Dry Chaco forests. *Biology and Conservation* 179: 63–71.
- Mastrangelo, ME & MC Gavin (2012) Trade-offs between cattle production and bird conservation in an agricultural frontier of the Gran Chaco of Argentina. *Conservation Biology* 26: 1040–1051.
- McCune, B, JB Grace & DL Urban (2002) *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- McCune, B & MJ Mefford (2011) *PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 6.15*. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Morello, J & J Adamoli (1968) *Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Primera parte: objetivos y metodología*. Serie Fitogeográfica No 10, INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Morello, J, SD Matteucci, AF Rodriguez & ME Silva (2012) *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*. 1ª ed. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires, Argentina.
- Morello, J & CA Saravia Toledo (1959) El Bosque Chaqueño I. Paisaje primitivo, paisaje natural y paisaje cultural en el oriente de Salta. *Revista Agronómica del Noroeste Argentina* 3: 5–81.
- Narosky, T & D Yzurieta (2003) *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay*. Vazquez Mazzini Editores, Buenos Aires, Argentina.
- Posadas-Leal, C, L Chapa-Vargas, JT Arredondo Moreno & E Huber-Sannwald (2011) Riqueza y densidad de especies de aves de pastizal evaluadas por dos métodos. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 2: 101–111.
- Ralph, CJ, S Droege & JR Sauer (1995) Managing and monitoring birds using point counts: standards and applications. Pp 161–169 en Ralph, CJ, S Droege & JR Sauer (eds). *Monitoring bird populations by point counts*. General Technical Report PSW-GTR-149, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Albany, California, USA.
- Riney, T (1982) *Study and management of large mammals*. Wiley, London, UK.
- Short, LL (1975) A zoogeographic analysis of the South American Chaco avifauna. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 154: 163–352.
- Sirami, C, C Seymour, G Midgley & P Barnard (2009) The impact of shrub encroachment on savanna bird diversity from local to regional scale. *Diversity and Distribution* 15: 948–957.
- Skowno, AL & WJ Bond (2003) Bird community composition in an actively managed savanna reserve, importance of vegetation structure and vegetation composition. *Biodiversity and Conservation* 12: 2279–2294.
- Tews, J, U Brose, V Grimm, K Tielbörger, MC Wichmann, M Schwager & F Jeltsch (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79–92.
- Torres, R, NI Gasparri, PG Blendinger & HR Grau (2014) Land-use and land-cover effects on regional biodiversity distribution in a subtropical dry forest: a hierarchical integrative multi-taxa study. *Regional Environmental Change* 14: 1549–1561.
- Zar, JH (1999) *Biostatistical analysis*. 4th ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA.

Apéndice 1. Frecuencias vegetales (% , medias \pm DE) de un gradiente Bosque-Arbustal-Sabana del Campo Experimental F. Cantos, Chaco Semiárido, Provincia de Santiago del Estero, Argentina. Para cada tipo de hábitat, n = 22.

Especie	Bosque	Arbustal	Sabana
<i>Acacia gilliesii</i>	36,4 \pm 38,4	2,3 \pm 10,7	0
<i>Acacia aroma</i>	0	31,8 \pm 32,9	59,1 \pm 36,6
<i>Aloysia gratissima</i>	0	45,5 \pm 34,2	0
<i>Amphilophium caroliniae</i>	18,2 \pm 32,9	9,1 \pm 19,7	0
<i>Aristida</i> sp.	0	0	27,3 \pm 36,9
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	36,4 \pm 31,6	2,3 \pm 10,7	0
<i>Capparis atamisquea</i>	22,7 \pm 29,8	2,3 \pm 10,7	0
<i>Castela coccinea</i>	9,1 \pm 25,1	0	0
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	38,6 \pm 37,6	15,9 \pm 32,3	0
<i>Cenchrus ciliaris</i>	0	0	2,3 \pm 10,7
<i>Clematis montevidensis</i>	0	2,3 \pm 10,7	0
<i>Condalia microphylla</i>	0	6,8 \pm 17,6	0
<i>Elionurus muticus</i>	0	9,1 \pm 19,7	88,6 \pm 21,5
<i>Geoffroea decorticans</i>	4,6 \pm 14,7	9,1 \pm 19,7	54,6 \pm 43,4
<i>Gouinia latifolia</i>	0	45,5 \pm 43,4	0
<i>Gouinia paraguayensis</i>	2,3 \pm 10,7	2,3 \pm 10,7	0
<i>Justicia squarrosa</i>	34,1 \pm 41,9	0	0
<i>Justicia xylosteoides</i>	2,3 \pm 10,7	0	0
<i>Lantana</i> sp.	6,8 \pm 17,6	11,4 \pm 26,4	0
<i>Latifoliada herbácea indeterminada</i>	36,4 \pm 44,1	25,0 \pm 33,6	15,9 \pm 35,8
<i>Lippia turbinata</i>	0	6,8 \pm 23,4	2,3 \pm 10,7
<i>Malvastrum coromandelianum</i>	0	2,3 \pm 10,7	0
<i>Mimosa detinens</i>	0	2,3 \pm 10,7	0
<i>Moya spinosa</i>	6,8 \pm 17,6	0	0
<i>Pappophorum pappiferum</i>	0	9,1 \pm 25,1	4,6 \pm 21,3
<i>Pappophorum</i> sp.	0	11,4 \pm 26,4	0
<i>Pascalia glauca</i>	0	2,3 \pm 10,7	0
<i>Prosopis nigra</i>	9,1 \pm 19,7	6,8 \pm 17,6	9,1 \pm 25,1
<i>Prosopis sericantha</i>	0	0	4,6 \pm 14,7
<i>Rhynchosia senna</i>	0	0	2,3 \pm 10,7
<i>Schinopsis lorentzii</i>	22,7 \pm 25,5	2,3 \pm 10,7	0
<i>Schinus</i> sp.	2,3 \pm 10,7	20,5 \pm 29,5	0
<i>Senna aphylla</i>	0	2,3 \pm 10,7	0
<i>Setaria lachnea</i>	0	13,6 \pm 27,5	0
<i>Setaria</i> sp.	6,8 \pm 17,6	6,8 \pm 23,4	0
<i>Solanum argentinum</i>	2,3 \pm 10,7	0	0
<i>Trichloris pluriflora</i>	0	0	20,5 \pm 36,7

Apéndice 2. Abundancias absolutas (medias \pm DE) para las especies de aves detectadas en un gradiente Bosque-Arbustal-Sabana del Campo Experimental F. Cantos, Chaco Semiárido, Provincia de Santiago del Estero, Argentina. Datos obtenidos mediante conteos en parcelas circulares de 50 m de radio durante 10 min. Para cada tipo de hábitat $n = 22$. Afinidad de hábitat: G (Generalista), H-A (Hábitat Abierto) y H-C (Hábitat Cerrado).

Especies	Sabana	Arbustal	Bosque	Afinidad de hábitat
<i>Agelaioides badius</i>	0	0,55 \pm 1,92	0,27 \pm 0,63	G
<i>Ammodramus humeralis</i>	1,00 \pm 0,87	0	0	H-A
<i>Asthenes baeri</i>	0,36 \pm 0,66	0,18 \pm 0,39	0,59 \pm 0,85	H-C
<i>Athene cunicularia</i>	0,18 \pm 0,50	0	0	H-A
<i>Camptostoma obsoletum</i>	0,14 \pm 0,35	0,18 \pm 0,39	0,32 \pm 0,48	H-C
<i>Caracara plancus</i>	0,09 \pm 0,29	0	0	H-A
<i>Campylorhamphus trochilirostris</i>	0	0	0,14 \pm 0,35	H-C
<i>Chunga burmeisteri</i>	0	0,05 \pm 0,21	0,23 \pm 0,43	H-C
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	0	0	0,05 \pm 0,21	H-C
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	0	0,45 \pm 0,80	0,36 \pm 0,58	H-C
<i>Coccyzus melacoryphus</i>	0	0,09 \pm 0,29	0,09 \pm 0,29	H-C
<i>Colaptes melanochloros</i>	0	0,05 \pm 0,21	0,45 \pm 0,67	H-C
<i>Columbina picui</i>	0	0,14 \pm 0,35	0,05 \pm 0,21	G
<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	0	0,23 \pm 0,43	0,95 \pm 0,79	H-C
<i>Crypturellus tataupa</i>	0	0,36 \pm 0,58	0,50 \pm 0,60	H-C
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	0	0	0,14 \pm 0,47	H-C
<i>Drymornis bridgesii</i>	0	0	0,32 \pm 0,57	H-C
<i>Dryocopus schulzii</i>	0	0	0,05 \pm 0,21	H-C
<i>Elanus leucurus</i>	0,05 \pm 0,21	0	0	H-A
<i>Elaenia parvirostris</i>	0	0,55 \pm 0,51	0,05 \pm 0,21	H-C
<i>Griseotyrannus aurantioatrocristatus</i>	0	0,23 \pm 0,43	0,05 \pm 0,21	H-C
<i>Embernagra platensis</i>	0,50 \pm 1,14	0	0	H-A
<i>Eudromia elegans</i>	0,18 \pm 0,39	0	0	H-A
<i>Euscarthmus meloryphus</i>	0	1,68 \pm 0,78	0,91 \pm 0,81	H-C
<i>Falco femoralis</i>	0,05 \pm 0,21	0	0	H-A
<i>Falco sparverius</i>	0,05 \pm 0,21	0	0	H-A
<i>Furnarius rufus</i>	0	0	0,45 \pm 0,86	H-A
<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	0,45 \pm 0,8	0,55 \pm 0,60	0	H-A
<i>Heliomaster furcifer</i>	0	0,09 \pm 0,29	0,09 \pm 0,29	H-C
<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	0	0,32 \pm 0,65	0,59 \pm 0,67	H-C
<i>Knipolegus striaticeps</i>	0	0	0,09 \pm 0,29	H-C
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	0	0,05 \pm 0,21	0,32 \pm 0,57	H-C
<i>Leptotila verreauxi</i>	0	0	0,41 \pm 0,67	H-C
<i>Milvago chimango</i>	0,09 \pm 0,29	0,05 \pm 0,21	0	H-A
<i>Myiodynastes maculatus</i>	0	0	0,09 \pm 0,43	H-C
<i>Myiopsitta monachus</i>	0	0	0,32 \pm 0,84	H-C
<i>Myiarchus swainsoni</i>	0	0	0,59 \pm 0,67	H-C
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	0	0	0,09 \pm 0,29	H-C

Apéndice 2. Continuación.

Especies	Sabana	Arbustal	Bosque	Afinidad de hábitat
<i>Nothoprocta cinerascens</i>	0,18 ± 0,50	0,18 ± 0,39	0,05 ± 0,21	H-C
<i>Nothura maculosa</i>	0,50 ± 0,67	0	0	H-A
<i>Nystalus maculatus</i>	0	0,09 ± 0,29	0,09 ± 0,43	H-C
<i>Ortalis canicollis</i>	0	0,05 ± 0,21	0,18 ± 0,59	H-C
<i>Patagioenas maculosa</i>	0	0	0,36 ± 0,49	H-A
<i>Patagioenas picazuro</i>	0	0	0,18 ± 0,39	G
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	0	0	0,14 ± 0,47	H-C
<i>Phacellodomus sibilatrix</i>	0	0	0,09 ± 0,43	H-C
<i>Picumnus cirratus</i>	0	0	0,18 ± 0,39	H-C
<i>Piranga flava</i>	0	0	0,18 ± 0,59	H-C
<i>Polioptila dumicola</i>	0	0,59 ± 0,73	1,59 ± 1,30	H-C
<i>Poospiza melanoleuca</i>	0	0,09 ± 0,43	0,27 ± 0,88	H-C
<i>Poospiza torquata</i>	0,45 ± 0,67	0,91 ± 0,92	0	H-A
<i>Pseudoseiura lophotes</i>	0	0	0,45 ± 0,86	H-C
<i>Rhinocrypta lanceolata</i>	0,14 ± 0,35	1,00 ± 0,69	0,91 ± 0,68	H-C
<i>Rhynchospiza strigiceps</i>	0	0,09 ± 0,43	0	H-C
<i>Saltator aurantiirostris</i>	0,14 ± 0,35	1,23 ± 0,92	0,95 ± 0,90	H-C
<i>Saltatricula multicolor</i>	0,95 ± 0,58	0,73 ± 1,08	0	H-C
<i>Setophaga pitaiayumi</i>	0	0	0,59 ± 0,80	H-C
<i>Serpophaga subcristata</i>	0	0	0,14 ± 0,47	H-C
<i>Sicalis flaveola</i>	0	0	0,09 ± 0,43	G
<i>Stigmatura budytoides</i>	0,27 ± 0,46	1,41 ± 0,96	0,91 ± 0,75	H-C
<i>Sturnella superciliaris</i>	0,23 ± 1,07	0	0	H-A
<i>Sublegatus modestus</i>	0	0,09 ± 0,43	0	H-C
<i>Suiriri suiriri</i>	0	0,14 ± 0,35	0,77 ± 0,61	H-C
<i>Synallaxis albescens</i>	1,05 ± 0,58	0,68 ± 0,65	0	G
<i>Tarphonomus certhioides</i>	0	0,05 ± 0,21	0,09 ± 0,29	H-C
<i>Tapera naevia</i>	0,05 ± 0,21	0,18 ± 0,39	0	H-C
<i>Thamnophilus caerulescens</i>	0	0,09 ± 0,43	0	H-C
<i>Troglodytes aedon</i>	0,18 ± 0,39	0,14 ± 0,47	0	H-C
<i>Turdus amaurochalinus</i>	0	1,05 ± 0,58	1,32 ± 0,65	H-C
<i>Tyrannus savana</i>	0,32 ± 0,65	0	0	H-A
<i>Vanellus chilensis</i>	0,09 ± 0,29	0	0	H-A
<i>Veniliornis mixtus</i>	0	0,05 ± 0,21	0	H-C
<i>Vireo olivaceus</i>	0	0,27 ± 0,46	1,36 ± 0,73	H-C
<i>Xiphocolaptes major</i>	0	0	0,09 ± 0,29	H-C
<i>Xolmis irupero</i>	0,14 ± 0,35	0	0	H-A
<i>Zenaida auriculata</i>	0	0,23 ± 0,43	0,18 ± 0,39	G
<i>Zonotrichia capensis</i>	0,14 ± 0,47	1,14 ± 0,99	1,00 ± 0,53	G

