

UNSE

Universidad Nacional
de Santiago del Estero

Evaluación de tres modelos de la Teoría de Metacomunidades

Un estudio de caso con las comunidades de aves de la
Sierra de Guasayán (Santiago del Estero, Argentina)

TESIS DOCTORAL

Oscar René Coria



Facultad de Ciencias Forestales

Santiago del Estero, Argentina
2014



UNIVERSIDAD NACIONAL DE SANTIAGO DEL ESTERO
Facultad de Ciencias Forestales



Evaluación de tres modelos de la Teoría de Metacomunidades

Un estudio de caso con las comunidades de aves de la
Sierra de Guasayán (Santiago del Estero, Argentina)

TESIS
PRESENTADA COMO REQUISITO PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS FORESTALES
Eje temático: Análisis y Gestión Ambiental

POR

Oscar René Coria

Lic. en Ecología y Conservación del Ambiente
Universidad Nacional de Santiago del Estero
2006

Director de tesis: **Dr. Ricardo M. Torres**

Codirector: **Dr. Publio A. Araujo**

Santiago del Estero, Argentina.
Año 2014

Cita sugerida:

Coria OR. 2014. Evaluación de tres modelos de la Teoría de Metacomunidades. Un estudio de caso con las comunidades de aves de la Sierra de Guasayán (Santiago del Estero, Argentina). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Santiago del Estero, Argentina. ISBN E-Book 978-987-1676-22-4. 95 p.

Universidad Nacional de Santiago del Estero

Facultad de Ciencias Forestales

Av. Belgrano (s) 1912
Ciudad Capital de Santiago de Estero
CP: 4200
Teléfono: 385 450-9550
Correo electrónico: info-fcf@unse.edu.ar
Página web: <http://fcf.unse.edu.ar/>
Santiago del Estero, Argentina.

Diseño y edición: Fabián Zubrinic.

Queda hecho el depósito que previene la Ley 11.723.
ISBN 978-987-1676-22-4

Coria, Oscar René

Evaluación de tres modelos de la teoría de metacomunidades : un estudio de caso con las comunidades de aves de la Sierra de Guasayán Santiago del Estero, Argentina. - 1a ed. - Santiago del Estero : Universidad Nacional de Santiago del Estero - UNSE. Facultad de Ciencias Forestales, 2014.

E-Book.

ISBN 978-987-1676-22-4

1. Aves. 2. Estudio de Casos. 3. Tesis Doctoral . I. Título

CDD 598

Fecha de catalogación: 02/12/2014



UNIVERSIDAD NACIONAL DE SANTIAGO DEL ESTERO
Facultad de Ciencias Forestales



Título:

Evaluación de tres modelos de la Teoría de Metacomunidades

Un estudio de caso con las comunidades de aves de la
Sierra de Guasayán (Santiago del Estero, Argentina)

Fecha de aceptación: febrero de 2014.

Fecha de la defensa de tesis: 9 de mayo de 2014

Director de tesis: **Dr. Ricardo M. Torres**

Codirector: **Dr. Publio A. Araujo**

Firma

Dr. Víctor H. Acosta
Decano
Facultad de Ciencias Forestales
UNSE

Firma

Dra. Ana María Giménez
Directora del Programa de Posgrado
Facultad de Ciencias Forestales
UNSE



UNIVERSIDAD NACIONAL DE SANTIAGO DEL ESTERO
Facultad de Ciencias Forestales



Título:

Evaluación de tres modelos de la Teoría de Metacomunidades.

Un estudio de caso con las comunidades de aves de la
Sierra de Guasayán (Santiago del Estero, Argentina)

Firma

Ricardo M. Torres
Lic. en Biología (UNC)
Dr. en Ciencias Biológicas (UNC)
Director de tesis

Firma

Publio A. Araujo
Ing. Forestal (UNSE)
Dr. en Ingeniero de Montes (UPM)
Codirector de tesis

Comité de tesis:

Firma

Pedro G. Blendinger
Lic. en Biología (UNT)
Dr. en Ciencias Biológicas (UNT)

Firma

Carlos E. Borghi
Lic. en Ciencias Biológicas (UNMdP)
Dr. en Ciencias Biológicas (UAM)

Jurado de tesis:

Firma

Pedro G. Blendinger
Lic. en Biología (UNT)
Dr. en Ciencias Biológicas (UNT)

Firma

Carlos E. Borghi
Lic. en Ciencias Biológicas (UNMdP)
Dr. en Ciencias Biológicas (UAM)

Firma

María E. L. Diodato
Ing. Forestal (UNSE)
Dra. en Ingeniero de Montes (UPM)

Lugar y fecha de defensa de tesis:
Santiago del Estero, 9 de mayo de 2014.

DEDICATORIA

La presente tesis se la dedico a mis padres
Nelva L. Luna y Mario R. Coria por el apoyo
incondicional que siempre tuvieron con mi
formación académica.

AGRADECIMIENTOS

La realización de esta Tesis Doctoral fue posible gracias al apoyo de muchas personas e Instituciones. Mi más sincero y especial agradecimiento:

- Al Director de la Tesis Dr. **Ricardo Torres**, por llegar en el momento justo en mi vida académica, y orientarme en lo que fue el gran desafío de hacer este trabajo.
- Al Codirector de la Tesis Dr. **Publio Araujo**, y a mi colega Ing. **Marta Iturre**, por el apoyo incondicional en la parte operativa de los muestreos.
- A la **Dirección de Ciencia y Técnica** de la Universidad Nacional de Santiago del Estero, por otorgarme la beca para realizar el posgrado.
- Al **Posgrado de la Facultad de Ciencias Forestales** de la Universidad Nacional de Santiago del Estero, en especial la Directora Dra. **Ana María Giménez** por su apoyo y aliento constante.
- A los asesores de la Tesis, Dr. **Pedro Blendinger**, Dr. **Carlos Borghi** y Dra. **Liliana Diodato**, por sus recomendaciones que permitieron mejorar notablemente la calidad del trabajo.
- A la **familia Veliz** por brindarme su hospitalidad durante el trabajo de campo, y por considerarme como uno más de su familia.
- Un agradecimiento especial a las personas que colaboraron durante la toma de datos: **Martín Acuña**, **Antonio Acuña**, **Santiago Navarro** y **Soledad More**.
- Al Dr. **Raúl Zerda** por su ayuda con la obtención de las métricas del paisaje.
- Al Ing. **Lucas Roic** por su colaboración con la identificación de las plantas herborizadas. También a los botánicos **Manuel Palacio**, **Pablo Demaio**, **Omar Varela** y **Enrique Roger**.
- Al Biólogo **Javier Heredia** por su ayuda en la identificación de algunas especies de aves mediante los registros de cantos con grabación.

Muchas gracias a todos, esta tesis también es parte de ustedes.

ÍNDICE GENERAL

Capítulo	Página
1 INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 La diversidad beta.....	2
1.2 Los modelos de metacomunidades.....	4
1.3 El efecto local en el contexto de metacomunidades.....	6
1.4 Propuesta de análisis para el estudio empírico de metacomunidades.....	7
1.4.1 Modalidad metacomunidad completa de aves.....	9
1.4.2 Modalidad especies de aves más afines a cada ambiente.....	11
1.5 Hipótesis y predicciones.....	12
1.6 Objetivos.....	15
2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	17
2.1 Área de estudio.....	17
2.2 Muestreo de aves.....	20
2.3 Muestreo de vegetación.....	22
2.4 Criterios de selección para las especies de aves más afines a cada ambiente.....	26
2.5 Categorías de abundancias.....	28
2.6 Análisis de datos.....	29
2.6.1 Métricas del paisaje.....	29
2.6.2 Ordenamiento, diversidad beta y heterogeneidad ambiental.....	33
2.6.3 Análisis de correlación de las aves con los factores locales.....	37
3 RESULTADOS.....	41
3.1 Riqueza de aves.....	41
3.2 Mecanismos principales.....	42
3.2.1 Factores locales determinantes.....	46

3.3	Mecanismos internos.....	50
3.3.1	Diversidad beta.....	50
3.3.2	Correlaciones de las aves con los factores locales.....	52
4	DISCUSIÓN	61
4.1	Mecanismos principales.....	61
4.1.1	Los factores locales determinantes.....	64
	<i>Laderas Húmedas</i>	64
	<i>Laderas Secas</i>	66
	<i>Piedemonte</i>	67
4.2	Mecanismos internos.....	68
4.3	Perspectivas futuras.....	70
5	CONCLUSIÓN	72
6	BIBLIOGRAFÍA	74
7	ANEXOS	84

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla		Página
1	Especies de aves más afines a cada ambiente en la época reproductiva.	27
2	Especies de aves más afines a cada ambiente en la época no reproductiva.	28
3	Métricas del paisaje utilizadas.	31
4	Combinaciones de la relación entre la diversidad beta y el grado de heterogeneidad ambiental.	35
5	Números de las variables predictoras originales, predictoras definitivas y dependientes, para todas las combinaciones de ambientes.	39
6	Riqueza específica de aves.	41
7	Resumen DCA de la Metacomunidad completa de aves. Época reproductiva.	43
8	Resumen DCA de la Metacomunidad completa de aves. Época no reproductiva.	43
9	Índice de Disimilitud de Jaccard para ambas épocas y combinaciones de ambientes.	43
10	Total de especies de aves “multi-hábitat” y más afines a cada ambiente, y sus Longitudes de Gradientes para ambas épocas considerando los tres ambientes.	43
11	Resumen DCA de las variables ambientales. LS-LH-P. Época reproductiva.	45
12	Resumen DCA de las variables ambientales. LS-LH-P. Época no reproductiva.	45
13	Longitudes de Gradientes para ambas épocas y combinaciones de ambientes de acuerdo con las variables ambientales.	45
14	Resumen RDA para la época reproductiva. Metacomunidad completa de aves.	47
15	Variables de composición de la flora con valores más altos de correlación con los <i>proxy</i> E1 y E2, superiores a 0,6 e inferiores a -0,6. Válido para ambas épocas. Metacomunidad completa de aves.	48
16	Variables de estructura de la vegetación con valores más altos de correlación con los <i>proxy</i> E1 y E2, superiores a 0,6 e inferiores a -0,6. Época reproductiva. Metacomunidad completa de aves.	48
17	Resumen RDA para la época no reproductiva. Metacomunidad completa de aves.	49

18	Variables de estructura de la vegetación con valores más altos de correlación con los proxy E1 y E2, superiores a 0,6 e inferiores a -0,6. Época no reproductiva. Metacomunidad completa de aves.	49
19	Longitudes de Gradientes DCA para ambas épocas y combinaciones de ambientes.	52
20	Resumen DCCA para la época reproductiva. LS-LH.	53
21	Variables de composición y estructura de la vegetación con valores más altos de correlación con el proxy E2, superiores a 0,6 e inferiores a -0,6. Época reproductiva. Laderas Secas-Laderas Húmedas.	54
22	Resumen DCCA para la época reproductiva. LH-P.	55
23	Variables de composición y estructura de la flora con valores más altos de correlación con el proxy E1, superiores a 0,6 e inferiores a -0,6. Válido para ambas épocas. Laderas Húmedas-Piedemonte.	56
24	Resumen de DCCA para la época no reproductiva. LS-LH.	56
25	Variables de composición y estructura de la vegetación con valores más altos de correlación con el proxy E1, superiores a 0,6 e inferiores a -0,6. Época no reproductiva. Laderas Secas-Laderas Húmedas.	58
26	Resumen DCCA para la época no reproductiva. LH-P.	59

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Ladera Húmeda de la quebrada "El Ojito" (ambiente de la vertiente oriental de la sierra).	19
2	Ladera Seca (ambiente de la vertiente occidental de la sierra).	19
3	Ambiente del piedemonte.	20
4	Diseño de muestreo.	21
5	Medición de ángulo con un Blume-Leiss para determinación de altura de árboles.	24
6	Vista parcial de una copa de árbol con tres unidades discretas de epífitas (círculos rojos).	25
7	Pasos generales realizados para la obtención de las métricas del paisaje.	32

8	Imágenes fotográficas de algunas de las clases digitalizadas con Arc View 3.2.	33
9	Clasificación de la diversidad beta y la heterogeneidad ambiental de acuerdo al estadístico LG.	35
10	Vista parcial de la tabla que contiene los valores "Sample scores" en el "archivo .SOL" del programa Canoco 4.56.	39
11	Vista parcial de una matriz definitiva de las variables predictoras.	40
12	Diagramas de ordenamientos DCA de los puntos de muestreos con todas las especies de aves de los tres ambientes y para ambas épocas.	42
13	Diagramas de ordenamientos DCA de los puntos de muestreos con todas las variables ambientales de los tres ambientes y para ambas épocas	44
14	Relación entre la diversidad β de la metacomunidad completa de aves y el grado de heterogeneidad ambiental.	46
15	Análisis RDA de la metacomunidad completa de aves. Gráfico entre puntos de muestreo de los tres ambientes y las variables ambientales significativas. Época reproductiva.	47
16	Análisis RDA de la metacomunidad completa de aves. Gráfico entre puntos de muestreo de los tres ambientes y las variables ambientales significativas. Época no reproductiva.	49
17	Representación gráfica de los valores de disimilitud de Jaccard para las categorías de abundancias de las especies de aves.	51
18	Análisis DCCA para la época reproductiva. Laderas Secas (naranja) y Laderas Húmedas (verde).	53
19	Análisis DCCA para la época reproductiva. Dinámica de las especies más afines de los ambientes Laderas Húmedas (verde) y Piedemonte (amarillo).	55
20	Análisis DCCA para la época no reproductiva. Dinámica de las especies más afines de los ambientes Laderas Secas (naranja) y Laderas Húmedas (verde).	57
21	Análisis DCCA para la época no reproductiva. Dinámica de las especies más afines de los ambientes Laderas Húmedas (verde) y Piedemonte (amarillo).	58
22	Especies con abundancias altas que dispersaron individuos hacia otro ambiente.	60

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo		Página
1	Todas las especies de plantas registradas y las correspondientes abreviaturas de los nombres científicos.	84
2	Todas las variables de estructura de vegetación y las correspondientes abreviaturas de los nombres. También la variable altitud.	84
3	Métricas del paisaje.	85
4	Todas las variables de las métricas de paisaje y las correspondientes abreviaturas de los nombres.	86
5	Resúmenes DCA para las especies de aves “multi-hábitat” y las más fines a cada ambiente para ambas épocas.	87
6	Resúmenes DCA de las variables ambientales para ambas épocas de las combinaciones LS-LH, LH-P y LS-P.	87
7	Todas las variables predictoras originales y sus correspondientes ambientes.	88
8 a 20	Valores de correlación entre las variables de composición y estructura de la vegetación con las variables proxy E1 y E2, para ambas épocas y todas las combinaciones de ambientes abordadas.	89
21	Imagen de un nido con pichones de la especie <i>Stigmatura budytoidea</i> . Foto tomada en enero de 2011 en ambiente de Ladera Seca.	95

DECLARACIÓN

"Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original, producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no ha sido presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución".

Oscar René Coria

ABREVIATURAS

Abreviaturas que fueron utilizadas con mayor frecuencia en el texto:

OE: Ordenamiento de Especies.

EM: Efecto de Masa.

MN: Modelo Neutral.

LS: Laderas Secas.

LH: Laderas Húmedas.

P: Piedemonte Oriental.

**Evaluación de tres modelos de la Teoría de Metacomunidades.
Un estudio de caso con las comunidades de aves de la Sierra de Guasayán
(Santiago del Estero, Argentina)**

RESUMEN

Una de las preocupaciones en el campo de la ecología es poder explicar la importancia relativa de los mecanismos que ocurren a escala local y regional, los cuales son determinantes de la estructura de las comunidades locales. La combinación de estos mecanismos es contemplado por la Teoría de Metacomunidades, que se define como un conjunto de comunidades locales que están vinculadas por la dispersión de múltiples especies que interactúan potencialmente. Contempla 4 marcos conceptuales: "Ordenamiento de Especies", "Efecto de Masa", "Dinámica de Parches" y "Modelo Neutral". Mientras que el primero destaca la importancia que tienen las características del hábitat sobre las especies (efecto local) como principal causa de la distribución espacial de los organismos, el resto de los modelos vinculan sus explicaciones a las limitaciones de la dispersión y la competencia. En el contexto de las Ciencias Forestales y la conservación de la biodiversidad de vertebrados, es importante para el manejo comprender el rol de los ambientes de bosques en los modelos de metacomunidades y las respuestas asociadas de los diferentes grupos de fauna.

El objetivo de este estudio fue evaluar si la estructura de la metacomunidad de aves de la Sierra de Guasayán estuvo determinada por mecanismos correspondientes a los modelos de "Ordenamiento de Especies", "Efecto de Masa" y "Neutral". Se hicieron aportes de cómo abordar el estudio de estos modelos con organismos de dispersión activa (aves), cuando no se dispone de la componente espacial y/o conectividad para el análisis, y los ambientes están próximos y conectados. Para ello, se propusieron dos novedosas modalidades de análisis: metacomunidad completa de aves (mecanismos principales), y especies de aves más afines a cada ambiente (mecanismos internos). Las variables predictoras utilizadas estuvieron vinculadas a la composición y estructura de la vegetación, composición y configuración espacial del hábitat, y a la altitud. Los análisis de datos llevados a cabo para evaluar las predicciones fueron el "Análisis de Correspondencia sin Tendencias", el "Análisis de Gradientes Directos" y la aplicación del "Índice de Disimilitud de Jaccard".

Tanto en la época reproductiva como no reproductiva de las aves, se determinó con la modalidad metacomunidad completa, que la diversidad beta de las especies de aves tuvo una respuesta moderada para una heterogeneidad ambiental baja, lo que sugiere que los efectos de los factores locales del modelo “Ordenamiento de Especies” (OE) prevalecieron sobre los mecanismos de dispersión establecidos por los modelos “Efecto de Masa” (EM) y “Neutral”. Entonces, los mecanismos principales se correspondieron con OE, y por lo tanto fue el modelo dominante de la metacomunidad. Con respecto a los mecanismos internos, el análisis con la modalidad especies de aves más afines a cada ambiente, mostró para ambas épocas una combinación actuante de los modelos OE y EM, con intensidad baja para EM y alta para OE. El “Efecto de Masa” de intensidad baja detectado, estuvo regulado por el grado de contraste ambiental y por el comportamiento etológico reproductivo de las especies.

En síntesis, la estructura de la metacomunidad de aves de la Sierra de Guasayán estuvo determinada en ambas épocas por la combinación de los modelos “Ordenamiento de Especies” y “Efecto de Masa”, evidenciándose una correspondencia entre los mecanismos principales e internos. Esta Tesis constituye un avance para el estudio empírico de la Teoría de Metacomunidades en sistemas naturales poco abordados, y a su vez para la comprensión de cómo más de un modelo puede actuar en una misma metacomunidad.

Palabras Clave: Metacomunidad, Aves, Bosque, Ordenamiento de Especies, Efecto de Masa, Sierra de Guasayán.

Evaluating three models of the Theory of Metacommunities in the bird communities of Sierra de Guasayan (Santiago del Estero, Argentina): a case study

ASBTRACT

One of the main concerns in ecology is that of being able to explain the relative importance of the mechanisms occurring at local and regional level that determine the structure of local communities. The combination of these mechanisms is addressed by the Theory of Metacommunities defined as a set of local communities linked one to another by the dispersion of the multiple species interacting potentially. It embraces four conceptual frameworks: "Species Sorting", "Mass Effect", "Patch Dynamics" and "Neutral Model". While the former highlights the importance that habitat characteristics have on species (local effect) as the main cause of the spatial distribution of organisms, the rest of the models connect their explanations to dispersion and competition limitations. Within the context of the Forest Sciences and the vertebrate biodiversity conservation it is important that the role of these forest environments in the metacommunities models and the responses associated to the various groups of fauna for management is understood.

The aim of this study was to assess whether the structure of the Sierra de Guasayán bird metacommunity was determined by mechanisms related to the "Species Sorting", "Mass Effect" and "Neutral" models. Contributions as to how to tackle the study of these models that include active dispersion organisms (birds) when the spatial and/or connectivity components are not available, environments are close and connected to each other were made. Thus two novel modes of analysis were proposed: the entire bird metacommunity (main mechanisms), and that of the birds species better attuned to each environment (internal mechanisms). Variables related to plant composition and structure, habitat composition, spatial configuration, and altitude were used as predictors. In turn, the "Detrended Correspondence Analysis", the "Direct Gradient Analysis" as well as the application of the "Jaccard's Dissimilitude Index" were used to evaluate the data obtained.

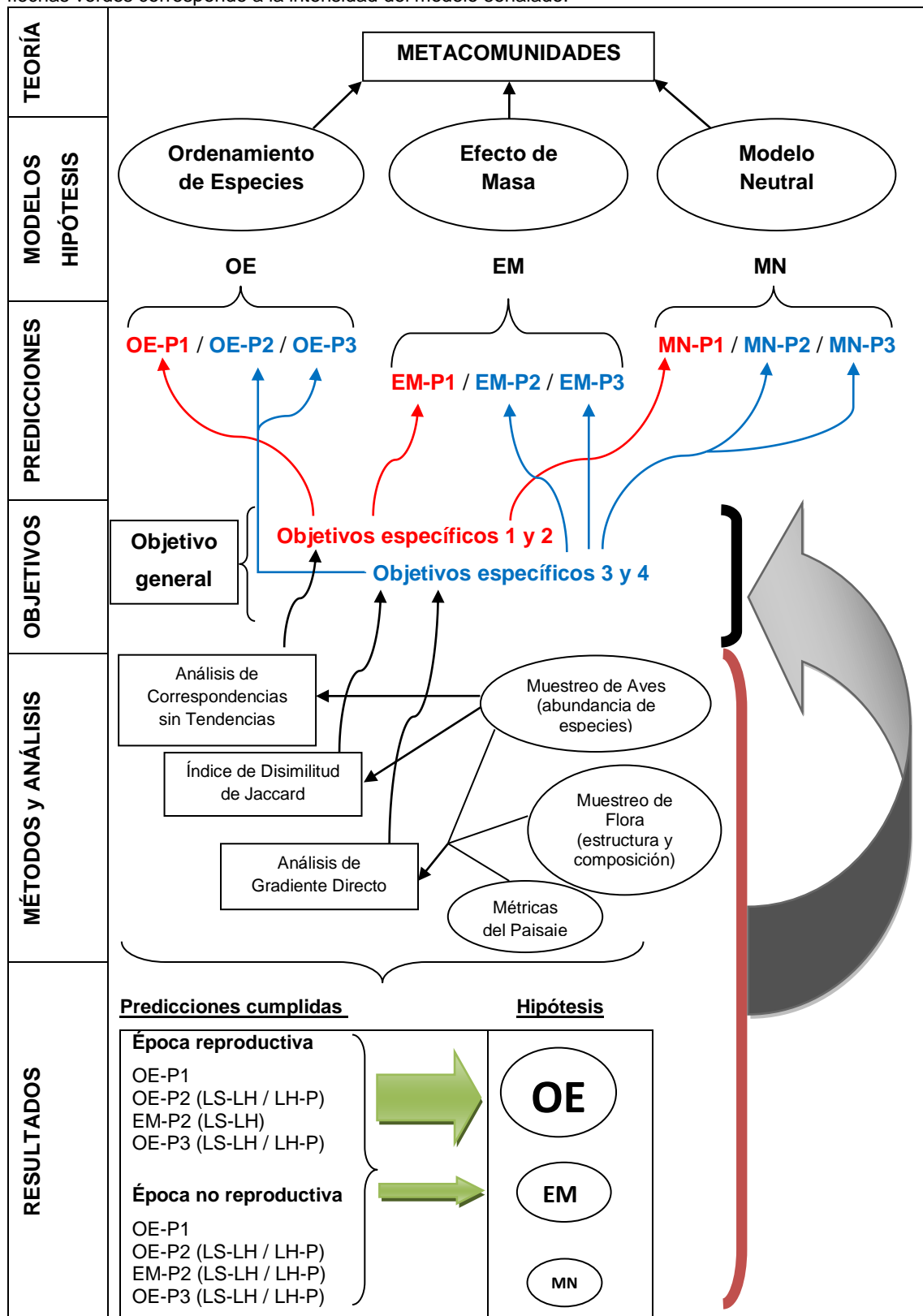
Using the entire bird metacommunity mode in both the reproductive and non-reproductive birds season it was determined that the bird beta diversity had a moderate response to a low environmental heterogeneity which suggests that the effects of local factors of the "Species Sorting" (SS) model prevailed over the dispersion mechanisms of the "Mass Effect" (ME) and "Neutral" models. As the main mechanisms corresponded to SS, this was the metacommunity dominant model. The mode of the bird species better

attuned to each environment corresponding to internal mechanisms showed a combination of the OE and EM models for both seasons with a low intensity for EM and a high one for OE. The low intensity “Mass Effect” detected was regulated by the degree of environmental contrast and the ethological reproductive behavior of the species.

All in all the structure of the Sierra de Guasayán bird metacommunity was determined by the combination of the “Species Sorting” and “Mass Effect” models in both seasons making apparent a correspondence between the main and internal mechanisms. This Thesis is a step taken towards the empirical study of the Theory of Metacommunities in scanty addressed natural systems, and for the understanding of how more than one model can operate on a same metacommunity.

Key words: Metacommunity, Birds, Species Sorting, Mass Effect, Sierra de Guasayán.

Diagrama conceptual síntesis de la Tesis. P1: predicciones de los mecanismos principales (modalidad metacomunidad completa). P2 y P3: predicciones de los mecanismos internos (modalidad especies más afines a cada ambiente). LS: Laderas Secas, LH: Laderas Húmedas y P: Piedemonte. El grosor de las flechas verdes corresponde a la intensidad del modelo señalado.



1. INTRODUCCIÓN

Una de las preocupaciones en el campo de la ecología es poder explicar la importancia relativa de los mecanismos que ocurren a escala local y regional, que son determinantes de las estructuras de las comunidades locales (Ricklefs, 1987; Ricklefs y Schluter, 1993). Tradicionalmente la ecología se reducía a comprender los factores que operan a escala local, como las interacciones entre las especies, o las características de los hábitats que limitan la presencia o abundancia de los organismos; un ejemplo es el estudio de Clements (1936) sobre clímax. Investigaciones posteriores abordaron, por separado, procesos que ocurren a una escala mayor, por ejemplo el trabajo de MacArthur y Wilson (1967) sobre la Teoría de Biogeografía de Islas. Posteriormente, estudios como el de Wilson (1992) comenzaron a integrar los mecanismos que actúan a escalas local y regional mediante la **Teoría de Metacomunidades**, estableciendo que la dinámica local de las comunidades está también influenciada por fenómenos que pueden actuar a escala regional (Leibold *et al.*, 2004). Se define a una **metacomunidad** como un conjunto de comunidades locales que están vinculadas por la dispersión de múltiples especies que interactúan potencialmente (Gilpin y Hanski, 1991; Wilson, 1992). Trabajos recientes han sugerido que la Teoría de Metacomunidades puede ser categorizada en cuatro marcos conceptuales: “**Ordenamiento de Especies**”, “**Efecto de Masa**”, “**Dinámica de Parches**” y “**Modelo Neutral**” (Leibold *et al.*, 2004; Holyoak *et al.*, 2005). Mientras que el primero destaca la importancia que tienen las características del hábitat sobre las especies (efecto local) como principal causa para explicar la distribución espacial de los organismos, el resto de los modelos vinculan sus explicaciones a las limitaciones de la dispersión y la competencia.

Diversas teorías son utilizadas para la gestión de paisajes, ya sea de ambientes naturales o antropizados, con fines productivos, conservacionistas, o combinados. La Teoría de Metacomunidades presenta una integración de procesos a diferentes escalas que contribuyen a la comprensión de los determinantes de la distribución de los organismos en el espacio (Leibold *et al.*, 2004), conocimiento que es muy importante para la toma de decisiones. En el contexto de las Ciencias Forestales y la conservación de la biodiversidad de vertebrados, es importante comprender el rol de los ambientes de bosques en los modelos de metacomunidades y las respuestas asociadas de los diferentes grupos de fauna. Con la presente tesis se hicieron aportes de cómo abordar el estudio de tres modelos de metacomunidades con organismos de dispersión activa (aves), cuando no se dispone de la componente espacial y/o conectividad para el análisis, y los ambientes están próximos y conectados. Estos tipos de organismos, así como esta configuración espacial de ambientes son frecuentes en la naturaleza, y fueron muy poco abordados por los estudios empíricos típicos observacionales. De este modo, la comunidad científica demanda una ampliación del espectro de hábitats y organismos considerados (Logue *et al.*, 2011). Los modelos presentan predicciones vinculadas a la diversidad alfa, beta y gamma (Chase *et al.*, 2005). En el presente estudio, por el tipo de diseño, sólo se abordó la componente diversidad beta, y se propusieron predicciones de correlación.

1.1 La diversidad beta

La distribución de las especies en el espacio que predicen los modelos de metacomunidades puede ser evaluada con la diversidad beta (β). Los aportes iniciales sobre este concepto y de cómo cuantificarla provienen de los trabajos de Whittaker (1956, 1960 y 1977) y MacArthur (1965). Whittaker (1960) distinguió 3 niveles de la diversidad de especies en las comunidades naturales:

- **Diversidad alfa (α)**. La riqueza en especies de un sitio o comunidad particular.
- **Diversidad beta (β)**. La magnitud de cambio en la composición de las comunidades o el grado de diferenciación entre comunidades, en relación con un gradiente ambiental complejo o a patrones ambientales.
- **Diversidad gamma (γ)**. La diversidad de especies de un número de muestras o de comunidades para algún grupo de ambientes, los cuales están de tal forma

combinados que el valor de diversidad gamma es el resultado tanto de las diversidades α como de la diversidad β de esas muestras.

Whittaker (1956, 1960) propuso 2 conceptos relacionados con la diversidad β que hasta la actualidad continúan vigentes: el decaimiento de la similitud con la distancia (*distance decay in similarity*) y el recambio de especies (*species turnover*). Después Whittaker (1977) utilizó por primera vez el término de paisaje, y definió a la diversidad β como “la magnitud de cambio en la composición de las especies a lo largo de un gradiente ambiental o entre diferentes comunidades en un paisaje”. Hasta ese momento sus propuestas para medirla fueron: 1) la fórmula $\beta=(\gamma)/(\alpha \text{ promedio})$, 2) el porcentaje de similitud entre pares de muestras y 3) las unidades de cambio medio de la similitud con la distancia. Desde entonces se fueron desarrollando distintas aproximaciones para abordar el estudio de la diversidad β , etapa en la cual se propusieron diversas medidas de β y a donde se evidencia lo confuso del concepto (Calderón-Patrón *et al.*, 2012). Tanto fue así que una de las revisiones más completas realizadas por Koleff *et al.* (2003a) sobre las medidas para datos de presencia-ausencia entre pares de sitios, indicaron que la mayoría de los estudios sólo utilizaron 1 índice de diversidad y que las medidas de diversidad β menos usadas fueron las de ganancia y pérdida (recambio de especies). Del análisis que realizaron para 24 índices mostraron la redundancia de los mismos, lo que evidenció la confusión en el uso de las medidas, remarcando que la conceptualización de la diversidad β había sido insuficiente y que era necesario un trabajo más exhaustivo para evitar la proliferación de medidas similares.

Las discusiones recientes (Vellend, 2001; Koleff *et al.*, 2003a, 2003b; Legendre *et al.*, 2005; Jost, 2006, 2007; Jurasinski *et al.*, 2009; Moreno y Rodríguez, 2010, 2011; Tuomisto, 2010a, 2010b, 2010c, 2011; Anderson *et al.*, 2011) sobre la diversidad β permitieron que sea analizada a fondo, registrándose componentes que no habían sido reflexionados con anterioridad, dando lugar a un marco de trabajo renovado y fresco con un enorme potencial de aplicación en ecología, biogeografía y biología de la conservación (Calderón-Patrón *et al.*, 2012). Entre estas novedades se destacaron los análisis de patrones espaciales de la diversidad β y de los factores que pueden determinar sus causas, la predicción de especies compartidas entre 2 comunidades de Chao *et al.* (2005), la partición de la diversidad β en sus componentes de recambio y anidamiento de Baselga (2010a), así como la partición aditiva y multiplicativa de la diversidad γ y el concepto de la diversidad verdadera de Jost (2006, 2007). También las revisiones

conceptuales más importantes propuestas por Jurasinski *et al.* (2009), Tuomisto (2010a, b y c) y Anderson *et al.* (2011). Dada la amplia variedad de conceptos y fenómenos biológicos que han sido estudiados bajo el término “diversidad beta”, cada uno analizado con métodos particulares, resulta muy complicado intentar obtener generalizaciones sobre el tema (Calderón-Patrón *et al.*, 2012). Por este motivo en el presente trabajo se abordó el análisis de la diversidad β de acuerdo con el trabajo de Anderson *et al.* (2011), porque ellos hicieron una revisión de los conceptos más importantes de la diversidad β , así como de los diseños de muestreo necesarios para estudiarla, dependiendo de la pregunta a contestar y de los datos e información disponibles, y por lo tanto, se tuvo mayor claridad para elegir el método más apropiado para evaluar la diversidad beta.

1.2 Los modelos de metacomunidades

La perspectiva del modelo de “**Ordenamiento de Especies**” (OE) asume que hay heterogeneidad ambiental. Establece que los factores locales son los que determinan el ordenamiento de las especies en el espacio, persistiendo en cada ambiente solamente las especies tolerantes (o de mayor fitness). Las especies son capaces de llegar a cualquier tipo de hábitat (dispersión no localizada) y percibir la heterogeneidad ambiental en toda la metacomunidad (Chase *et al.*, 2005), pero los factores locales terminan ordenando las especies en los hábitats.

El modelo de “**Efecto de Masa**” (EM) considera la existencia de heterogeneidad ambiental, y que la estructura y dinámica de las comunidades están fuertemente influenciadas por la tasa de dispersión de las especies entre los ambientes (Leibold *et al.*, 2004), e influye en la diversidad local y regional (Chase *et al.*, 2005). Específicamente este modelo asume que la dispersión sucede más rápido que los mecanismos locales, por lo tanto la exclusión de individuos de una comunidad es continuamente reemplazada por nuevos individuos que provienen de otras comunidades en las que son **competidores superiores muy productivos** (Leibold y Gades, 2005). De esta manera, una comunidad local mantiene poblaciones que se extinguirían sin inmigración. Este efecto requiere que los diferentes tipos de ambientes estén lo suficientemente conectados y/o muy próximos, para que la dispersión de especies esté facilitada. Por lo tanto, este modelo considera como determinantes tanto el efecto local, así como la dispersión de especies desde el ambiente en que son competidoras superiores hacia otro

ambiente a donde son competidoras inferiores (Cottenie, 2005). Algunas de las predicciones específicas de este modelo son: (1) la diversidad α aumenta con el incremento de la dispersión entre ambientes, porque especies pueden persistir en hábitats a donde no son favorecidas, debido al efecto del tamaño de las poblaciones, (2) la diversidad β disminuye a medida que los ambientes están más juntos y/o conectados debido al incremento de la tasa de dispersión. Entonces, las especies que son mejores colonizadoras pero pobres competidoras son favorecidas, sin importar la variación de las condiciones ambientales locales, siempre y cuando cada especie conserve un hábitat de origen.

El modelo de “**Dinámica de Parche**” considera que las extinciones estocásticas en las comunidades locales pueden detener la llegada al punto final esperado del proceso de ensamblaje (Leibold y Gades, 2005). Por lo tanto, las comunidades locales serían insaturadas y estarían abiertas a la invasión de otras especies de la metacomunidad (Granado, 2007). El modelo asume que hay múltiples parches de hábitats idénticos que presentan un equilibrio entre la dispersión y la competencia local, donde las especies que son mejores competidoras son colonizadoras pobres, y viceversa (Logue *et al.*, 2011). De esta manera, las especies competidoras inferiores (las que se extinguirían en las comunidades locales y en la metacomunidad acorde con la perspectiva del ordenamiento de especies) pueden existir en comunidades locales, aún si se extinguen en prácticamente todas ellas, si tienen una tasa de dispersión más alta que sus competidoras superiores (Levins y Culver, 1971; Hastings, 1980). Este paradigma tiende a ocurrir con mayor probabilidad cuando las tasas de dispersión son lentas comparadas con las tasas de extinción estocástica que este modelo asume (Leibold y Gades, 2005). Este marco conceptual no fue abordado en este estudio por ausencia de hábitats idénticos en el diseño.

A diferencia de los 3 modelos anteriores, el paradigma “**Neutral**” (**MN**) en vez de asumir que hay numerosas (o aún infinitas) maneras en que las especies puedan diferir entre ellas, asume que las especies son equivalentes en todos los aspectos ecológicamente relevantes (Hubbell, 2001). Esto incluye las habilidades para interactuar con el ambiente a escala local (y, donde existe heterogeneidad ambiental, a escala regional), y también la habilidad de dispersión a través de la metacomunidad. Entonces lo que determina la dinámica es impulsada por procesos de deriva estocásticos y no por el ordenamiento ecológico (Leibold y Gades, 2005). Hubbell (2001) ha investigado cómo

este fenómeno puede depender de las tasas de dispersión; el modelo asume que la dispersión es limitada. Por lo tanto, en este paradigma la dispersión es tan alta en ambientes próximos y/o conectados, que anula completamente la dinámica del modelo de “Ordenamiento de Especies” (Cottenie, 2005). Quizás el valor de este marco conceptual reside más en proveer un modelo para comparar comunidades reales con lo que se esperaría si las especies de verdad fueran neutrales (Alcocer, 2004).

1.3 El efecto local en el contexto de metacomunidades

El término “**efecto local**” en el contexto de los modelos de metacomunidades, hace referencia a la importancia que tienen sobre las especies de una comunidad los factores que operan a escala local, como las interacciones entre las especies, o las características del hábitat. Esto está íntimamente vinculado al concepto de “**nicho ecológico**”, que es la base central del estudio de las interacciones entre los sistemas biológicos con su entorno (Leibold y Gades, 2005). En sus comienzos la ecología se reducía a comprender estos factores, que luego fueron adoptados como uno de los componentes dentro de los modelos de metacomunidades, siendo el otro componente de importancia las interacciones entre las comunidades mediante la dispersión de especies. Por lo tanto, las explicaciones que proponen los diferentes modelos de cómo se estructuran las comunidades, están en función del grado de importancia de estos dos componentes. En síntesis, el paradigma “Ordenamiento de Especies” se trata de una idealización útil sobre cómo pueden estructurarse las metacomunidades relacionándose íntimamente con el concepto de nicho, en cambio, los otros tres paradigmas (Leibold *et al.*, 2004) pueden ser descritos como derivados de la perspectiva de OE en los que la relación con el concepto de nicho no es tan directa. En el contexto de estos modelos, Leibold y Gades (2005) han propuesto el concepto de “**nicho sintético**”, que lo definen como la relación entre una población de organismos y su ambiente (Leibold, 1995, 1998; Chase y Leibold, 2003), donde las interacciones pueden operar en ambas direcciones: del ambiente al organismo y viceversa. De este modo, el ambiente afecta la aptitud esperada de un organismo (como en la definición de Hutchinson (1957)), pero a la vez responde a las actividades de los organismos (como lo propuesto por Elton (1927)). Leibold y Gades (2005) propusieron separar el concepto de nicho sintético en los componentes respuesta e impacto respectivamente, y demostrar que influyen sobre varios aspectos de la ecología evolutiva, de poblaciones, de comunidades y de ecosistemas de manera muy distinta.

Para este trabajo se abordó como “efecto local” el componente respuesta de las especies a las características del hábitat. Estudios demostraron que variables vinculadas a la composición y estructura de la vegetación, composición y configuración espacial del hábitat (p.ej. grado de heterogeneidad local) y la altitud pueden influir en la composición y diversidad de las comunidades de aves (Terborgh, 1971; Wilson, 1974; Kathleen y Franzreb, 1978; Potti, 1986; Tellería *et al.*, 1992; Ruiz *et al.*, 1997; Hinsley y Bellamy, 2000; Jobin *et al.*, 2001; Benton *et al.*, 2003; Turner, 2005; Bojorges-Baños y López-Mata, 2006; Martínez y Rechberger, 2007; Zaccagnini *et al.*, 2007; Miranda *et al.*, 2010). Por lo tanto, estas características de hábitat fueron contempladas como factores locales en este estudio.

1.4 Propuesta de análisis para el estudio empírico de metacomunidades

En la presente tesis se evaluaron los marcos conceptuales de “Ordenamiento de Especies”, “Efecto de Masa” y “Modelo Neutral” de la Teoría de Metacomunidades, tomando como caso de estudio las comunidades de aves de la Sierra de Guasayán. En esta sierra existen cuatro tipos de ambientes que se diferencian en la vegetación, grado de heterogeneidad local y factores abióticos, con la siguiente secuencia en el espacio de oeste a este: Piedemonte Occidental - Laderas Secas - Laderas Húmedas - Piedemonte Oriental. La elevación de la sierra incide en la libre circulación de las masas de aire, generando caracteres mesoclimáticos de montaña y de bosque (Roic y Villaverde, 1987). En las laderas la humedad es determinante de la presencia o ausencia de las especies de plantas, sin que la altura influya en forma significativa. Esto establece la presencia de elementos de vegetación de Yungas y de Chaco Serrano en las Laderas Húmedas (LH) (vertiente oriental) que es el ambiente más homogéneo, con pendientes pronunciadas, y una estructura vertical de vegetación más compleja que el resto. En cambio las Laderas Secas (LS) (vertiente occidental) tienen pendientes muy suaves, marcados rasgos de aridez y espesura defectiva, apareciendo con mayor frecuencia especies típicas del Chaco Semiárido (Giménez y Abrahan, 1987). Se destaca en LS del área de estudio la total ausencia de *Anadenanthera colubrina var. cebil* y la menor abundancia de *Schinopsis marginata*, especies de árboles que son abundantes en LH. También se destaca la presencia de pastizales que se combinan con fachinales y árboles de buen porte más dispersos en el espacio que en LH. Por lo tanto, de las dos vertientes, la occidental es la que tiene más afinidad al Chaco Semiárido. Por su parte, los

pedemontes son de mayores superficies, y a diferencia de las laderas orientales presentan un bosque típico del Chaco Semiárido (Araujo y Acosta, 2008; Aparicio *et al.*, 2008). No se consideró al Piedemonte Occidental, porque de acuerdo al diseño que se necesitó para abordar la propuesta de esta tesis, fue estratégico aprovechar que las Laderas Húmedas se ubiquen entre dos ambientes con características diferentes, lo cual permitió analizar los modelos de metacomunidades con las dos modalidades que se explican a continuación. Por lo tanto, no haber considerado al Piedemonte Occidental no tuvo ningún tipo de implicancia con el propósito de esta tesis.

Los estudios empíricos típicos observacionales de los modelos de metacomunidades utilizan diseños de distancia y/o conectividad (Chase *et al.*, 2005; Driscoll y Lindenmayer, 2009; Logue *et al.*, 2011; Corbelli, 2011). Asumen que entre los ambientes más próximos y/o conectados los mecanismos de dispersión establecidos por EM y MN se acentúan, infiriendo de esta manera indirectamente la tasa de dispersión. Es posible utilizar el diseño de distancia cuando en un mismo contexto regional hay al menos dos tipos de ambientes con varias réplicas de ellos dispuestos en el espacio de tal manera que exista variabilidad espacial, así disponer del componente espacial y ambiental. Es más probable encontrar estos diseños en paisajes muy fragmentados como en el estudio que abordó Driscoll y Lindenmayer (2009), o en paisajes con usos de la tierra netamente antropizados (cultivos y plantaciones forestales) como en el estudio de Corbelli (2011). Logue *et al.* (2011) consideran que los estudios empíricos no deberían reducirse a sólo contemplar escenarios tendientes a la insularidad cuando los mismos en la naturaleza no siempre son predominantes, y que no deberían descuidar las diferencias que tienen las especies en cuanto a capacidades de dispersión, tamaños corporales y percepción de escalas. Otro aspecto que es descuidado en los estudios típicos revisados, es que no realizaron algún análisis sobre la dispersión de las especies en relación a sus abundancias (Modelo “Efecto de Masa”; ver punto 1.2), de este modo cuando los ambientes están próximos y/o conectados, sólo asumen que la tasa de dispersión incrementa. Tomando en cuenta todos estos aspectos, y que los ambientes están próximos y conectados, se abordó este estudio analizando: 1) la **metacomunidad completa de aves**, y 2) las **especies de aves más afines a cada ambiente**. Con la primera modalidad se consideró a todas las especies como sucede generalmente en los estudios de metacomunidad de aves, y de acuerdo con los mecanismos que explican los modelos siguiendo a los planteamientos típicos, se evaluaron predicciones considerando las situaciones esperables cuando los ambientes se sitúan como en el presente diseño.

Debido a que los ambientes están próximos y conectados, considerar a todas las especies de aves (organismos con dispersión activa) en el análisis, no permite detectar con claridad los mecanismos de manera estricta tal como lo plantean los modelos, y es por la presencia de especies “multi-hábitat”, lo cual dificulta por ejemplo analizar sobre la dispersión de las especies en relación a sus abundancias. Por este motivo, también se evaluaron predicciones con la modalidad especies más afines a cada ambiente, agrupándolas en categorías de abundancias; por ejemplo Mouquet y Loreau (2003) seleccionaron al mejor competidor (abundancia relativa alta) de cada comunidad para estudiar el modelo de “Efecto de Masa”. Para esta segunda modalidad, además de evaluar predicciones vinculadas a la diversidad beta, se propusieron predicciones de correlación.

Con estas dos modalidades para el diseño abordado, la presente tesis incorpora los conceptos de **mecanismos principales** y **mecanismos internos**. Los principales pertenecen al modelo que se corresponde con la modalidad metacomunidad completa de aves, por lo tanto es el dominante, y los internos se vinculan con la modalidad especies de aves más afines a cada ambiente. De acuerdo a cómo están planteadas las predicciones para este estudio, es posible detectar combinaciones de modelos actuantes.

1.4.1 Modalidad metacomunidad completa de aves

Para la evaluación de predicciones con los diseños típicos que disponen de la componente ambiental y espacial, es ampliamente utilizado el análisis de partición de la varianza (Logue *et al.*, 2011). Este análisis permite descomponer la varianza total de la matriz respuesta multivariada (abundancia de especies) en sus componentes ambientales y espaciales (Borcard *et al.*, 1992). Se plantea que si la componente ambiental independientemente de la componente espacial explica la fracción significativa de la diversidad β , entonces la metacomunidad se corresponde con el modelo OE, en cambio si es la componente espacial independientemente de la componente ambiental que explica la fracción significativa, entonces la metacomunidad se corresponde con el “Modelo Neutral”, y si ambas componentes explican fracciones significativas entonces se corresponde con el modelo EM (Cottenie, 2005; Corbelli, 2011). No obstante, la partición de la varianza no permite ni una distinción inequívoca entre los cuatro paradigmas de metacomunidades (Cottenie, 2005), ni una evaluación concisa de las características de

dispersión (Jacobson y Peres-Neto, 2010) que distinguen conceptualmente a los cuatro modelos de metacomunidades según Leibold *et al.* (2004). Cottenie (2005) deja en claro de su discusión sobre la relación entre los componentes de variación y los tipos de metacomunidades, que los modelos no tienen fronteras de corte claras, sino que forman un continuum con zonas de transición posible, por ejemplo, entre OE y EM depende de la cantidad de dispersión para una cantidad dada de heterogeneidad ambiental. Con el análisis de partición de la varianza es posible no incorporar las variables de hábitat relevantes para el grupo de fauna que se estudia, por ejemplo Corbelli (2011) no consideró ningún tipo de variable de hábitat para las aves, sólo redujo la componente ambiental al tipo de uso de la tierra, pero sí consideró variables de hábitat para las hormigas. Como se explica a continuación, la propuesta de esta tesis requirió como requisito estricto conocer el grado de heterogeneidad ambiental de acuerdo con las variables de hábitat relevantes para las aves.

Como en este estudio no estuvo disponible la componente espacial para evaluar la respuesta de la diversidad β con el análisis de partición de la varianza, se propuso evaluar la correspondencia entre la metacomunidad de aves y los modelos utilizando el método de ordenamiento (ver detalles en punto 2.6.2). Se evaluaron los ordenamientos de las unidades de muestreo de acuerdo con las especies de aves, asumiendo que la existencia de segregación de los ambientes evidencia el efecto local establecido por las características del hábitat sobre las aves (componente respuesta de nicho sintético), descartando de esta manera al "Modelo Neutral". Situación contraria, se descartan a los modelos de "Ordenamiento de Especies" y "Efecto de Masa". Debido a que tanto OE y EM incorporan al efecto local en sus explicaciones, para discernir la correspondencia de la metacomunidad de aves con uno u otro, se recurrió a la relación entre el grado de heterogeneidad ambiental y la respuesta de la diversidad β asociada. Esto es posible porque para una cantidad dada de heterogeneidad ambiental cuando los ambientes están próximos y conectados, se esperan respuestas diferentes de la diversidad β de acuerdo a los mecanismos que plantean los dos modelos. Cuando la diversidad β es mayor que el grado de heterogeneidad ambiental, implica que los mecanismos de efecto local establecidos por el modelo OE son más importantes que los mecanismos de dispersión correspondiente a EM, lo cual se evidencia con el grado de diferenciación de nichos entre los ambientes que se ve reflejado por la diversidad β . Entonces, en la situación contraria, cuando la diversidad β es menor que el grado de heterogeneidad ambiental, los mecanismos de dispersión de EM son más importantes. Cuando ambas son moderadas,

se asume que los mecanismos efecto local y de dispersión actúan de manera equivalente, por lo tanto se corresponde con el modelo EM. Si la coincidencia está por debajo de lo moderado, la metacomunidad se corresponde con EM (efecto local, y dispersión muy acentuada), y si está por arriba entonces se corresponde con OE (el efecto local es el único determinante).

1.4.2 Modalidad especies de aves más afines a cada ambiente

Para esta modalidad no se incluyeron a las especies “multi-hábitat”, por ejemplo a las que perciben el ambiente a escalas espaciales mayores que las demás especies, como las rapaces y carroñeras, así como tampoco a las especies generalistas que tienen un rango de tolerancia amplio con buena capacidad de mantener poblaciones en ambientes que tienen características diferentes (Kolasa y Waltho, 1998) independientemente de su capacidad de dispersión. Los estudios típicos sobre este tema no toman en cuenta este aspecto cuando los ambientes están próximos y/o conectados, limitándose a evaluar los efectos diferenciando distancias y/o conectividades, siendo que en hábitats muy próximos o con buena conexión las especies “multi-hábitat” suelen percibir espacialmente al ambiente de forma más amplia que las especialistas (Kolasa y Waltho, 1998). Esto se acentúa si las diferencias entre hábitats no presentan contrastes muy altos como sucede con el diseño del presente estudio, en el cual los tres ambientes tienen principalmente bosque, diferenciándose en estructura y composición de la vegetación, y en altitud y humedad. La parte oriental de la sierra con elementos de vegetación de Yungas y de Chaco Serrano alberga especies de aves poco afines al bosque chaqueño semiárido, tales como *Amazilia chionogaster*, *Arremon flavirostris*, *Myioborus brunniceps*, *Myiopagis viridicata*, *Pachyramphus validus*, *Phaeomyias murina*, *Pheucticus aureoventris* y *Sappho sparganura* (Nores y Cerana, 1990; Nores *et al.*, 1991; Ferrari *et al.*, 2004; Ferrari *et al.*, 2006; Coria y Heredia, 2012). Nores y Cerana (1990) plantearon la explicación más probable sobre la presencia de algunas de estas aves en el lugar. Ellos sugieren que el ambiente de la vertiente oriental de la Sierra de Guasayán es un relicto de vegetación, de una banda continua de selvas y bosques húmedos que habría existido anteriormente, por lo tanto las Laderas Húmedas de esta sierra puede considerarse un refugio actual. De este modo, la razón por la cual este ambiente ha persistido hasta el momento en un medio semiárido puede ser atribuida al relieve.

Por lo expuesto, fue pertinente hacer una selección de especies más afines para cada ambiente. Para las Laderas Secas y el Piedemonte Oriental se seleccionaron a especies típicas del Chaco Semiárido, y para las Laderas Húmedas a especies con más afinidad a Yungas y/o Chaco Serrano. De esta manera se pudo analizar cómo fue la dinámica de las especies desde las Laderas Húmedas (LH) hacia el Piedemonte (P) y Laderas Secas (LS), y viceversa.

Una limitante de este planteo para este estudio en concreto, es que existió un porcentaje de especies más afines compartidas entre LS y P, y por lo tanto al registrarse individuos de estas especies en LH no se tuvo certeza sobre cuál fue la población origen (LS o P). Para este estudio concreto de tipo observacional de metacomunidades de aves, hubiese solucionado en parte este inconveniente el anillar a todos los individuos de las especies más afines compartidas entre LS y P, lo cual no estuvo dentro de las posibilidades de este trabajo, además de representar una solución parcial dado que los registros no son siempre visuales; de hecho muchas especies son más oídas que vistas. Ante esto, se podría haber trabajado con las especies más afines exclusivas de LS y P respectivamente, pero como se muestra en los resultados, del grupo de especies más afines compartidas entre los dos ambientes, sólo hubo una especie que fue registrada en LH en la época reproductiva y otra en la época no reproductiva, lo cual no representó un inconveniente para poder visualizar los mecanismos predominantes de los modelos. Logue *et al.* (2011) señalan que es muy bajo el porcentaje de estudios empíricos que realizan mediciones directas de la tasa de dispersión real, siendo lo común inferirla indirectamente con los diseños típicos de distancias y/o conectividades. También reconocen que las mediciones directas son difíciles de realizar en la práctica, especialmente en los estudios observacionales.

1.5 Hipótesis y predicciones

Se presentan las hipótesis y sus predicciones, correspondientes a cada uno de los modelos de metacomunidades que se abordaron en la presente tesis. Las predicciones P1 corresponden a la modalidad metacomunidad completa de aves, y las predicciones P2 y P3 a la modalidad especies de aves más afines a cada ambiente. La evaluación de las predicciones P2, permite detectar combinación de modelos actuantes.

ORDENAMIENTO DE ESPECIES

HIPÓTESIS: Los factores locales determinan la distribución espacial de las especies de aves.

Predicciones

Si el efecto local de las características de los hábitats sobre la avifauna es más importante que los mecanismos de dispersión establecidos por los modelos “Efecto de Masa” y “Neutral”, y considerando que los ambientes están próximos y conectados, se espera:

OE-P1: que los ambientes presenten un ordenamiento segregado de acuerdo con las especies de aves, y que para una heterogeneidad ambiental baja la diversidad β sea moderada o alta, o que sea una diversidad β alta para una heterogeneidad ambiental moderada o alta.

OE-P2: que todas las categorías de abundancias de las aves tengan diversidades β medias y/o superiores.

OE-P3: que exista correlación significativa entre los factores ambientales y las abundancias de especies de aves, sin mostrar dependencia con la abundancia como ocurre con la predicción EM-P3.

EFEECTO DE MASA

HIPÓTESIS: Los factores locales y la dispersión de individuos de las especies más abundantes hacia otros ambientes determinan la distribución espacial de la avifauna.

Predicciones

Si son importantes tanto el efecto local de las características de los hábitats sobre la avifauna, así como los mecanismos de dispersión en relación a las especies más abundantes, y considerando que los ambientes están próximos y conectados, se espera:

EM-P1: que los ambientes presenten un ordenamiento segregado de acuerdo con las especies de aves, y que la diversidad β sea baja para una heterogeneidad ambiental baja, moderada o alta, o que sea una diversidad β moderada para una heterogeneidad ambiental moderada o alta.

EM-P2: que las especies de aves más abundantes tengan una diversidad β (nunca muy alta) menor que el resto de las categorías de abundancias (con diversidades β medias y/o superiores).

Con esta predicción también es posible detectar la intensidad del “Efecto de Masa” y asociado a ello si existe combinación de modelos actuantes. Para esto, si la predicción se cumple, es posible tomar como referencia la diversidad β de las especies de aves más abundantes. Una diversidad β muy baja corresponde a una intensidad muy alta de EM, porque implica que la mayoría o todas las especies dispersaron individuos de un ambiente hacia otro. Entonces, una diversidad β baja, media y alta, corresponde a una intensidad alta, media y baja respectivamente. Debido a que la fuerza que contrarresta al mecanismo de dispersión del “Efecto de Masa” es el efecto local, entonces cuando la intensidad de EM es alta, el efecto local actúa con intensidad baja. Se evidencia combinación de modelos actuantes, cuando la intensidad de EM es moderada y baja, porque corresponde a una intensidad moderada y alta de OE respectivamente, cumpliéndose de este modo también la predicción OE-P2. Por último, cuando la diversidad β de las especies más abundantes es muy alta, el efecto local establecido por OE es el único determinante.

EM-P3: que exista correlación significativa entre los factores ambientales y las abundancias de especies de aves, y para cada ambiente las correlaciones más bajas con los factores determinantes correspondan a las especies más abundantes.

A diferencia de EM-P2, esta predicción puede detectar EM en los gráficos sólo cuando tiene intensidad alta, así como el efecto local mediante la significancia, y a su vez muestra los factores determinantes. Por lo tanto, ambas predicciones (EM-P2 y EM-P3) resultan ser complementarias, ya que la primera permite detectar “Efecto de Masa” a cualquier intensidad.

MODELO NEUTRAL

HIPÓTESIS: La equivalencia de las especies minimiza los efectos de los factores locales, siendo la dispersión el principal mecanismo que determina la distribución espacial de las aves.

Predicciones

Si las características de los hábitats no establecen efecto local sobre las aves debido a la equivalencia de las especies, y considerando que los ambientes están próximos y conectados, se espera:

MN-P1: que los ambientes no presenten un ordenamiento segregado de acuerdo con las especies de aves.

MN-P2: que todos los grupos de categorías de abundancias de aves tengan una diversidad beta baja y/o muy baja.

MN-P3: que no exista correlación significativa entre los factores ambientales y las abundancias de especies de aves.

1.6 Objetivos

Objetivo general:

Evaluar si la estructura de la metacomunidad de aves de la Sierra de Guasayán está determinada por mecanismos correspondientes a los modelos de “Ordenamiento de Especies”, “Efecto de Masa” y “Neutral”, cuando no se dispone de la componente espacial ni de conectividad en el diseño, tanto para la época reproductiva como no reproductiva de las especies.

Objetivos específicos:

1. Obtener la diversidad beta de la metacomunidad completa de aves, el grado de heterogeneidad ambiental, y el grado de segregación de los ambientes de acuerdo con las especies de aves.
2. Establecer la correspondencia de la metacomunidad completa de aves con los tres modelos abordados de la teoría.
3. Obtener para categorías de abundancias de aves más afines a cada ambiente, la diversidad beta y el grado de correlación con las variables de hábitat.

4. Evaluar predicciones con categorías de abundancias de aves más afines a cada ambiente, que permita discernir si actúan mecanismos pertenecientes a más de uno de los modelos.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Área de estudio

El área de estudio se ubica en el centro de la Sierra de Guasayán (entre 64°52' O - 64°46' O y 27°58' S - 28°02' S), departamento Guasayán, al suroeste de la provincia de Santiago del Estero, Argentina. El clima de la zona pertenece al área mesoclimática 2 BB'3 (Torres Bruchman, 1975), según la clasificación de Thornthwaite. La precipitación media anual es de 562 mm, y oscila en la sierra entre 440 mm en el oeste y 620 mm en el este concentradas en el periodo estival. La temperatura media anual es de 19 °C. Los suelos se originaron a partir de materiales loésicos y pertenecen al Orden de los Entisoles (Zuccardi y Fadda, 1971) y Molisoles (Angueira y Vargas Gil, 1993).

Roic y Villaverde (1987) definen fitogeográficamente a la Sierra de Guasayán como una porción del territorio perteneciente al Distrito Chaqueño Serrano con características propias, enclavado en el Distrito Chaqueño Occidental que lo circunda. Es porque tienen en cuenta que el bosque de *Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco* es la comunidad clímax del Distrito Chaqueño Occidental y *Schinopsis marginata* lo es del Distrito Chaqueño Serrano (Cabrera, 1971). Giménez y Abrahan (1987) definen a la formación, desde el punto de vista silvícola, como un bosque caducifolio de espesura normal a defectiva, formada por un estrato superior arbóreo con dos pisos de árboles, un estrato medio arbustivo bien característico y un estrato inferior herbáceo, con presencia de helechos, musgos y hepáticas. Estudios realizados muestran la existencia de cuatro ambientes característicos:

- **Laderas Húmedas (LH)** (Figura 1). Se ubican en la vertiente oriental de la sierra. Giménez y Abrahan (1987) destacan que esta zona al ser más húmeda, la vegetación se manifiesta más densa y cerrada que en el resto de los ambientes, cuya comunidad clímax está constituida por *S. marginata* y *Anadenanthera colubrina var. cebil*, acompañada por *Ceiba chodatii*, *Caesalpinia paraguariensis*, *Prosopis alba*, entre otras. La capa de humus es abundante y se observa gran cantidad de musgos, líquenes y helechos. Varela y Sidán (2005) encontraron que *A. colubrina var. cebil* y *S. marginata* fueron los arboles de mayor porte (13,5 m - 14,5 m).
- **Laderas Secas (LS)** (Figura 2). Se ubican en la vertiente occidental de la sierra. Este ambiente presenta mayores rasgos de aridez y espesura defectiva de la vegetación. Si bien *S. marginata* y *A. colubrina var. cebil* son las especies principales, aparecen con mayor frecuencia especies típicas del Chaco Semiárido como *A. quebracho blanco*, *Ziziphus mistol* y *Acacia praecox* (Giménez y Abrahan, 1987). También existen áreas con alternancias entre pastizal y fachinal. En la zona específica del área de estudio de esta tesis hay ausencia total de *A. colubrina var. cebil*, y menor abundancia de *S. marginata* que en LH.
- **Piedemonte Oriental (P)** (Figura 3). En este ambiente la vegetación es más baja y abierta que las Laderas Húmedas, con ausencia del *S. marginata* y *A. colubrina var. cebil*, existiendo especies típicas del Chaco semiárido, tales como *A. quebracho blanco*, *Prosopis nigra*, *Celtis ehrenbergiana* y *Z. mistol*, entre otras (Araujo y Acosta, 2008). Hay asentamiento de familias con actividades de ganadería extensiva y agricultura de subsistencia principalmente. Este bosque pedemontano presenta degradación debido a su historia de uso. Se lo denomina en el resto del texto como Piedemonte.
- **Piedemonte Occidental.** Este ambiente presenta mayor altitud que el Piedemonte Oriental. De acuerdo con Aparicio *et al.* (2008) quienes estudiaron la vegetación a 7 Km al sudoeste de las Laderas Secas abordadas en este trabajo, destacaron la presencia de especies representativas de ambientes típicos del Chaco Semiárido. El paisaje, de antiguo modelado fluvial, está casi totalmente cubierto de bosques y sólo los paleocauces están ocupados por pastizales, también inducidos por incendios y desmontes. El bosque maduro es el “quebrachal”, que crece en las partes altas, donde el elemento predominante es el *Schinopsis lorentzii* asociado

con el *Aspidosperma quebracho-blanco*. Otras especies abundantes son *Prosopis kuntzei*, *Ziziphus mistol*, *Acacia praecox*, *Celtis tala*, *Geoffroea decorticans* y *Condalia microphylla*. En el pasado existieron amplias áreas cubiertas por gramíneas, sin embargo en la actualidad y a raíz del intenso pastoreo a que fueron sometidas, son progresivamente sustituidas por pasturas sembradas y por especies leñosas invasoras nativas asociadas a suelos modificados. También existen áreas destinadas a la agricultura. Este ambiente no fue considerado en la presente tesis (ver punto 1.4).



Figura 1. Ladera Húmeda de la quebrada “El Ojito” (ambiente de la vertiente oriental de la sierra).



Figura 2. Ladera Seca (ambiente de la vertiente occidental de la sierra).



Figura 3. Ambiente del Piedemonte.

2.2 Muestreo de aves

Para el muestreo de aves se utilizó el método de Conteo por Puntos de Radio Fijo (adecuado para terrenos irregulares) considerando las recomendaciones generales de Hutto *et al.* (1986) y Ralph *et al.* (1995). No fue posible llevar a cabo un diseño completamente al azar o sistemático, debido a dificultades logísticas vinculadas al relieve del terreno. Los puntos se situaron a lo largo de tres transectas principales que atravesaron los tres ambientes (Figura 4). Dos transectas se ubicaron en dos caminos secundarios (no pavimentados) del piedemonte que continuaron por las dos quebradas de la sierra. La tercera se ubicó en un sendero del piedemonte que continuó por una cuesta. Se definieron un total de 11 puntos para cada ambiente, número determinado en base a la cantidad máxima de puntos que pudieron realizarse en LH. En las laderas la distancia mínima entre los puntos fue de 200 m, mientras que en el piedemonte de 500 m. La distancia mínima entre dos puntos de diferentes ambientes fue de 400 m.

Mediante un muestreo piloto llevado a cabo en diciembre de 2009, se definió un tiempo de conteo de 15 min. Aunque en las Laderas Húmedas la detectabilidad visual fue más restringida, la detectabilidad auditiva superó los 50 m en todos los puntos, y se evidenció que en los tres ambientes una buena parte de los registros fueron mediante escuchas de las especies que estaban entre 25-50 m. Por lo tanto, se optó por obtener la abundancia relativa de cada especie utilizando los datos del radio de 50 m.

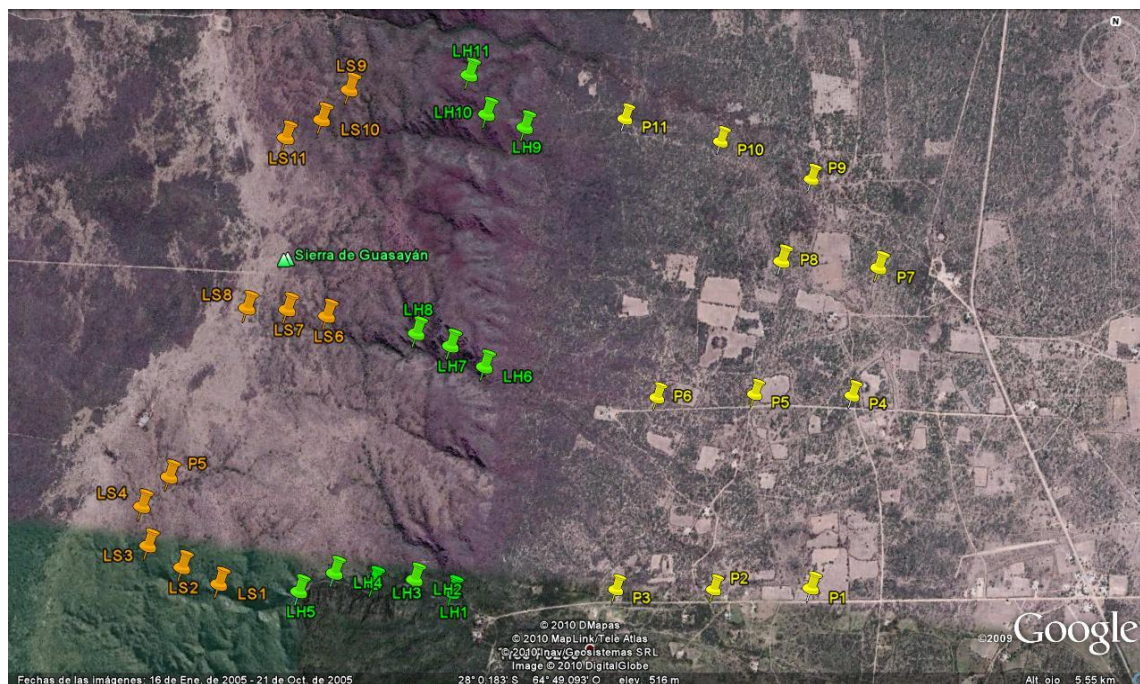


Figura 4. Diseño de muestreo: naranja: Laderas Secas; verde: Laderas Húmedas; amarillo: Piedemonte.

El muestreo se llevó a cabo en la época reproductiva (verano) y no reproductiva (invierno) durante dos ciclos anuales, con dos campañas completas por temporada. Se realizaron en total 8 campañas para el muestreo de aves: 1 en enero y 1 en febrero de 2010, 2 en julio de 2010, 2 en enero de 2011 y 2 en julio de 2011.

En cada punto se registró de manera visual y auditiva el número de individuos de cada especie, así como durante el traslado entre puntos. Para contribuir con la objetividad de los datos, se grabaron los sonidos en cada punto durante el registro de las especies, lo cual permitió la posterior identificación en gabinete de aquellos cantos de los cuales se tuvieron dudas. El conteo en la época reproductiva se realizó desde el amanecer hasta las 10 hs, en algunos días excepcionales hasta las 11 hs cuando se extendía la actividad de las aves por alto grado de nubosidad en combinación con temperaturas no muy elevadas. De igual manera, a la tarde el rango de horario del conteo fue desde las 18 hs hasta las 20 hs, aunque en días excepcionales se comenzó a las 17 hs. Durante la época no reproductiva los horarios de muestreo fueron desde el amanecer hasta las 11 hs, y desde las 16 hs hasta las 18:30 hs. No se muestreó cuando las condiciones meteorológicas dificultaban la detectabilidad de las aves (fuertes vientos, lluvias) (Conner y Dickson, 1980). Con el muestreo piloto se comprobó que la máxima actividad de las aves fue mayor a la mañana, por lo tanto, en los diferentes muestreos se trató de ser lo más equitativo posible rotando los horarios de visitas para cada punto.

2.3 Muestreo de vegetación

Para el muestreo de la vegetación se realizaron transectas de 50 m de longitud con un ancho de faja de 5 m, las cuales fueron orientadas de este a oeste siguiendo los senderos y quebradas en donde fueron situados los puntos de muestreo de las aves. En cada transecta se determinaron tres parcelas de 5 x 10 m (150 m²), una en el centro y las restantes en los extremos, y dentro de las cuales se tomaron los datos. En total, considerando los tres ambientes, se realizaron 33 transectas con 99 parcelas. Para los puntos situados en caminos y senderos las transectas se ubicaron a 25 m de los mismos, y en las quebradas a 10 m desde el inicio de las laderas. Varela y Sidán (2005) para un estudio específico de vegetación en las Laderas Húmedas de la Sierra de Guasayán, utilizaron una superficie menor de unidad de muestreo (100 m²).

Para la obtención de los datos de vegetación necesarios para la época reproductiva de las aves, se realizaron 4 campañas durante los meses de febrero y marzo de 2011. Para la época no reproductiva (julio de 2011), sólo se volvieron a medir aquellas variables que pudieron presentar variaciones acentuadas en sus valores, y fueron los casos de la altura y cobertura del estrato inferior, y cobertura del estrato medio; para el resto de las variables se utilizaron los mismos valores de la época reproductiva. Algunas especies fueron herborizadas para su posterior identificación en gabinete, siendo posible para ciertos casos identificar a las plantas sólo hasta nivel de género. Para la toma de datos se consideraron los siguientes estratos:

- **Estrato inferior.** Integrado únicamente por herbáceas. No se fijó un límite superior para este estrato.
- **Estrato medio.** Comprendido entre 0,5 y 3,99 m. Integrado principalmente por subarbustos y arbustos. También formaron parte de este estrato las especies clasificadas como árboles que tuvieron alturas comprendidas dentro del rango establecido. Las herbáceas no integraron este estrato.
- **Estrato alto.** Comprendido entre 4 y 12 m. Integrado principalmente por árboles. También formaron parte de este estrato las especies clasificadas como arbustos que tuvieron alturas comprendidas dentro del rango establecido.

- **Estrato superior.** Integrado únicamente por los árboles con alturas mayores a los 12 m.

Los datos que se registraron en cada parcela son:

- **Número de individuos** de cada especie de planta de los estratos medio, alto y superior.
- **Cobertura (%)** de cada estrato utilizando el método visual (Hays *et al.*, 1981), que consiste en estimar visualmente el porcentaje de la parcela cubierta por las especies de plantas del estrato. La cobertura se estima como la proyección vertical de las copas de las plantas sobre el suelo. Los rangos de porcentajes utilizados son: <5%, 5-25%, 25-50%, 50-75%, 75-95 y 95-100% (Daubenmire, 1959).
- **Altura (m)** de todos los individuos de cada especie de planta del estrato medio, alto y superior. Para el estrato inferior se tomaron 10 medidas de altura. En los casos de los individuos de hasta 5 m de altura se midió directamente con una vara métrica, y para los individuos más altos se aplicó el método basado en principios trigonométricos que consiste en los siguientes pasos:
 1. El observador se sitúa a una distancia (D) de la planta, medida previamente en metros con una cinta métrica en proyección horizontal.
 2. Desde la distancia D, con un Blume-Leiss (Figura 5) se visualiza el ápice de la planta y se registra la lectura en grados (a) de la pendiente sobre la horizontal a los ojos del observador. Después, desde el mismo punto, se obtiene un segundo registro de la pendiente (b) pero esta vez visualizando a la base de la planta.
 3. Para obtener el valor de la altura de la planta (H) se aplica la fórmula: $H = D * (\operatorname{tg} a \pm \operatorname{tg} b)$.

Para el método trigonométrico, cuando las plantas estaban en pendientes, se consideraron las modalidades de mediciones según cada caso, ver los detalles en Hays *et al.* (1981).



Figura 5. Medición de ángulo con un Blume-Leiss para determinación de altura de árboles.

- **Número de estratos.** Esta variable puede adquirir un valor mínimo de 1 y un máximo de 4, en función de los estratos presentes (inferior, medio, alto y superior).
- **Número de individuos de lianas.** No se consideró la composición de especies porque sólo fueron de interés como características estructurales de la vegetación en relación al hábitat de las aves. Cuando alguna de las lianas se encontraba enraizada en dos o más puntos dentro de la parcela, se la consideró como un mismo individuo (Lorea y Brassiolo, 2007).
- **Número de unidades discretas de epífitas.** Por la misma razón que para las lianas, tampoco se consideró la composición de las epífitas. El conteo se llevó a cabo sólo en algunas especies del género *Tillandsia* (familia Bromeliaceae), vulgarmente conocidas como claveles del aire. Por ejemplo, especies como *Tillandsia lorentziana* y *T. duratii* fueron citadas para el lugar de estudio por Roic y Villaverde (1987). Esta elección se fundamenta, por un lado, por la notable contribución que tienen en la estructura de la vegetación por sus tamaños y ubicación frecuente sobre las copas de las plantas, y por otro lado, porque presentan una menor dificultad para el conteo comparado con otros tipos de epífitas como musgos y líquenes. Este género tiene sistemas especializados en la reproducción tanto vegetativa como germinativa. La propagación vegetativa es produciendo brotes que generalmente tienen un crecimiento acelerado y maduran en pocos años (Benzing, 1980, 2000). Por lo tanto, cuando se observa un individuo,

éste puede estar acompañado de varios descendientes. Debido al tiempo disponible para el muestreo que se tuvo para este trabajo, no fue posible detenerse en cada uno de los claveles del aire para determinar con certeza el número de individuos. Ante esto, se contaron estas “**unidades discretas de epífitas**” (Figura 6), que probablemente en algunos casos consistieron de un solo individuo y en otros de varios individuos originarios de una misma semilla; en las parcelas relevadas nunca se observó formación de matas grandes, es decir, un número alto de individuos juntos. Para algunas copas, se recurrió a la ayuda de un binocular para el conteo. Los datos obtenidos fueron adecuados para los propósitos de esta tesis.



Figura 6. Vista parcial de una copa de árbol con tres unidades discretas de epífitas (círculos rojos).

Para cada transecta, con los datos tomados en las tres parcelas, se obtuvieron los valores de las siguientes variables:

- **Cobertura del estrato inferior, medio, alto y superior (%).** Para cada estrato corresponde al promedio de las coberturas de las tres parcelas.
- **Altura del estrato inferior, medio, alto y superior (m).** Para los estratos medio, alto y superior corresponde al promedio de las alturas de todos los individuos de las tres parcelas. De igual manera con el estrato inferior, pero utilizando las 10 medidas de altura obtenidas en cada parcela.
- **Densidad de plantas de los estratos medio, alto y superior (nº/ha).** Para cada estrato corresponde al promedio de las densidades de plantas (considerando todas las especies) de las tres parcelas.

- **Densidad de cada especie de planta (nº/ha).** Corresponde al promedio de las densidades de cada especie de planta de las tres parcelas.
- **Número de estratos.** Corresponde al promedio del número de estratos de las tres parcelas.
- **Densidad de epifitas y lianas (nº/ha).** Corresponde al promedio de las densidades de las tres parcelas.
- **Valores de heterogeneidad de estructura de la vegetación.** Se obtuvieron para las variables de cobertura de cada estrato, altura de cada estrato, densidad de plantas por estrato, número de estratos y densidad de epífitas y lianas. Para cada variable corresponde al rango de los valores de las tres parcelas, siendo la diferencia entre el valor máximo y mínimo.

2.4 Criterios de selección para las especies de aves más afines a cada ambiente

Para la selección de la especies de aves más afines a cada ambiente (Tablas 1 y 2), se establecieron criterios que se aplicaron en función de consultas a expertos y a trabajos publicados (Nores y Cerana, 1990; Nores *et al.*, 1991; Nores, 1996; Nores *et al.*, 2000; Rougès y Blake, 2001; Ferrari *et al.*, 2004; Marigliano *et al.*, 2005; Antelo *et al.*, 2006; Capllonch *et al.*, 2006; Ferrari *et al.*, 2006; Navarro y Marigliano, 2006; Navarro *et al.*, 2007; Straneck, 2007; Blendinger y Álvarez, 2009; Soria *et al.*, 2010; Narosky y Yzurieta, 2010; Ortiz *et al.*, 2011; Coria y Heredia, 2012; SIB, 2012). Los criterios son:

- **Criterio 1.** No se consideraron a las especies que tienen percepción de escala grande como las carroñeras o rapaces.
- **Criterio 2.** Para el Piedemonte y Laderas Secas se consideraron a las especies que tienen fuerte afinidad con ambientes del Chaco Semiárido, y que a la vez no tienen poblaciones en los bosques maduros o secundarios de las Yungas y/o Chaco Serrano.
- **Criterio 3.** Para las Laderas Húmedas se consideraron a las especies que tienen fuerte afinidad con bosques maduros o secundarios de Yungas y/o Chaco Serrano, y que a la vez no tienen poblaciones en ambientes de bosque del Chaco Semiárido y/o pastizales naturales.

Tabla 1. Especies de aves más afines a cada ambiente en la época reproductiva.

LADERAS SECAS	LADERAS HÚMEDAS	PIEDEMONTE
<i>Agelaioides badius</i>	<i>Amazilia chionogaster</i>	<i>Agelaioides badius</i>
<i>Aratinga acuticaudata</i>	<i>Arremon flavirostris</i>	<i>Asthenes baeri</i>
<i>Asthenes baeri</i>	<i>Myioborus bruniceps</i>	<i>Chunga burmeisteri</i>
<i>Columbina picui</i>	<i>Myiopagis viridicata</i>	<i>Columbina picui</i>
<i>Empidonomus</i>	<i>Pachyramphus validus</i>	<i>Coryphistera alaudina</i>
<i>aurantioatrocristatus</i>	<i>Phaeomyias murina</i>	<i>Empidonomus</i>
<i>Euscarthmus meloryphus</i>	<i>Pheucticus aureoventris</i>	<i>aurantioatrocristatus</i>
<i>Furnarius rufus</i>		<i>Euscarthmus meloryphus</i>
<i>Molothrus rufoaxillaris</i>		<i>Furnarius cristatus</i>
<i>Nothoprocta cinerascens</i>		<i>Furnarius rufus</i>
<i>Nothura darwinii</i>		<i>Knipolegus striaticeps</i>
<i>Nothura maculosa</i>		<i>Machetornis rixosa</i>
<i>Nystalus maculatus</i>		<i>Melanerpes cactorum</i>
<i>Ortalis canicollis</i>		<i>Molothrus rufoaxillaris</i>
<i>Phacellodomus sibilatrix</i>		<i>Myiopsitta monachus</i>
<i>Polioptila dumicola</i>		<i>Nothoprocta cinerascens</i>
<i>Saltatricula multicolor</i>		<i>Nystalus maculatus</i>
<i>Sicalis flaveola</i>		<i>Ortalis canicollis</i>
<i>Sporophila caerulea</i>		<i>Polioptila dumicola</i>
<i>Stigmatura budytoidea</i>		<i>Poospiza torquata</i>
<i>Synallaxis albescens</i>		<i>Progne tapera</i>
<i>Veniliornis mixtus</i>		<i>Pseudoseisura lophotes</i>
<i>Zenaida auriculata</i>		<i>Rhynchospiza strigiceps</i>
		<i>Saltatricula multicolor</i>
		<i>Sicalis flaveola</i>
		<i>Sporophila caerulea</i>
		<i>Stigmatura budytoidea</i>
		<i>Synallaxis albescens</i>
		<i>Tyrannus savana</i>
		<i>Veniliornis mixtus</i>
		<i>Xolmis irupero</i>
		<i>Zenaida auriculata</i>

Tabla 2. Especies de aves más afines a cada ambiente en la época no reproductiva.

LADERAS SECAS	LADERAS HÚMEDAS	PIEDEMONTE
<i>Agelaioides badius</i>	<i>Arremon flavirostris</i>	<i>Agelaioides badius</i>
<i>Ammodramus humeralis</i>	<i>Myioborus brunniceps</i>	<i>Aratinga acuticaudata</i>
<i>Aratinga acuticaudata</i>	<i>Sappho sparganura</i>	<i>Asthenes baeri</i>
<i>Asthenes baeri</i>	<i>Phaeomyias murina</i>	<i>Chunga burmeisteri</i>
<i>Columbina picui</i>		<i>Columbina picui</i>
<i>Embernagra platensis</i>		<i>Coryphistera alaudina</i>
<i>Furnarius rufus</i>		<i>Eudromia elegans</i>
<i>Myiopsitta monachus</i>		<i>Furnarius rufus</i>
<i>Nothura maculosa</i>		<i>Lophospingus pusillus</i>
<i>Ortalis canicollis</i>		<i>Melanerpes cactorum</i>
<i>Polioptila dumicola</i>		<i>Mimus triurus</i>
<i>Poospiza torquata</i>		<i>Molothrus rufoaxillaris</i>
<i>Saltatricula multicolor</i>		<i>Myiopsitta monachus</i>
<i>Sicalis flaveola</i>		<i>Nothoprocta cinerascens</i>
<i>Stigmatura budytoides</i>		<i>Nystalus maculatus</i>
<i>Zenaida auriculata</i>		<i>Ortalis canicollis</i>
		<i>Phacellodomus sibilatrix</i>
		<i>Polioptila dumicola</i>
		<i>Poospiza torquata</i>
		<i>Pseudoseisura lophotes</i>
		<i>Saltatricula multicolor</i>
		<i>Sicalis flaveola</i>
		<i>Stigmatura budytoides</i>
		<i>Vanellus chilensis</i>
		<i>Veniliornis mixtus</i>
		<i>Xolmis irupero</i>
		<i>Zenaida auriculata</i>

2.5 Categorías de abundancias

Para cada ambiente, se asignó a cada especie de ave una categoría de abundancia, considerando su abundancia relativa expresada en porcentaje según la fórmula:

$$AR(\%) = [(n_i/N_j) * 100] \quad \text{donde,}$$

n_i= número total de individuos de la especie *i* correspondiente a todos los puntos de conteo del ambiente *j*.

N_j= número total de individuos de todas las especies *i* del ambiente *j*.

El número de individuos de cada punto correspondió al promedio de individuos de los 4 registros de conteo. En la bibliografía las clasificaciones de las abundancias en categorías presentan diferentes rangos de porcentajes, así como en el número de categorías, y los criterios que se utilizan son arbitrarios. Por ejemplo, Echevarria *et al.* (2011) definieron tres categorías: menores al 1 %, especies raras; del 1 al 10 %, especies poco comunes; y mayores al 10 %, especies comunes. De haber seguido esta clasificación para el presente trabajo, sólo se hubiese tenido en la categoría más alta a 2 especies más afines a LH, una en cada época, y ninguna para el resto de los ambientes, imposibilitando cualquier tipo de análisis para los propósitos de esta tesis. Por su parte, Vereá *et al.* (2000) definieron solamente dos categorías para la abundancia: 1) menor al 2%, especies raras, y 2) superior al 2%, especies comunes; tampoco se siguió a esta clasificación porque se trabajó con 3 categorías. Por lo tanto, se definió para esta tesis de acuerdo con los valores de porcentajes obtenidos, tanto para la época reproductiva como no reproductiva de las aves, agrupar a las especies en las siguientes categorías de abundancias:

- **A1. Abundancias bajas** (abundancias relativas < 1%).
- **A2. Abundancias medias** (abundancias relativas entre 1 - 2,99%).
- **A3. Abundancias altas** (abundancias relativas ≥ 3%).

Para la evaluación de las predicciones P2 y P3, se trabajó solamente con las especies más afines a cada ambiente de cada una de estas categorías.

2.6 Análisis de datos

2.6.1 Métricas del paisaje

Los resultados de la aplicación de métodos cuantitativos en Ecología del Paisaje se agrupan en lo que se denomina métricas del paisaje. Son aplicables a un triple nivel (McGarigal y Marks, 1995):

- **A nivel de parche.** Los cálculos se aplican a cada parche individualmente. Este nivel es adecuado para determinar, por ejemplo, cual parche tiene la forma más irregular de todos los representados.
- **A nivel de clase.** Los cálculos se aplican a cada conjunto de parches de la misma clase, es decir, en aquéllos que representan el mismo tipo de uso del suelo, hábitat, u otros.
- **A nivel de paisaje.** Los cálculos se aplican al conjunto del paisaje, es decir, a todos los parches y clases a la vez. El resultado informa, por ejemplo, el grado de heterogeneidad del conjunto del área que se ha cuantificado.

Las métricas aportan interesantes datos numéricos sobre la composición y configuración espacial. Composición se refiere a la variedad y abundancia de tipos de parches sin considerar sus características espaciales o su localización. En cambio configuración espacial se refiere a las características como posición y orientación de los parches dentro de una clase o paisaje. Dependiendo del objetivo de estudio, pueden ser necesarios uno o varios de los niveles de métricas (McGarigal, 2002).

En este estudio se obtuvieron para **cada punto de muestreo** 5 métricas, sólo a **nivel de clase**, porque se necesitó analizar por tipos de hábitats. Estas variables se utilizaron como parte de las predictoras en los análisis multivariados (ver punto 2.6.3). Si bien los tres ambientes considerados son continuos y forman parte del mismo paisaje, se definieron como parches discretos a **cada ambiente** (ver Anexo 3) para obtener de cada uno de ellos 4 métricas a **nivel de paisaje** (Tabla 3), sólo como información complementaria necesaria para apoyar algunos puntos de la discusión. De los 5 tipos de métricas en total, 2 son de composición (Número de Parches e Índice de Heterogeneidad) y 3 de configuración espacial (Área de Clase, Índice de Forma y Porcentaje de Adyacencias Comunes).

Para el cálculo de las métricas (Figura 7) se utilizó el software Fragstats 3.4 (McGarigal *et al.*, 2002), considerado el más completo en lo que se refiere a la diversidad y capacidad de métricas del paisaje.

Tabla 3. Métricas del paisaje utilizadas.

MÉTRICA	SIGNIFICADO
Área de Clase	Es el área de cada clase expresada en hectáreas.
Número de Parches	Es la cantidad de parches que posee una determinada clase.
Índice de Heterogeneidad de Shannon-Wiener	Representa la abundancia proporcional de cada tipo de clase dentro de cada punto de conteo. El valor es 0 cuando el área considerada contiene solamente una clase (no hay diversidad). El índice se incrementa a medida que aumenta el número de clases, o si la distribución proporcional del área de interés entre los tipos de clases se hace más equitativa. Su fórmula es $H' = \sum p_i \ln p_i$, donde p_i es la proporción del área analizada que ocupa una determinada clase.
Índice de Forma	Está fundamentado en las características de forma de los fragmentos. Se basa en la relación entre área y perímetro. En este estudio se obtuvo en el software: "Mean Shape Index" que calcula la forma media a nivel de clase. Adquiere valor ≥ 1 . Es igual a 1 cuando el parche es cuadrado e incrementa a medida que el parche se vuelve más irregular.
Porcentaje de Adyacencias Comunes	Representa la proporción de adyacencias entre parches de igual clase sobre el total de adyacencias. Es un indicador del grado de fragmentación. Se expresa en % y varía entre 0-100, a mayor valor se incrementa las proporciones de adyacentes, por lo tanto se considera menor la fragmentación.

Nota: Todas estas métricas se obtuvieron para cada punto de muestreo a nivel de clase, y las últimas 4 también para cada ambiente a nivel de paisaje.

La digitalización se realizó creando un solo tema y usando polígonos para cada una de las clases. En el mismo Arc View 3.2 se transformó con resolución de 1x1 m todo el tema al formato "Grid", luego se cortaron las áreas de cada punto de conteo y los respectivos ambientes, para poder ser ingresados al software Fragstats 3.4. El apoyo visual con las imágenes fusionadas fue importante para la digitalización a escala de paisaje, y para una digitalización óptima de cada punto de conteo fue importante el conocimiento *in situ* por parte del autor. Para definir cada clase (Figura 8) se consideró:

- **Bosque:** área con presencia de los estratos alto y/o superior.
- **Fachinal:** área con predominio de especies del estrato medio y ausencia de los estratos altos y superior.

- **Claro:** área rodeada de bosque, con predominio de herbáceas y ausencia del estrato medio, alto y superior. Generada por acción antrópica.
- **Claro Rocoso:** área con superficie de rocas rodeada de bosque. Ausencia de cobertura de vegetación.
- **Suelo Desnudo:** área sin ningún tipo de cobertura.
- **Cultivo:** área con sembrados, principalmente huertas.
- **Edificación:** construcciones antrópicas, principalmente viviendas.
- **Pastizal:** área dominada por el estrato inferior con presencia de matas de pastizal natural, y con ausencia de los estratos alto y superior.
- **Agua:** superficies destinadas a represas.

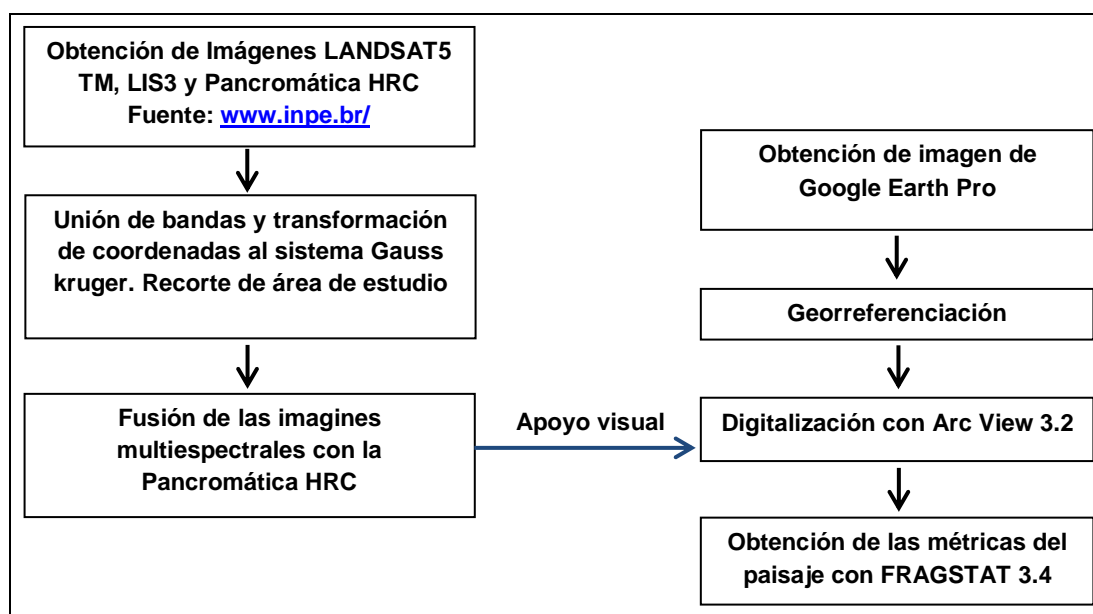


Figura 7. Pasos generales realizados para la obtención de las métricas del paisaje.

En total fueron digitalizadas 7 tipos clases para el Piedemonte, 3 para la Vertiente Oriental (ambiente más húmedo) y 5 para la Vertiente Occidental de la sierra (ver Anexo 3). Se calcularon a nivel de clase para cada punto de conteo las métricas correspondientes, obteniéndose un total de 33 variables considerando los 3 ambientes (ver Anexo 4). En ningún punto de conteo de la Vertiente Oriental participó la clase “Fachinal” que se sitúa en la cima de la sierra de esa vertiente que continúa hacia las Laderas Secas; sí tuvo participación a nivel de paisaje, de esta manera se reflejó sólo a

las Laderas Húmedas vinculado al diseño de interés de este estudio. Tampoco participó la clase “Agua” en ningún punto de conteo, sí a nivel de paisaje. Lo mismo ocurrió para la clase “Suelo Desnudo” en Laderas Secas.

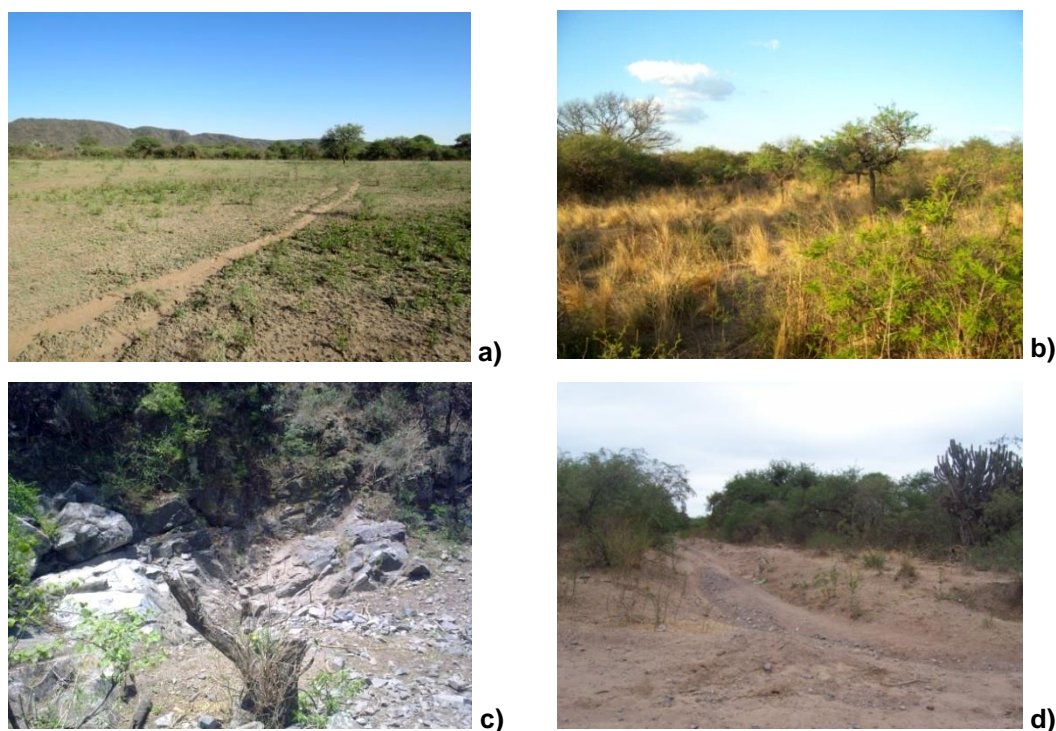


Figura 8. Imágenes fotográficas de algunas de las clases digitalizadas con Arc View 3.2. **a)** Claro en el piedemonte. **b)** Alternancia entre pastizal y fachinal en Ladera Seca. **c)** Claro rocoso en Ladera Húmeda. **d)** Suelo desnudo en el Piedemonte.

2.6.2 Ordenamiento, diversidad beta y heterogeneidad ambiental

En este punto se explica cómo se determinó el ordenamiento de las unidades de muestreo, la diversidad β de la metacomunidad completa de aves y el grado de heterogeneidad ambiental, necesarios para evaluar la correspondencia de la estructura de la metacomunidad con los modelos abordados (predicciones P1 de las hipótesis; ver punto 1.5). También se explica cómo se evaluó la diversidad β para los grupos de especies más afines a cada ambiente (predicciones P2 de las hipótesis).

Se tomó como referencia el trabajo de Anderson *et al.* (2011), quienes proponen en función del objetivo de estudio y el diseño de muestreo, los análisis apropiados para

evaluar la diversidad β (en términos generales: índices clásicos y métodos multivariados); ellos separan claramente 2 conceptos relacionados al término “diversidad β ”:

- 1. Recambio de especies (*turnover*) (recambio direccional):** mide el cambio en la composición de especies entre comunidades desde una unidad de muestreo a otra a lo largo de un gradiente ambiental, espacial o temporal.
- 2. Variación (*variation*) (recambio no direccional):** mide el cambio en la composición de especies entre comunidades entre un conjunto de unidades de la muestra dentro de una amplitud espacial o temporal, o dentro de una determinada categoría de un factor (tal como un tipo de hábitat o tratamiento experimental).

Metacomunidad completa de aves

Para determinar el ordenamiento de las unidades de muestreo, la diversidad β de la metacomunidad y el grado de heterogeneidad ambiental, se optó por el “Ordenamiento con Análisis Indirecto” (tipo de análisis V2 en Anderson *et al.* (2011) del concepto 2). Este es un tipo de análisis multivariado que permite visualizar patrones en gráficos de ordenamientos, en base a medidas de similitudes aplicados al set de datos multivariantes. Por lo tanto, examina la posible relación de la variable respuesta frente una o a varias variables independientes (temporales, espaciales o ambientales). Esto permitió evaluar las segregaciones que establecen las predicciones OE-P1, EM-P1 y MN-P1. También permitió evaluar la diversidad β con más de dos ambientes a la vez, lo cual fue adecuado para el diseño de este estudio. De la amplia variedad de métodos específicos que existen para este tipo de análisis (Anderson *et al.*, 2011), se optó por el “Análisis de Correspondencia sin Tendencias” (*Detrended Correspondence Analysis*, DCA) debido a que se necesitó de una clasificación de la diversidad beta para poder evaluar las predicciones.

El estadístico “Longitud de Gradiente” (LG) que se obtiene con el DCA mide el recambio de especies entre comunidades (Lepš y Šmilauer, 2003). Para la propuesta de clasificación de la diversidad β se tomó como referencia el rango de LG 3-4 que corresponde a una zona intermedia entre la respuesta lineal y unimodal de las especies (Lepš y Šmilauer, 2003). También se utilizó el DCA con las variables de hábitat para

evaluar el grado de heterogeneidad ambiental. Ambas se clasificaron como baja, media y alta (Figura 9).

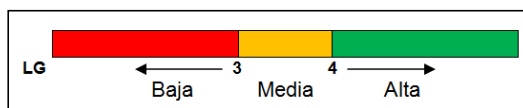


Figura 9. Clasificación de la diversidad beta y la heterogeneidad ambiental de acuerdo al estadístico LG: Baja ($LG < 3$; rojo), Media ($LG: 3-4$; naranja) y Alta ($LG > 4$, verde).

Cuando se visualizó segregación de los ambientes en el diagrama de ordenamiento, para poder discernir si la metacomunidad de aves se correspondió con el modelo de OE o EM, se establecieron relaciones entre la diversidad beta y el grado de heterogeneidad ambiental (Tabla 4) (ver detalles en el punto 1.4.1).

Tabla 4. Combinaciones de la relación entre la diversidad beta y el grado de heterogeneidad ambiental, para poder discernir correspondencia de la metacomunidad de aves con los modelos OE y EM; LG: Baja ($LG < 3$; rojo), Media ($LG: 3-4$; naranja) y Alta ($LG > 4$, verde).

COMBINACIONES	CORRESPONDENCIA
<div style="border: 1px solid black; padding: 5px; margin-bottom: 5px;"> <p style="text-align: center;">Heterogeneidad ambiental</p> <p style="text-align: center;">Diversidad beta</p> </div> <div style="border: 1px solid black; padding: 5px;"> <p style="text-align: center;">Heterogeneidad ambiental</p> <p style="text-align: center;">Diversidad beta</p> </div>	ORDENAMIENTO DE ESPECIES
<div style="border: 1px solid black; padding: 5px; margin-bottom: 5px;"> <p style="text-align: center;">Heterogeneidad ambiental</p> <p style="text-align: center;">Diversidad beta</p> </div> <div style="border: 1px solid black; padding: 5px;"> <p style="text-align: center;">Heterogeneidad ambiental</p> <p style="text-align: center;">Diversidad beta</p> </div>	EFFECTO DE MASA

Como información complementaria para apoyar algunos puntos de la discusión, también se aplicó esta modalidad para evaluar la diversidad beta, por un lado, al grupo de especies de aves “multi-hábitat”, y por otro lado, al grupo de especies de aves más afines a cada ambiente; para ambas épocas y considerando los tres ambientes. Por último, para complementar la interpretación de los gráficos de ordenamientos de la metacomunidad

completa de aves, se aplicó el “Índice de Disimilitud de Jaccard” para ambas épocas y combinaciones de ambientes considerados (LS-LH / LH-P / LS-P). El índice mencionado es el mismo que se explica en el siguiente punto.

Modalidad de especies de aves más afines a cada ambiente

Para obtener la diversidad β de las categorías de abundancias de acuerdo con la modalidad especies de aves más afines a cada ambiente, se utilizó el tipo de análisis T1 del concepto 1 de Anderson *et al.* (2011). Este análisis mide el recambio de especies entre dos ambientes. Es adecuado para esta modalidad porque se necesitó evaluar la dinámica de las especies entre los ambientes LS-LH y LH-P. Se calculó el recambio de especies mediante el “Índice de Disimilitud de Jaccard” ($J_d = 1 - J_s$), siendo:

$$J_s = (C) / (a + b - C) \quad \text{donde,}$$

a = número de especies en el ambiente A.

b = número de especies en el ambiente B.

C = número de especies presentes en ambos ambiente A y B.

Es un índice cualitativo que mide diferencias en la presencia o ausencia de especies. No se consideró un índice cuantitativo que incorpora las abundancias, porque sólo interesó captar las diferencias entre estos grupos (con diferencias sustanciales en abundancias) en base al número de especies compartidas entre los ambientes, por lo tanto, haber considerado datos de abundancias en los cálculos hubiesen generado ruido. Se eligió a J_d porque su rango de valor va desde cero (0) cuando los dos ambientes comparten todas las especies, hasta uno (1) cuando no hay especies compartidas, lo cual permitió hacer una clasificación de la diversidad β que se necesitó para este estudio, y como no se encontró ninguna referencia de clasificación sobre este índice, se propuso la siguiente:

- **Muy alta:** 0,90-1
- **Alta:** 0,6-0,89
- **Media:** 0,40-0,59
- **Baja:** 0,10-0,39
- **Muy baja:** 0-0,09

De acuerdo con las predicciones P2 de las hipótesis, se aplicó este índice para comparar la diversidad beta entre las categorías de abundancias, por un lado, combinando los ambientes LS-LH, y por otro lado, combinando LH-P.

2.6.3 Análisis de correlación de las aves con los factores locales

Para evaluar las correlaciones de las abundancias de las especies de aves con los factores ambientales, se aplicó el “Análisis de Gradiente Directo” porque permite relacionar múltiples variables respuestas con una o múltiples variables predictoras (Lepš y Šmilauer, 2003). Se lo llevó a cabo para:

- Evaluar las predicciones de correlación OE-P3, EM-P3 y MN-P3, correspondiente a la modalidad especies de aves más afines a cada ambiente.
- Determinar los factores locales que explicaron la diversidad β de metacomunidad completa de aves.

Previamente se realizó el “Análisis de Correspondencia sin Tendencias” (*Detrended Correspondence Analysis*, DCA) para conocer la longitud del gradiente de la variabilidad de los datos, valor que permite decidir si es conveniente realizar un “Análisis Canónico de Correspondencias” (*Canonical Correspondence Analysis*, CCA) o un “Análisis de Redundancia” (*Redundancy Analysis*, RDA). Si el valor del gradiente es <3 se recomienda llevar a cabo un RDA, si es >4 un CCA, y si se encuentra entre 3-4 ambos métodos de ordenamiento trabajan razonablemente bien. En todos los casos en que se llevó a cabo un CCA, se optó por mostrar los gráficos mediante un “Análisis de Correspondencia Canónico Restringido” (DCCA), porque no presentan efecto de arco (Lepš y Šmilauer, 2003). Todos los análisis fueron realizados con el programa CANOCO 4.56 (Ter Braak y Šmilauer, 2002).

Se establecieron como variables respuestas a las abundancias relativas de cada especie de ave. Las variables predictoras estuvieron vinculadas a la composición y estructura de la vegetación, métricas del paisaje y a la altitud. La suma del número de variables predictoras fue de 102 para los ambientes de Laderas Secas-Laderas Húmedas, 119 para Laderas Húmedas-Piedemonte, y en total para los tres ambientes de 125 (ver Anexo 7).

Debido a que la cantidad de variables predictoras originales excede notablemente al número de variables respuestas (Tabla 5), lo cual por regla general no es recomendable para el análisis, se recurrió a disminuir la cantidad de variables independientes llevando a cabo un “Análisis de Gradiente Directo” de vegetación, con el objetivo de obtener los valores de cada unidad de muestreo correspondientes a los dos primeros ejes canónicos. Estos valores resumen la variabilidad de la vegetación y pueden ser utilizados como *proxy* (Lepš y Šmilauer, 1999) de todas las variables vinculadas a la flora (composición y estructura). El nombre de estos valores puede variar según el software, en CANOCO 4.56 se llaman específicamente “*Sample scores*”. A continuación se detallan los fundamentos y pasos seguidos para esta modalidad de reducción del número de variables predictoras:

- 1. Análisis de Gradiente Directo de plantas.** Se utilizó como variables respuestas a las densidades absolutas de cada especie de planta y como variables predictoras a las variables de estructura de vegetación, métricas del paisaje y altitud. Esto se fundamenta porque existe vinculación entre las características estructurales de la vegetación con su composición, así como las métricas del paisaje y la altitud pueden influir en las abundancias y presencia de las especies de plantas. Este análisis se realizó específicamente para cada combinación de ambientes abordados.
- 2. Valores “*Sample scores*” como variables *proxy* E1 y E2.** En función del análisis llevado a cabo en el paso 1, se conformaron con los valores “*Sample scores*” dos nuevas variables denominadas para la presente tesis como *proxy* E1 y E2. Estos valores fueron extraídos del “archivo .SOL” de la salida de CANOCO 4.56 (ver ejemplo en la Figura 10).
- 3. Matriz definitiva de las variables predictoras.** Esta matriz fue la que se confrontó con la matriz de las abundancias de aves, y se conformó con las dos variables *proxy* E1 y E2 (que contienen la información de la variabilidad de la estructura y composición de la vegetación), las métricas del paisaje y la altitud (ver ejemplo en la Figura 11).

De esta manera, se logró reducir considerablemente el número de variables para cada combinación de ambientes que se necesitó analizar (Tabla 5). Las variables ambientales fueron estandarizadas y las variables dependientes transformadas

logarítmicamente con el programa CANOCO 4.56, que provee una transformación flexible mediante la fórmula $Y=\log(A*y+1)$. Debido a los valores bajos de abundancias relativas (rango de 0-0,1) de muchas especies de aves, se optó por usar el valor 10 para A en la formula, de acuerdo a lo sugerido por Lepš y Šmilauer (2003). La significación de los ejes y de cada variable seleccionada se realizó mediante el test de permutación de Monte Carlo modelo completo (cuando fue posible) o la prueba de modelo reducido (999, $p<0,05$). De los tipos de permutaciones disponibles en el programa CANOCO 4.56, se utilizó la “Cuadrícula Espacial Rectangular” (“*Rectangular Spatial Grid*”) porque fue la que mejor se adecuó al diseño de muestreo de este trabajo. Para obtener la proporción de la composición de las especies explicada por las variables ambientales se dividió la “Sumatoria de Autovalores Canónicos” sobre la “Sumatoria de Autovalores” (total de variación de las variables respuestas), multiplicado por 100 para expresar en porcentaje.

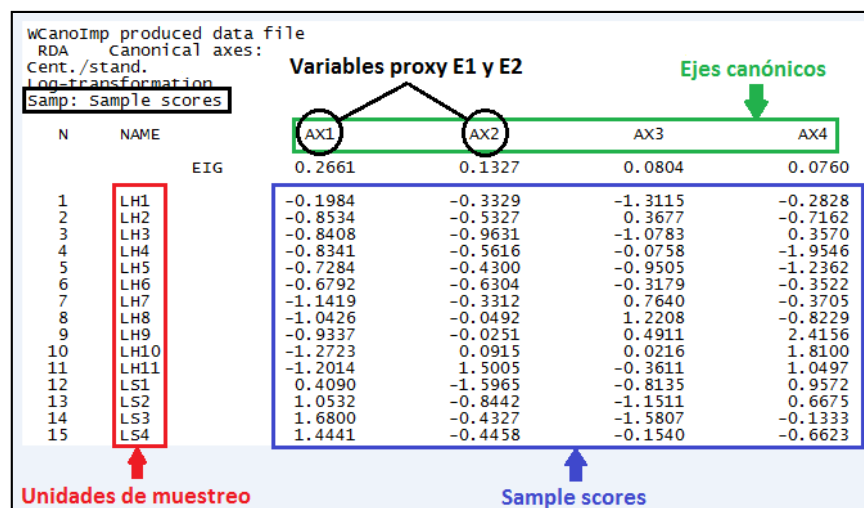


Figura 10. Vista parcial de la tabla que contiene los valores “*Sample scores*” en el “archivo .SOL” del programa Canoco 4.56.

Tabla 5. Números de las variables predictoras originales, predictoras definitivas y dependientes, para todas las combinaciones de ambientes. **ER:** época reproductiva; **EnR:** época no reproductiva.

COMBINACIONES DE AMBIENTES	NÚMERO DE VARIABLES			
	Predictoras originales	Predictoras definitivas	Dependientes (ER)	Dependientes (EnR)
LS-LH-P	125	36	104	79
LS-LH	102	20	29	20
LH-P	119	32	38	31

	Variables proxy		Métricas del paisaje				
	E1	E2	ALT	NPB	NPCLR	NPP	NPF
LH1	-0,1984	-0,3329	522	1	2	0	0
LH2	-0,8534	-0,5327	527	1	2	0	0
LH3	-0,8408	-0,9631	541	1	2	0	0
LH4	-0,8341	-0,5616	551	1	3	0	0
LH5	-0,7284	-0,4300	572	1	1	0	0
LH6	-0,6792	-0,6304	536	2	4	0	0
LH7	-1,1419	-0,3312	552	1	2	0	0
LH8	-1,0426	-0,0492	573	1	1	0	0
LH9	-0,9337	-0,0251	542	1	0	0	0
LH10	-1,2723	0,0915	567	1	0	0	0
LH11	-1,2014	1,5005	644	1	0	0	0
LS1	0,4090	-1,5965	575	1	0	1	4
LS2	1,0532	-0,8442	578	2	0	0	2
LS3	1,6800	-0,4327	594	2	0	2	8
LS4	1,4441	-0,4458	599	6	0	3	3

Figura 11. Vista parcial de una matriz definitiva de las variables predictoras. Se observan en la segunda y tercer columna los valores "Sample scores" extraídos de la tabla mostrada en la figura 9, asignados a cada unidad de muestreo (primera columna). ALT: altitud.

3. RESULTADOS

3.1 Riqueza de aves

Se registró en los puntos de muestreo de los tres ambientes y ambas épocas (reproductiva y no reproductiva), un total de 118 especies de aves, pertenecientes a 14 órdenes y 33 familias. El total de especies para la época reproductiva fue de 104 y para la época no reproductiva de 79. En ambas épocas, el Piedemonte (P) albergó la mayor riqueza específica, seguido por las Laderas Secas (LS), siendo las Laderas Húmedas (LH) el ambiente con la menor cantidad de especies detectadas. Para ambas épocas se registró un mayor número de especies que hacen uso exclusivo de P (Tabla 6).

Tabla 6. Riquezas específicas de aves. **T:** total; **Af:** más afines a cada ambiente; **Ex:** exclusivas.

	LADERAS SECAS			LADERAS HÚMEDAS			PIEDEMONTE		
	T	Af	Ex	T	Af	Ex	T	Af	Ex
Época reproductiva	67	22	11	40	7	12	76	31	23
Época no reproductiva	49	16	6	32	4	6	62	27	22

3.2 Mecanismos principales

Tanto en la época reproductiva como no reproductiva, la estructura de la metacomunidad completa de aves se correspondió con el modelo de “**Ordenamiento de Especies**”. Los “Análisis de Correspondencia sin Tendencias” (*Detrended Correspondence Analysis*, DCA) llevados a cabo (ver punto 2.6.2), mostraron que los ordenamientos de las unidades de muestreo de acuerdo con las especies de aves tuvieron segregaciones moderadas entre los ambientes (Figuras 12a y b). Por lo tanto, se evidenció la existencia del componente respuesta del nicho sintético. Estos resultados permitieron descartar al “Modelo Neutral”, el cual no reconoce la existencia de nicho. Como los modelos “Ordenamiento de Especies” y “Efecto de Masa” incorporan el efecto local en sus explicaciones, para discernir la correspondencia de la metacomunidad de aves con uno u otro modelo, se recurrió a evaluar la relación entre el grado de heterogeneidad ambiental y la respuesta de la diversidad beta asociada.

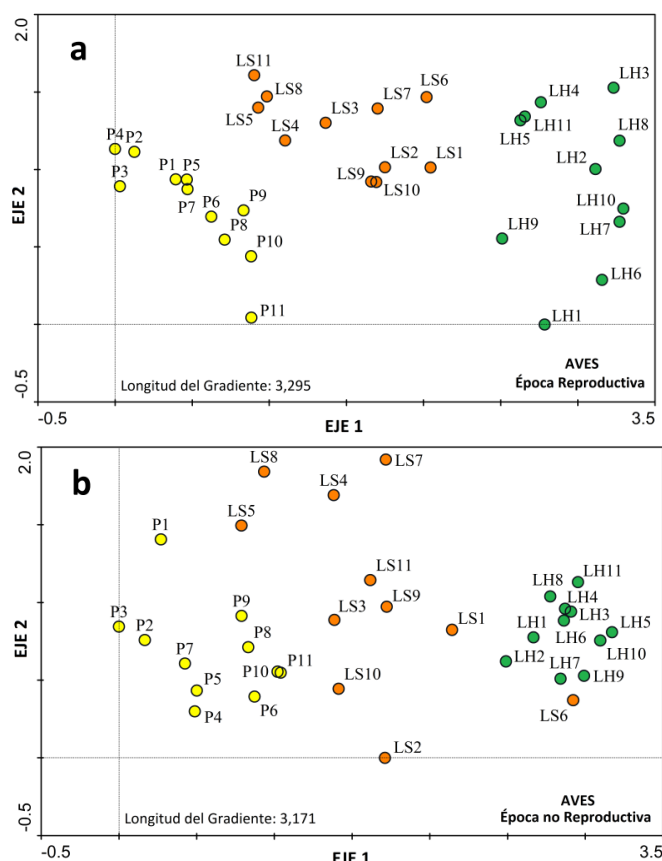


Figura 12. Diagramas de ordenamientos DCA de los puntos de muestreos con todas las especies de aves de los tres ambientes y para ambas épocas. LS: Laderas Secas; LH: Laderas Húmedas; P: Piedemonte.

Los valores de las longitudes de los gradientes se ubicaron en el rango 3-4 (diversidad beta media) (Tablas 7 y 8).

Tabla 7. Resumen DCA de la Metacomunidad completa de aves. Época reproductiva.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,544	0,114	0,090	0,052	2,244
Longitud del gradiente	3,295	1,608	1,578	1,257	
Porcentaje acumulado de la variancia de especies	24,3	29,4	33,4	35,7	
Sumatoria de Autovalores					2,244

Tabla 8. Resumen DCA de la Metacomunidad completa de aves. Época no reproductiva.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,537	0,175	0,124	0,077	2,678
Longitud del gradiente	3,171	1,919	2,148	1,403	
Porcentaje acumulado de la variancia de especies	20,1	26,6	31,2	34,1	
Sumatoria de Autovalores					2,678

El ambiente LH mostró más similitud con el ambiente LS que con P respecto a la avifauna, siendo notable la separación acentuada entre este último ambiente y LH. Además, el ambiente LS fue más similar a P que a LH (Figura 12; Tabla 9).

Tabla 9. Índice de Disimilitud de Jaccard para ambas épocas y combinaciones de ambientes.

COMBINACIONES DE AMBIENTES	ÉPOCA REPRODUCTIVA	ÉPOCA NO REPRODUCTIVA
LS-LH	0,68	0,55
LH-P	0,75	0,73
LS-P	0,45	0,48

Considerando los tres ambientes, las especies de aves “multi-hábitat” para ambas épocas mostraron una diversidad β baja, mientras que las especies de aves más afines a cada ambiente una diversidad β alta (Tabla 10; ver todos los resúmenes DCA en Anexo 5).

Tabla 10. Total de especies de aves “multi-hábitat” y más afines a cada ambiente, y sus Longitudes de Gradientes (LG) para ambas épocas considerando los tres ambientes.

GRUPOS DE ESPECIES	ÉPOCA REPRODUCTIVA		ÉPOCA NO REPRODUCTIVA	
	Total	LG	Total	LG
Especies “multi-hábitat”	62	2,557	45	2,553
Especies más afines a cada ambiente	42	4,779	34	4,814

Los ordenamientos de las unidades de muestreo de acuerdo con las variables ambientales (Figuras 13a y b), mostraron para ambas épocas una heterogeneidad ambiental baja, con longitudes de gradientes <3 (Tablas 11 y 12). Se evidenció para ambas épocas, que LH presentó un menor contraste con LS que con P.

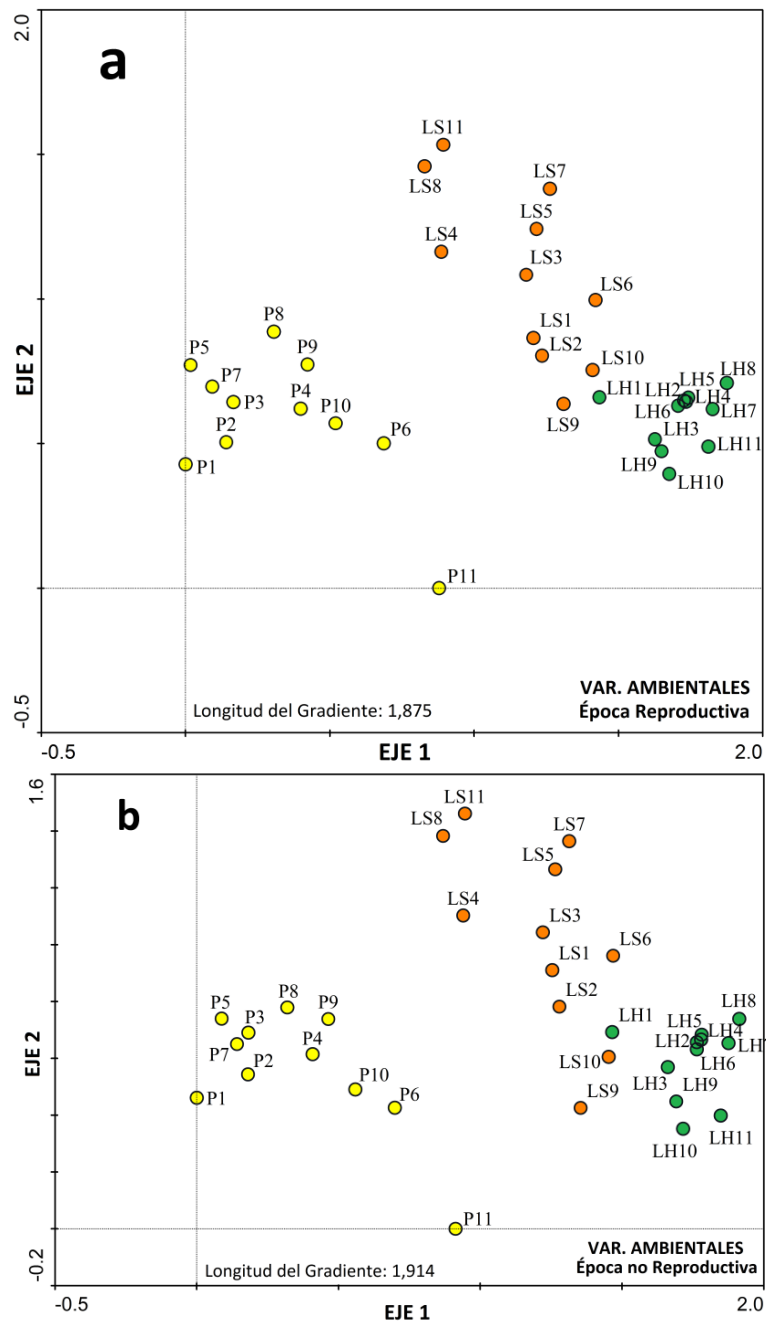


Figura 13. Diagramas de ordenamientos DCA de los puntos de muestreos con todas las variables ambientales de los tres ambientes y para ambas épocas. LS: Laderas Secas; LH: Laderas Húmedas; P: Piedemonte.

Tabla 11. Resumen DCA de las variables ambientales. LS-LH-P. Época reproductiva.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,260	0,068	0,058	0,028	1,107
Longitud del gradiente	1,875	1,534	1,201	1,132	
Porcentaje acumulado de la variancia de especies	23,5	29,6	34,8	37,3	
Sumatoria de Autovalores					1,107

Tabla 12. Resumen DCA de las variables ambientales. LS-LH-P. Época no reproductiva.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,263	0,069	0,052	0,033	1,123
Longitud del gradiente	1,914	1,462	1,396	1,050	
Porcentaje acumulado de la variancia de especies	23,4	29,6	34,2	37,2	
Sumatoria de Autovalores					1,123

El ambiente LS se ubicó como un intermedio entre LH y P, y mostró, aunque levemente, un menor contraste con LH que con P. Esto también se reflejó en los valores de las longitudes de gradientes obtenidos para las diferentes combinaciones de ambientes, y mostraron para todos los casos una heterogeneidad ambiental baja (Tabla 13; ver resúmenes DCA en el Anexo 6).

Tabla 13. Longitudes de gradientes para ambas épocas y combinaciones de ambientes de acuerdo con las variables ambientales.

COMBINACIONES DE AMBIENTES	LONGITUD DE GRADIENTE	
	Época reproductiva	Época no reproductiva
LS-LH	1,503	1,538
LH-P	1,854	1,877
LS-P	1,660	1,710

Los resultados expuestos sobre la modalidad metacomunidad completa, mostraron que tanto en la época reproductiva como no reproductiva, los ambientes tuvieron segregaciones moderadas de acuerdo con las especies de aves, y que la heterogeneidad ambiental fue baja con una respuesta media de la diversidad β de aves (Figura 14). Esto fue consistente con el modelo de “**Ordenamiento de Especies**” (OE) (Predicción OE-P1). Los mecanismos de dispersión establecidos por el “Efecto de Masa” no fueron suficientes para contrarrestar el efecto local de OE. Por lo tanto, los **mecanismos principales** determinantes de la estructura la metacomunidad completa de aves, correspondieron al efecto local que generaron las características diferenciales de los hábitats. En el siguiente punto se muestran las variables ambientales significativas que explicaron la diversidad β .

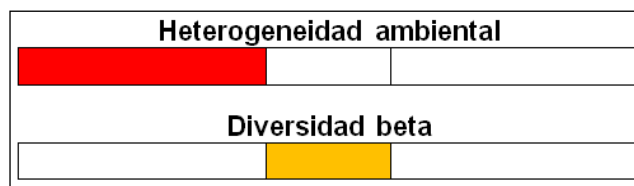


Figura 14. Relación entre la diversidad β de la metacomunidad completa de aves y el grado de heterogeneidad ambiental, que permitió discernir correspondencia de la metacomunidad de aves entre los modelos OE y EM; LG: Baja (LG<3; rojo), Media (LG: 3-4; naranja).

3.2.1 Factores locales determinantes

Se llevó a cabo el “Análisis de Gradiente Directo” (ver punto 2.6.3) para conocer cuáles fueron las variables ambientales que explicaron la diversidad β de la metacomunidad completa de aves. De acuerdo con los valores de las longitudes de gradientes (LG) (Tablas 7 y 8), tanto para la época reproductiva como no reproductiva de las aves, se realizó el “Análisis de Redundancia” (*Redundancy Analysis*, RDA) (Figuras 15 y 16; Tablas 14 y 17).

Para la obtención de las variables *proxy* E1 y E2 que contienen la variabilidad de la vegetación (composición y estructura) (ver punto 2.6.3), se llevaron a cabo análisis RDA para ambas épocas (LG=2,883). Para los análisis mostrados en las figuras 15 y 16, tanto para la composición como para la estructura de la vegetación, fueron consideradas como relevantes las tres variables que tuvieron los valores más altos de correlación con los *proxy* E1 y E2, siempre superiores a 0,6 o inferiores a -0,6. En los Anexos 8, 9, 10, 11, 12 y 13 se muestran estas correlaciones para todas las variables de composición y estructura de la flora.

En la **época reproductiva** fueron 7 las variables ambientales significativas ($p < 0,05$) (Figura 15; Tabla 14); las variables *proxy* de vegetación E1 y E2 mostraron 9 variables relevantes de composición (Tabla 15), y 6 de estructura (Tabla 16).

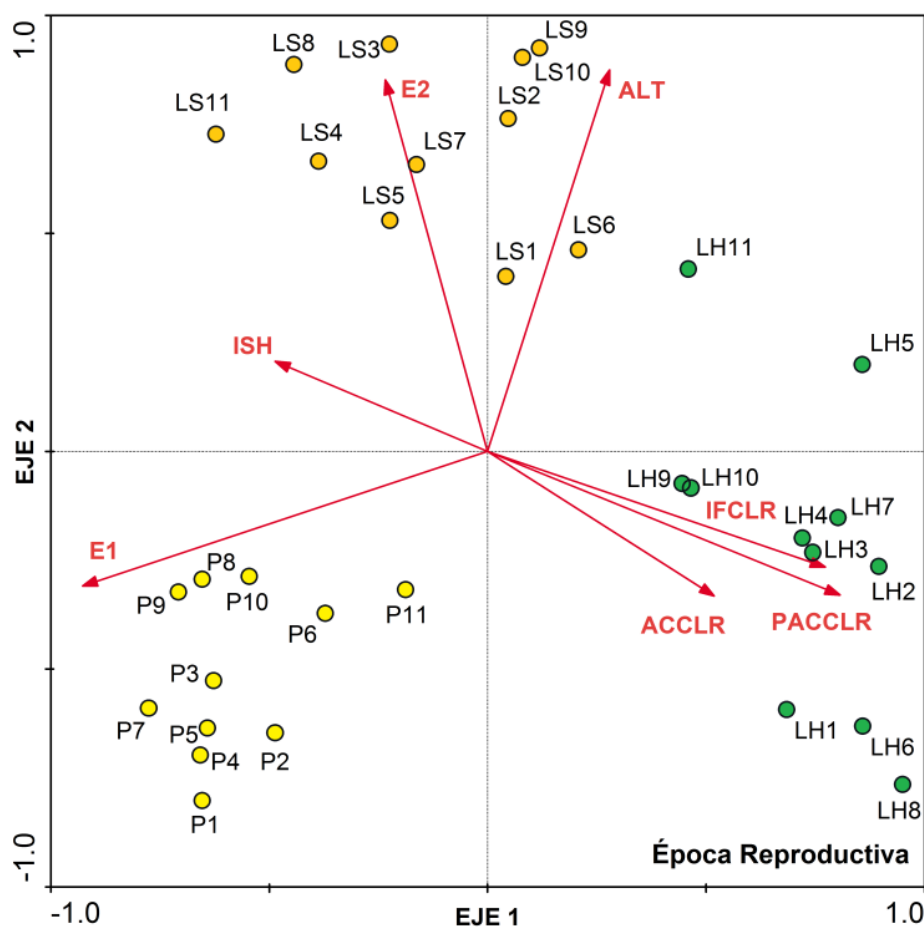


Figura 15. Análisis RDA de la metacomunidad completa de aves. Gráfico entre puntos de muestreo de los tres ambientes y las variables ambientales significativas ($p < 0,05$) (vectores rojos). **E1**: variable proxy de vegetación (Tablas 15 y 16; ver Anexos 8 y 9); **ISH**: Índice de Heterogeneidad de Shannon-Wiener; **E2**: variable proxy de vegetación (Tablas 15 y 16; ver Anexos 10 y 11); **ALT**: Altitud; **IFCLR**: Índice de Forma del Claro Rocoso; **PACCLR**: Porcentaje de Adyacencias Comunes del Claro Rocoso; **ACCLR**: Área de Clase del Claro Rocoso. **LS**: Laderas Secas; **LH**: Laderas Húmedas; **P**: Piedemonte.

Tabla 14. Resumen RDA para la época reproductiva. Metacomunidad completa de aves.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,279	0,118	0,067	0,039	1
Correlación Especies-VARIABLES Ambientales	0,968	0,942	0,898	0,891	
Porcentaje acumulado de la variancia:					
Especies	27,9	39,7	46,4	50,3	
Especies-VARIABLES Ambientales	48,8	69,4	81,2	88	
Sumatoria de Autovalores					1
Sumatoria de Autovalores Canónicos					0,572

Tabla 15. Variables de composición de la flora con valores más altos de correlación con los proxy E1 y E2, superiores a 0,6 e inferiores a -0,6. Válido para ambas épocas. Metacomunidad completa de aves.

	E1	E2
+	<i>Solanum argentinum</i> (0,7958)	<i>Acacia aroma</i> (0,8569)
	<i>Castela coccinea</i> (0,7613)	<i>Aloysia gratissima</i> (0,6912)
	<i>Lippia turbinata</i> (0,7374)	<i>Schinus sp.</i> (0,6245)
-	<i>Ruprechtia apetala</i> (-0,8435)	Sin variables relevantes
	<i>Acalypha lycioides</i> (-0,8114)	
	<i>Caesalpinia paraguariensis</i> (-0,8034)	

Tabla 16. Variables de estructura de la vegetación con valores más altos de correlación con los proxy E1 y E2, superiores a 0,6 e inferiores a -0,6. Época reproductiva. Metacomunidad completa de aves.

	E1	E2
+	Sin variables relevantes	Altura del Estrato Inferior (0,7093)
		Cobertura del Estrato Inferior (0,6189)
-	Rango de Cobertura del Estrato Superior (-0,6602)	Cobertura del Estrato Alto (-0,6222)
	Rango Densidad de Lianas (-0,6125)	
	Densidad de Lianas (-0,6047)	

El test de Monte Carlo mostró que las 7 variables ambientales de la figura 15 explicaron de manera significativa el 57,2%¹ de la varianza ($F=4,764$; $p=0,0010$). El primer eje canónico también fue significativo ($F=9,664$; $p=0,0010$).

En la **época no reproductiva** fueron 6 las variables ambientales significativas ($p<0,05$) (Figura 16; Tabla 17); las variables proxy de vegetación E1 y E2 mostraron 9 variables relevantes de composición (Tabla 15), y 6 de estructura (Tabla 18).

El test de Monte Carlo mostró que las 6 variables ambientales de la figura 16 explicaron de manera significativa el 49,4% de la varianza ($F=4,235$; $p=0,0010$). El primer eje canónico también fue significativo ($F=8,592$; $p=0,0010$).

¹ Se calculó mediante la división entre la Sumatoria de Autovalores Canónicos sobre la Sumatoria de Autovalores multiplicado por 100. Válido también para la figura 16.

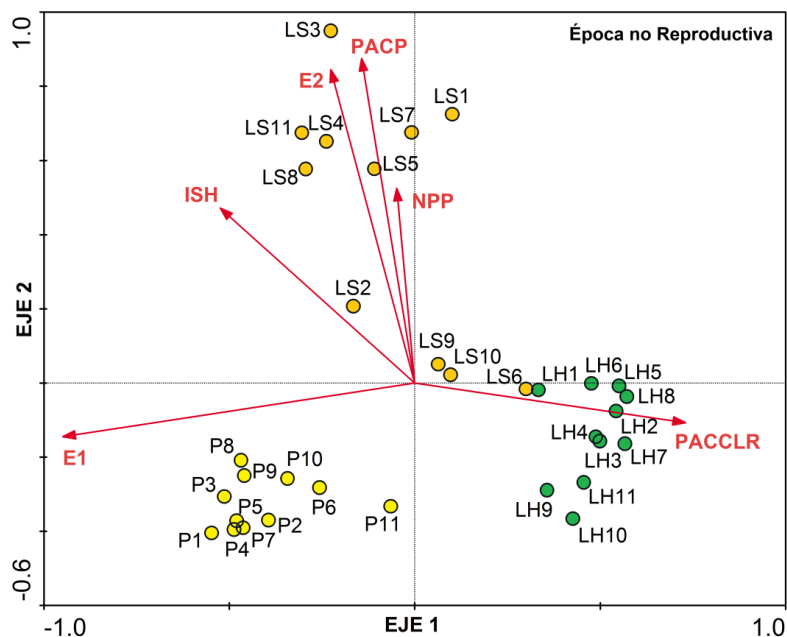


Figura 16. Análisis RDA de la metacomunidad completa de aves. Gráfico entre puntos de muestreo de los tres ambientes y las variables ambientales significativas ($p < 0,05$) (vectores rojos). **E1**: variable *proxy* de vegetación (Tablas 15 y 18; ver Anexos 8 y 12); **ISH**: Índice de Heterogeneidad de Shannon-Wiener; **E2**: variable *proxy* de vegetación (Tablas 15 y 18; ver Anexos 10 y 13); **PACP**: Porcentaje de Adyacencias Comunes del Pastizal; **NPP**: Número de Parches del Pastizal; **PACCLR**: Porcentaje de Adyacencias Comunes del Claro Rocoso; **LS**: Laderas Secas; **LH**: Laderas Húmedas; **P**: Piedemonte.

Tabla 17. Resumen RDA para la época no reproductiva. Metacomunidad completa de aves.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,248	0,095	0,049	0,045	1
Correlación Especies-Variabes Ambientales	0,96	0,891	0,835	0,855	
Porcentaje acumulado de la variancia:					
Especies	24,8	34,4	39,3	43,7	
Especies-Variabes Ambientales	50,3	69,5	79,4	88,5	
Sumatoria de Autovalores					1
Sumatoria de Autovalores Canónicos					0.494

Tabla 18. Variables de estructura de la vegetación con valores más altos de correlación con los *proxy* E1 y E2, superiores a 0,6 e inferiores a -0,6. Época no reproductiva. Metacomunidad completa de aves.

	E1	E2
+	Sin variables relevantes	Altura del Estrato Inferior (0,7613) Cobertura del Estrato Inferior (0,6611)
-	Número de Estratos (-0,6674) Rango de Cobertura del Estrato Superior (-0,6602) Rango Densidad de Lianas (-0,6125)	Cobertura del Estrato Alto (-0,6222)

Los resultados expuestos sobre las correlaciones, mostraron que los factores locales relevantes para la avifauna del ambiente Laderas Húmedas, a diferencia de las Laderas Secas y el Piedemonte, estuvieron vinculados a un ambiente más homogéneo, con un bosque de estructura vertical más compleja, y composición de flora más similar a un bosque de Yungas y/o Chaco Serrano. La altitud estuvo positivamente asociada a los ambientes LS y LH. Si bien LS y P fueron los más heterogéneos, el primero se diferenció por mostrar al pastizal como clase relevante para la avifauna.

3.3 Mecanismos internos

Con las especies más afines a cada ambiente agrupadas por categorías de abundancias, se evaluaron predicciones de diversidad β , y de correlaciones de las aves con los factores locales, predicciones P2 y P3 respectivamente (ver punto 1.5). Se analizó la dinámica de las aves desde las Laderas Húmedas hacia las Laderas Secas y Piedemonte, y viceversa. Esta modalidad contribuyó a evaluar los mecanismos de manera estricta tal como lo plantean los modelos de metacomunidades, y a su vez posibilitó determinar si existieron combinaciones de modelos, por lo tanto, también mecanismos actuantes que no pudieron ser detectados con la modalidad metacomunidad completa de aves (ver detalles de este planteamiento en el punto 1.4). Se evidenció que los **mecanismos internos** actuantes correspondieron a una combinación de los modelos “Ordenamiento de Especies” (OE) y “Efecto de Masa” (EM), con dominancia de los efectos locales de OE por sobre los mecanismos de dispersión de EM. No se cumplieron ninguna de las predicciones correspondientes al “Modelo Neutral” planteadas para esta tesis.

3.3.1 Diversidad beta

Se determinó la diversidad β mediante el “Índice de Disimilitud de Jaccard”, para cada categoría de abundancia y combinación de ambientes en ambas épocas (Figuras 17a y b).

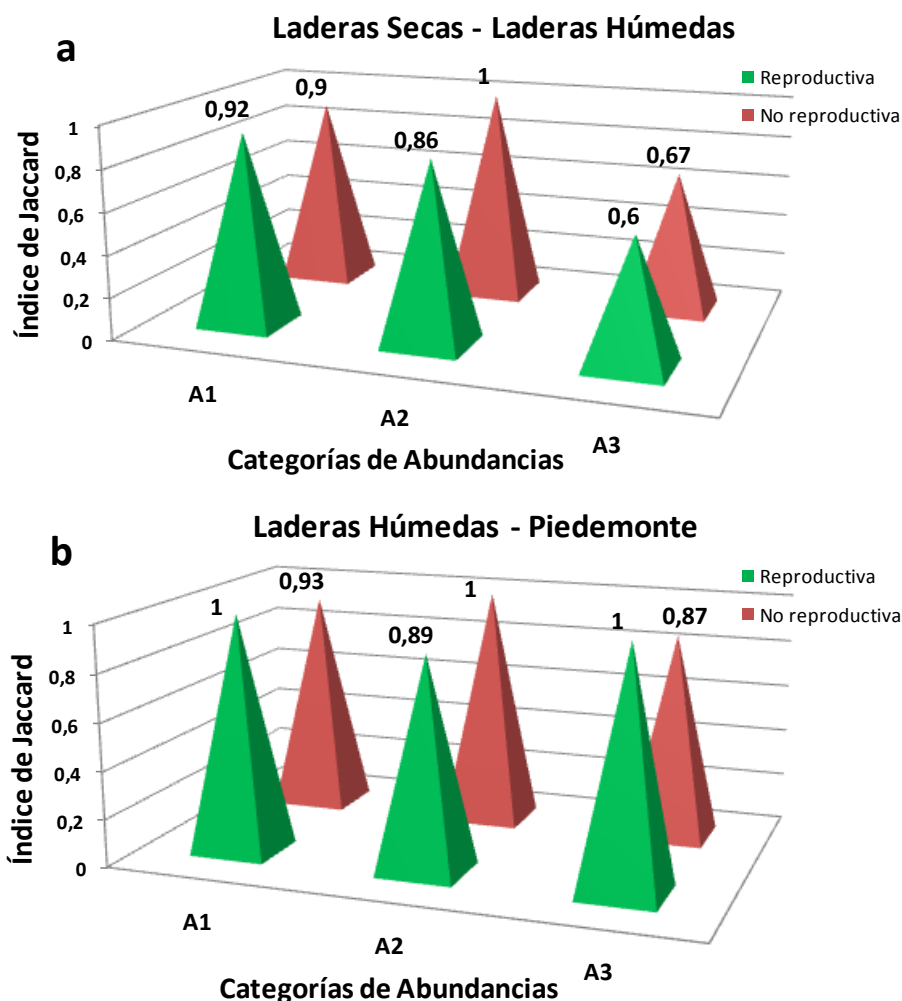


Figura 17. Representación gráfica de los valores de disimilitud de Jaccard para las categorías de abundancias de las especies de aves. Abundancia baja (**A1**), media (**A2**) y alta (**A3**). Dinámica de las especies para ambas épocas, **a**) entre las Laderas Secas y Laderas Húmedas, y **b**) entre las Laderas Húmedas y el Piedemonte.

En la época reproductiva, entre los ambientes LH-P, la diversidad β para la categoría A3 (especies con abundancias altas) y A1 (especies con abundancias bajas), fue muy alta (alcanzando máxima disimilitud), y fue alta para A2 (especies con abundancias medias) (Figura 17b: época reproductiva). Este caso fue sólo consistente con la predicción OE-P2 del modelo de "Ordenamiento de Especies".

En el resto de los casos (Figuras 17a, y b: época no reproductiva), las diversidades β de las especies más abundantes (A3) fueron altas, y menores que el resto de las categorías, mostrando A1 y A2 diversidades β altas y muy altas. Esto fue consistente con las predicciones OE-P2 y EM-P2, y por lo tanto, existieron combinaciones de mecanismos actuantes de ambos modelos (OE y EM). De acuerdo con los valores de las

diversidades β de A3, la intensidad del “Efecto de Masa” fue baja en los tres casos, especialmente entre los ambientes más contrastados (LH-P), lo cual demostró que OE actuó con intensidad alta en estos casos.

De las especies más afines compartidas entre LS y P, fue registrada a *Sporophila caerulescens* en LH durante la época reproductiva, y a *Ortalis canicollis* en la época no reproductiva. Una limitante del diseño, fue que no se tuvo certeza sobre cuál fue la población de origen (si LS o P), cuando se registraron individuos de estas especies en LH. No obstante, sólo fueron dos casos puntuales y sus incorporaciones al análisis no alteraron los resultados expuestos.

3.3.2 Correlaciones de las aves con los factores locales

Se evaluaron las correlaciones de las abundancias de las aves más afines a cada ambiente con los factores ambientales (Figuras 18, 19, 20 y 21; Tablas 20, 22, 24 y 26). En todos los casos las longitudes de los gradientes (LG) obtenidos con DCA fueron mayores a 4 (Tabla 19). Por lo tanto, se llevó a cabo el “Análisis Canónico de Correspondencias” (*Canonical Correspondence Analysis*, CCA), optándose por mostrar los gráficos mediante un “Análisis de Correspondencia Canónico Restringido” (DCCA) porque no presentan efecto de arco (Lepš y Šmilauer, 2003).

Tabla 19. Longitudes de gradientes DCA para ambas épocas y combinaciones de ambientes.

COMBINACIONES DE AMBIENTES	LONGITUD DE GRADIENTE	
	Época reproductiva	Época no reproductiva
LS-LH	4,316	4,703
LH-P	7,167	5,505

Para la obtención de las variables *proxy* E1 y E2 que contienen la variabilidad de la vegetación (composición y estructura) (ver punto 2.6.3), se llevó a cabo el análisis RDA en todos los casos (LS-LH ambas épocas: LG=2,028; LH-P ambas épocas: LG=2,839). Para los análisis mostrados en las figuras 18, 19, 20 y 21, tanto para la composición como para la estructura de la vegetación, fueron consideradas como relevantes las tres variables que tuvieron los valores más altos de correlación con los *proxy* E1 y E2, siempre superiores a 0,6 o inferiores a -0,6. En los Anexos 14, 15, 16, 17, 18, 19 y 20 se

muestran estas correlaciones para todas las variables de composición y estructura de la flora.

Para los ambientes **LS-LH** en la **época reproductiva** fueron 5 las variables ambientales significativas ($p < 0,05$) (Figura 18; Tabla 20), entre ellas la variable *proxy* de vegetación E2, que mostró a 4 variables relevantes de composición, sin destacar a ninguna de estructura (Tabla 21).

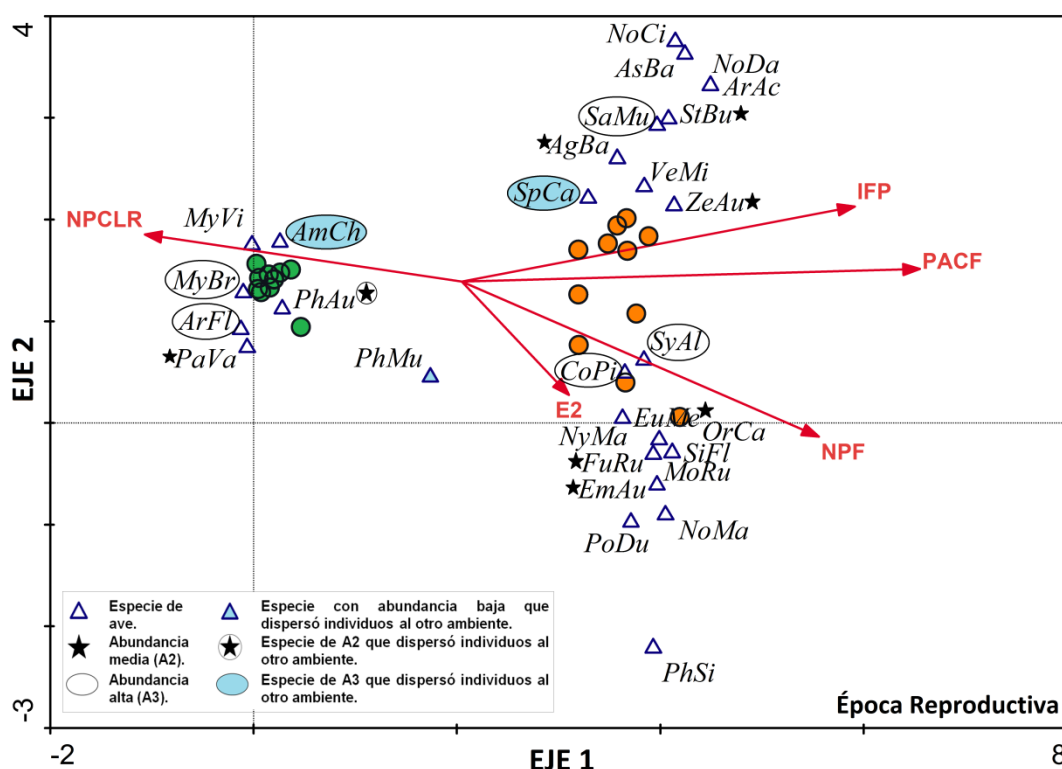


Figura 18. Análisis DCCA para la época reproductiva. Laderas Secas (naranja) y Laderas Húmedas (verde). Variables ambientales significativas ($p < 0,05$) (vectores rojos). **NPCLR**: Número de Parches del Claro Rocos; **IFP**: Índice de Forma del Pastizal; **PACF**: Porcentaje de Adyacencias Comunes del Fachinal; **NPF**: Número de Parches del Fachinal; **E2**: variable proxy de vegetación (Tabla 21; ver Anexos 14 y 15).

Tabla 20. Resumen DCCA para la época reproductiva. LS-LH.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,900	0,200	0,050	0,027	2,588
Longitud del gradiente	4,164	1,955	2,653	2,126	
Correlación Especies-Variables Ambientales	0,988	0,906	0,853	0,849	
Porcentaje acumulado de la variancia:					
Especies	34,8	42,5	44,4	45,4	
Especies-Variables Ambientales	56,0	68,4	0	0	
Sumatoria de Autovalores					2,588
Sumatoria de Autovalores Canónicos					1,598

Tabla 21. Variables de composición y estructura de la vegetación con valores más altos de correlación con el *proxy* E2, superiores a 0,6 e inferiores a -0,6. Época reproductiva. Laderas Secas-Laderas Húmedas.

	COMPOSICIÓN	ESTRUCTURA
+	<i>Lantana sp.</i> (0,7597) <i>Salvia cuspidata</i> (0,7198) <i>Prosopis nigra</i> (0,6481)	Sin variables relevantes
-	<i>Sida sp.</i> (-0,64)	Sin variables relevantes

El test de Monte Carlo mostró que las 5 variables ambientales de la figura 18 explicaron de manera significativa el 62%² de la varianza ($F=5,169$; $p=0,0010$). El primer eje canónico también fue significativo ($F=8,529$; $p=0,0010$). Se determinó que de las 7 especies más abundantes, sólo 2 dispersaron individuos, *Amazilia chionogaster* desde LH hacia LS y *Sporophila caerulescens* desde LS hacia LH. Por lo tanto, estas especies se ubicaron con más proximidad al inicio de los vectores y de los puntos de muestreo de su correspondiente ambiente colindante, indicando que tuvieron una menor correlación con las variables ambientales que el resto de las especies más abundantes que no dispersaron individuos (*Myioborus bruniceps*, *Arremon flavirostris*, *Saltatricula multicolor*, *Synallaxis albescens* y *Columbina picui*). De manera similar ocurrió con las especies de las otras categorías de abundancias que mostraron dispersión. De las 8 especies con abundancias intermedias, sólo *Pheucticus aureoventris* dispersó individuos, mientras que de las 14 especies con abundancias bajas solamente *Phaeomyias murina* fue registrada en ambos ambientes.

Para los ambientes **LH-P** en la **época reproductiva** fueron 3 las variables ambientales significativas ($p<0,05$) (Figura 19; Tabla 22), entre ellas la variable *proxy* de vegetación E1, que mostró a 6 variables relevantes de composición y a 4 de estructura (Tabla 23).

² Se calculó mediante la división entre la Sumatoria de Autovalores Canónicos sobre la Sumatoria de Autovalores multiplicado por 100. Válido también para las 3 figuras 19, 20 y 21.

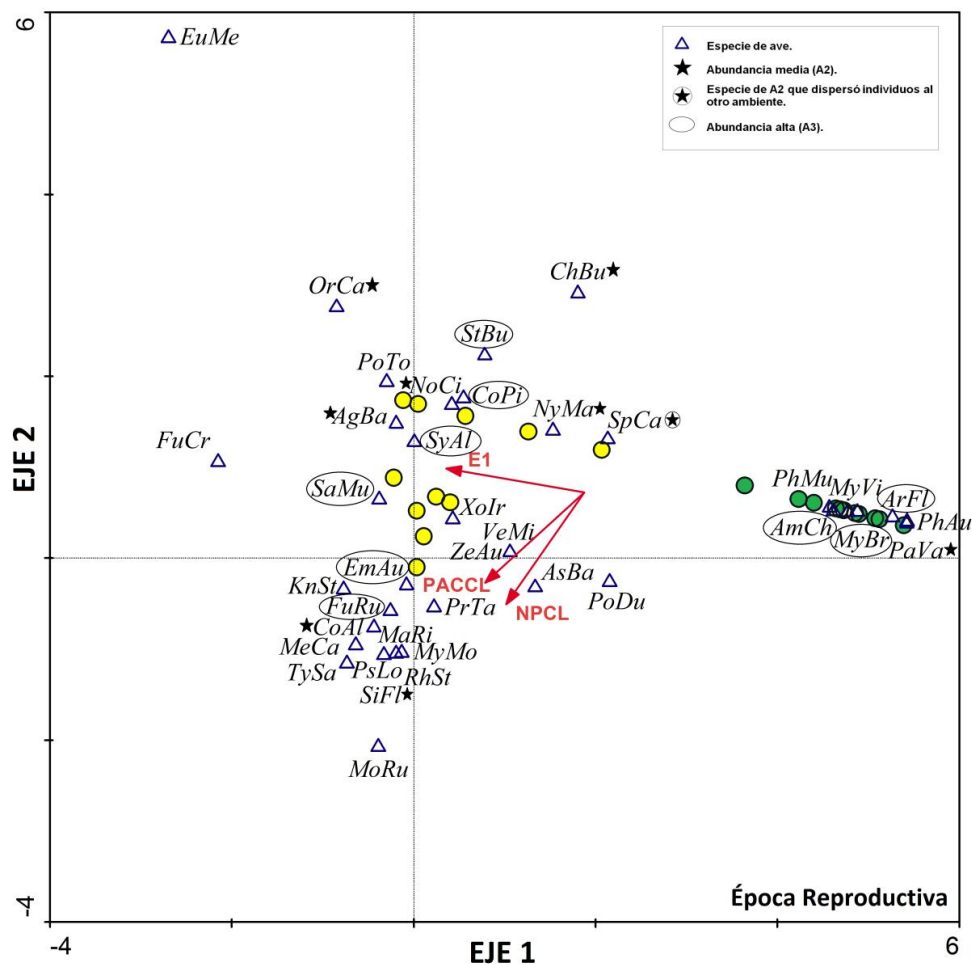


Figura 19. Análisis DCCA para la época reproductiva. Dinámica de las especies más afines de los ambientes Laderas Húmedas (verde) y Piedemonte (amarillo). Variables ambientales significativas ($p < 0,05$) (vectores rojos). **E1**: variable proxy de vegetación (Tabla 23; ver Anexos 16 y 17); **PACCL**: Porcentaje de Adyacencias Comunes de Claro; **NPCL**: Número de Parches de Claro.

Tabla 22. Resumen DCCA para la época reproductiva. LH-P.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,925	0,183	0,019	0,127	2,687
Longitud del gradiente	5,607	1,834	1,161	1,982	
Correlación Especies-Variables Ambientales	0,983	0,937	0,763	0	
Porcentaje acumulado de la variancia:					
Especies	34,4	41,2	42	46,7	
Especies-Variables Ambientales	68,3	86,3	0	0	
Sumatoria de Autovalores					2,687
Sumatoria de Autovalores Canónicos					1,293

Tabla 23. Variables de composición y estructura de la flora con valores más altos de correlación con el *proxy* E1, superiores a 0,6 e inferiores a -0,6. Válido para ambas épocas. Laderas Húmedas-Piedemonte.

	COMPOSICIÓN	ESTRUCTURA
+	<i>Solanum argentinum</i> (0,8741).	Rango de la Densidad del Estrato Medio (0,6648)
	<i>Castela coccinea</i> (0,8014).	
	<i>Lippia turbinata</i> (0,7613)	
-	<i>Acalypha lycioides</i> (-0,9599)	Altura del Estrato Superior (-0,869)
	<i>Caesalpinia paraguariensis</i> (-0,8964)	Rango de Cobertura del Estrato Superior (-0,7888)
	<i>Zapoteca formosa</i> (-0,8696)	Cobertura del Estrato Superior (-0,7654)

El test de Monte Carlo mostró que las 3 variables ambientales de la figura 19 explicaron de manera significativa el 48% de la varianza ($F=5,567$; $p=0,0010$). El primer eje canónico también fue significativo ($F=9,451$; $p=0,0010$). Se determinó que de las 38 especies en total, solamente *Sporophila caerulescens* que es de abundancia intermedia dispersó individuos hacia el otro ambiente. Por lo tanto, se ubicó con mayor proximidad a los puntos de muestro de las Laderas Húmedas, mostrando una menor correlación con las variables ambientales que el resto de las especies del Piedemonte.

Para los ambientes **LS-LH** en la **época no reproductiva** fueron 3 las variables ambientales significativas ($p<0,05$) (Figura 20; Tabla 24), entre ellas la variable *proxy* de vegetación E1, que mostró a 6 variables relevantes de composición y a 6 de estructura (Tabla 25).

Tabla 24. Resumen de DCCA para la época no reproductiva. LS-LH.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,821	0,082	0,035	0,168	3,646
Longitud del gradiente	3,568	1,700	1,132	4,141	
Correlación Especies-VARIABLES Ambientales	0,949	0,789	0,638	0	
Porcentaje acumulado de la varianza:					
Especies	22,5	24,8	25,7	30,3	
Especies-VARIABLES Ambientales	54,7	71,4	0	0	
Sumatoria de Autovalores					3,646
Sumatoria de Autovalores Canónicos					1,337

El test de Monte Carlo mostró que las 3 variables ambientales de la figura 20 explicaron de manera significativa el 37% de la varianza ($F=5,235$; $p=0,0010$). El primer eje canónico también fue significativo ($F=3,473$; $p=0,0010$). Se determinó que de las 6 especies más abundantes, solamente 2 de las Laderas Húmedas (*Arremon flavirostris* y *Sappho sparganura*) dispersaron individuos hacia las Laderas Secas, por lo cual se ubicaron con mayor proximidad al inicio del vector "Área de la Clase Bosque", indicando

que tuvieron una menor correlación con esta variable que el resto de las especies (*Myioborus bruniceps* y *Phaeomyias murina*) en este ambiente. No hubo ninguna especie de abundancias intermedias que dispersaron individuos, y de las 11 especies con abundancias más bajas, solamente *Ortalis canicollis* fue registrada en los dos ambientes.

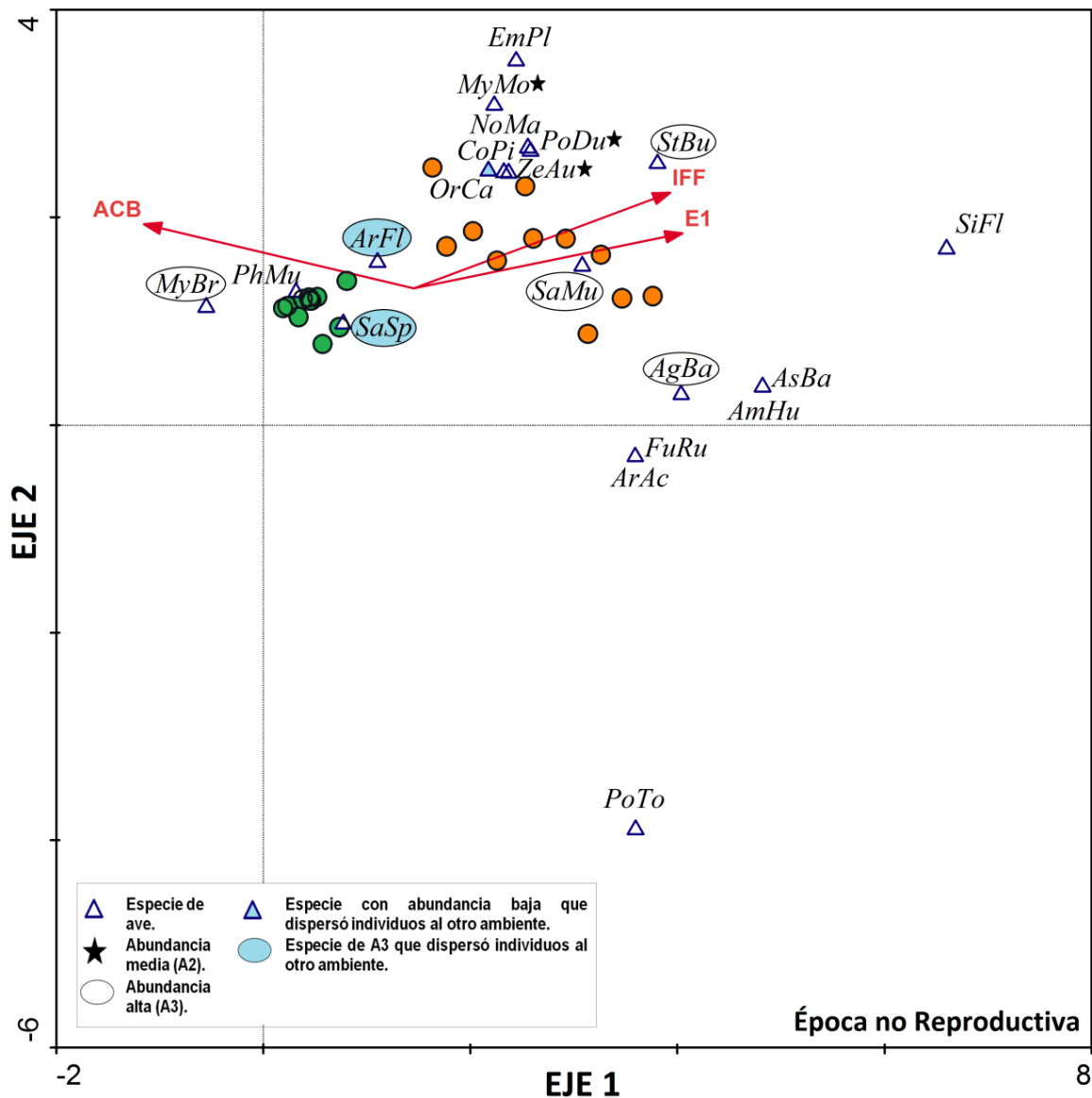


Figura 20. Análisis DCCA para la época no reproductiva. Dinámica de las especies más afines de los ambientes Laderas Secas (naranja) y Laderas Húmedas (verde). Variables ambientales significativas ($p < 0,05$) (vectores rojos). **E1**: variable proxy de vegetación (Tabla 26; ver Anexos 18 y 19); **ACB**: Área de Clase Bosque; **IFF**: Índice de Forma del Fachinal.

Tabla 25. Variables de composición y estructura de la vegetación con valores más altos de correlación con el *proxy* E1, superiores a 0,6 e inferiores a -0,6. Época no reproductiva. Laderas Secas-Laderas Húmedas.

	COMPOSICIÓN	ESTRUCTURA
+	<i>Acacia aroma</i> (0,899)	Altura del Estrato Inferior (0,7829)
	<i>Solanum argentinum</i> (0,7763)	Rango de la Densidad del Estrato Medio (0,7492)
	<i>Sphaeralcea bonariensis</i> (0,713)	Cobertura del Estrato Inferior (0,6585)
-	<i>Acalypha lycioides</i> (-0,8168).	Cobertura del Estrato Alto (-0,8067)
	<i>Zapoteca formosa</i> (-0,7405).	Densidad del Estrato Alto (-0,8004)
	<i>Caesalpinia paraguariensis</i> (-0,6851)	Rango de Cobertura del Estrato Alto (-0,6497)

Para los ambientes LH-P en la **época no reproductiva** fueron 5 las variables ambientales significativas ($p < 0,05$) (Figura 21; Tabla 26), entre ellas la variable *proxy* de vegetación E1, que mostró a 6 variables relevantes de composición y a 4 de estructura (Tabla 23).

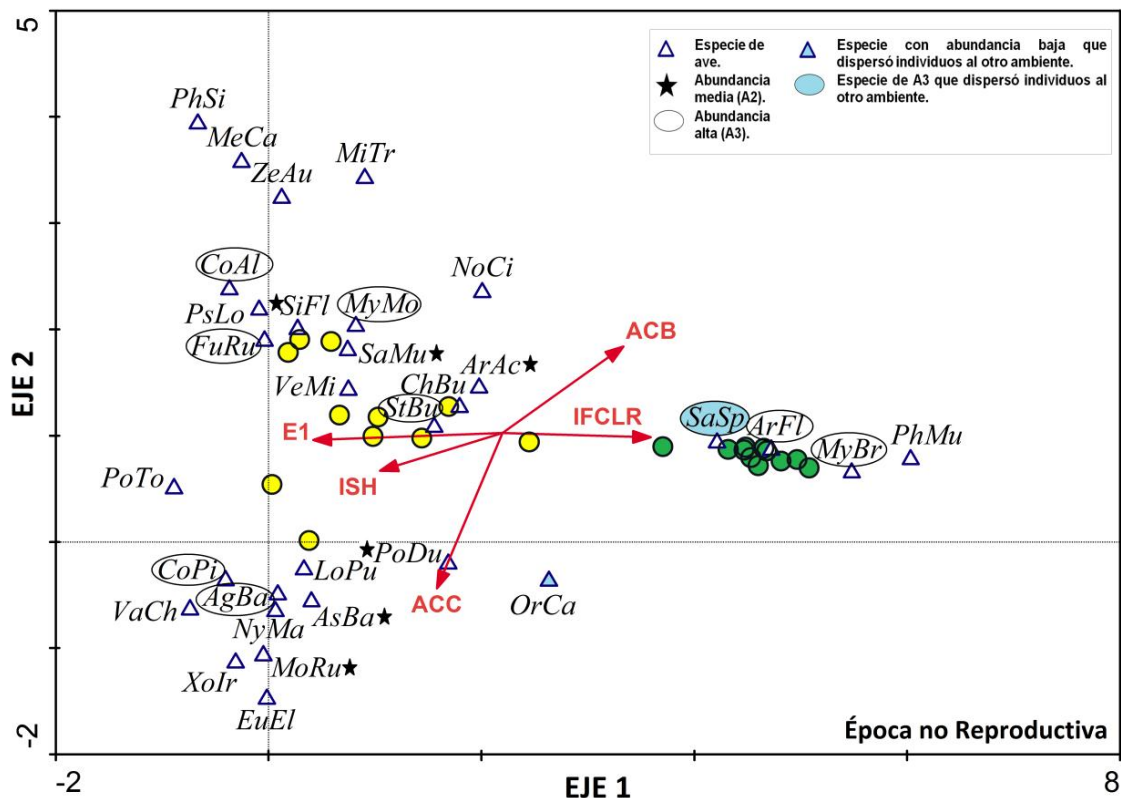


Figura 21. Análisis DCCA para la época no reproductiva. Dinámica de las especies más afines de los ambientes Laderas Húmedas (verde) y Piedemonte (amarillo). Variables ambientales significativas ($p < 0,05$) (vectores rojos). **E1:** variable *proxy* de vegetación (Tabla 23; ver Anexos 16 y 20); **ACB:** Área de Clase Bosque; **IFCLR:** Índice de Forma del Claro Rocoso; **ACC:** Área de Clase Cultivo; **ISH:** Índice de Heterogeneidad de Shannon-Wiener.

Tabla 26. Resumen DCCA para la época no reproductiva. LH-P.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,895	0,262	0,053	0,017	2,738
Longitud del gradiente	5,045	1,892	1,084	0,688	
Correlación Especies-VARIABLES Ambientales	0,988	0,954	0,780	0,701	
Porcentaje acumulado de la variancia:					
Especies	32,7	42,3	44,2	44,8	
Especies-VARIABLES Ambientales	49,5	63		0	
Sumatoria de Autovalores					2,738
Sumatoria de Autovalores Canónicos					1,749

El test de Monte Carlo mostró que las 5 variables ambientales de la figura 21 explicaron de manera significativa el 64% de la variancia ($F=7,768$; $p=0,0010$). El primer eje canónico también fue significativo ($F=5,659$; $p=0,0010$). Se determinó que de las 8 especies más abundantes solamente *Sappho sparganura* dispersó individuos, y ninguna lo hizo de las especies con abundancias intermedias. De las 11 especies con abundancias más bajas, sólo *Ortalis canicollis* fue registrada en ambos ambientes. Las especies que se dispersaron mostraron menores correlaciones con las variables ambientales significativas de su ambiente origen, de manera similar a lo explicado para las figuras anteriores.

Los resultados de las correlaciones de las figuras 18, 19, 20 y 21, mostraron que en todos los casos existieron factores locales que explicaron de manera significativa la distribución espacial de las especies de aves. Se evidenció que muy pocas especies con abundancias altas presentaron correlaciones menores que el resto de las especies. Por lo tanto, todos los casos fueron consistentes con la predicción OE-P3 del modelo "Ordenamiento de Especies". También mostraron que de las 18 especies más afines compartidas entre LS y P en la época reproductiva, de un total de 35 especies más afines entre los dos ambientes, sólo se registró a *Sporophila caerulea* en LH. Esta especie tuvo abundancia alta en LS y abundancia media en P. De manera similar ocurrió en la época no reproductiva, de las 13 especies más afines compartidas entre LS y P de un total de 35 especies más afines de los dos ambientes, únicamente se registró a *Ortalis canicollis* en LH.

No obstante, con la evaluación de las predicciones sobre diversidad β (punto 3.3.1), se detectó una participación débil de los mecanismos de dispersión establecidos por el modelo de "Efecto de Masa", que correspondieron a los casos de las figuras 18, 20 y 21. De las especies más abundantes, fueron 3 más afines a LH que dispersaron individuos, y

1 de las más afines al Chaco Semiárido. Se evidenció mayor dispersión entre los ambientes menos contrastados (LS-LH), y entre LH-P sólo hubo dispersión en la época no reproductiva (Figura 22). De estas 4 especies, *Arremon flavirostris* fue la única no migrante y sólo dispersó individuos en la época no reproductiva.

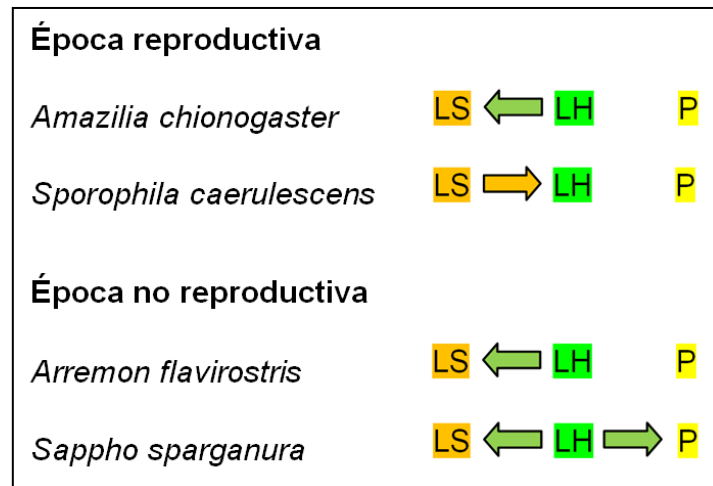


Figura 22. Especies con abundancias altas que dispersaron individuos hacia otro ambiente. Las flechas indican la dirección de la dispersión. LS: Ladera Seca; LH: Ladera Húmeda; P: Piedemonte.

4. DISCUSIÓN

Los resultados mostraron que la estructura de la metacomunidad de aves de la Sierra de Guasayán, estuvo determinada en ambas épocas por la combinación de los modelos “**Ordenamiento de Especies**” (OE) y “**Efecto de Masa**” (EM). Los **mecanismos principales** correspondieron a OE (modalidad metacomunidad completa de aves) y por lo tanto fue el modelo dominante de la metacomunidad, mientras que los **mecanismos internos** (modalidad especies de aves más afines a cada ambiente) correspondieron principalmente a OE, en combinación con una intensidad baja del modelo EM. Esto evidenció una correspondencia entre los mecanismos principales e internos. Las dos modalidades permitieron evaluar los modelos de metacomunidades con un diseño donde los ambientes están próximos y conectados, sin disponer de la componente espacial, y sin la posibilidad de aplicar el análisis típico de partición de la varianza. Los aportes de esta tesis representaron un avance novedoso sobre cómo evaluar los determinantes de las estructuras de metacomunidades en paisajes poco abordados. Estudios de este tipo son importantes porque aún existen muchos vacíos sobre estudios empíricos de los modelos actuales (Logue *et al.*, 2011).

4.1 Mecanismos principales

En la Sierra de Guasayán, tanto en la época reproductiva como no reproductiva, la estructura de la metacomunidad completa de aves se correspondió con el modelo de “**Ordenamiento de Especies**”, de acuerdo al planteamiento de la presente tesis de cómo abordar el estudio de metacomunidades cuando los ambientes están próximos y

conectados. Los ambientes tuvieron segregaciones moderadas según las especies de aves, y el grado de heterogeneidad ambiental fue bajo con una respuesta media de la diversidad β de aves (Predicción OE-P1). Estos resultados sugieren que los efectos de los factores locales prevalecieron sobre los mecanismos de dispersión establecidos por los modelos “Efecto de Masa” y “Neutral” (Leibold *et al.*, 2004; Chase *et al.*, 2005). La respuesta que tuvo la diversidad β , significa que las especies de aves respondieron de manera acentuada a las características diferenciales existentes entre los hábitats, y refleja una segregación de nichos que tuvo como determinante a los factores locales, considerando que los ambientes estuvieron próximos y conectados. Esta segregación corresponde a la componente respuesta del “**nicho sintético**” propuesto por Leibold y Gades (2005) para el contexto de metacomunidades, quienes lo definen como la relación entre una población de organismos y su ambiente (Leibold, 1995, 1998; Chase y Leibold, 2003) en la que las interacciones pueden operar en ambas direcciones: del organismo al ambiente y viceversa. Para el “Modelo Neutral” que plantea la equivalencia de las especies, y considerando que los ambientes estuvieron próximos y conectados, se esperaba que las especies se dispersen a través de la metacomunidad sin responder a las características diferenciales de los ambientes. Por su parte, para EM se esperaba que los mecanismos de dispersión en relación al tamaño de las poblaciones, considerando la cercanía y conectividad que tuvieron los ambientes, contrarresten el efecto local dominante que se evidenció para la metacomunidad abordada.

Se destaca que esta resultante de la diversidad β fue un intermedio entre las respuestas de las aves “multi-hábitat” y las más afines a cada ambiente. En ambas épocas, las especies del primer tipo de aves tuvieron una diversidad β baja, mientras que fue alta en las especies más afines a cada ambiente. Esto evidenció cómo las diferencias entre los tipos de organismos de una misma clase, en este caso aves “multi-hábitat” vs. especies más afines a cada ambiente, pueden responder de manera diferente en un mismo lugar de estudio, y por lo tanto, corresponderse con diferentes modelos. Esto fue consistente con el planteamiento de Logue *et al.* (2011) sobre considerar diferencias sustanciales entre las especies, como por ejemplo a las que perciben el ambiente a escalas espaciales mayores que las demás especies, y/o especies generalistas que tienen un rango de tolerancia amplio con buena capacidad de mantener poblaciones en ambientes que tienen características diferentes (Kolasa y Waltho, 1998). Vinculado a esto, Cottenie (2005) planteó que la diversidad en los tipos de metacomunidades (o la relativa importancia entre los factores locales vs. los procesos de dispersión del “Modelo

Neutral”) podría explicarse en parte por determinantes tales como el tipo de dispersión, la escala espacial, los tipos de hábitat y el tamaño de los organismos; reconoció que el primer aspecto está asociado a la tasa de dispersión, y como tal, no es sorprendente que sea un importante determinante de la estructura de una metacomunidad. Como en la presente tesis se abordó la modalidad metacomunidad completa considerando a todas las especies como sucede generalmente en los estudios típicos, el mecanismo principal se correspondió con el modelo de “Ordenamiento de Especies”.

Los estudios sobre los modelos de metacomunidades con organismos de dispersión activa fueron relativamente poco estudiados (Logue *et al.*, 2011), siendo esta tesis la primera en abordar las modalidades propuestas. Otras investigaciones con comunidades de aves también apoyaron principalmente al modelo de “Ordenamiento de Especies” (Corbelli, 2011; Meynard y Quinn, 2008; Presley *et al.*, 2012). Con un diseño típico para estudio de metacomunidades, Corbelli (2011) evaluó comunidades de aves en la pampa Mesopotámica y en el bosque Atlántico, y probó que los patrones de diversidad β de aves estuvieron asociados al uso de la tierra, sin aportes significativos de la distribución espacial de los sitios de estudio. Sus resultados sugieren que el recambio de especies entre ensambles estuvo determinado por los rangos de tolerancia fisiológica y las aptitudes biológicas de las especies en cultivos de soja y plantaciones de eucalipto. En su estudio en los sitios que se encentraron cercanos, incorporó a todas las especies de aves en el análisis, tal como se abordó en el presente estudio con la modalidad metacomunidad completa de aves (ver punto 1.4.1). Meynard y Quinn (2008) que estudiaron las comunidades de aves de los bosques templados en Chile, también concluyeron que el modelo OE es el que mejor explicó la metacomunidad de aves. Presley *et al.* (2012) evaluaron comunidades de aves passeriformes en un gradiente altitudinal con 5 tipos de bosques en Perú, y determinaron que la estructura de la metacomunidad de ajustó al modelo OE. A diferencia de los anteriores estudios y de la presente tesis, los resultados de Driscoll y Lindemayer (2009) con aves en regiones de Australia con agricultura y plantaciones de pinos (exóticas), no apoyaron de manera consistente a ninguno de los procesos contemplados por los modelos de metacomunidades; sus análisis sugieren que los diferentes mecanismos de los modelos metacomunidades actúan efímeramente, a veces al mismo tiempo y en diferentes subconjuntos de la fauna en las diferentes regiones, y que la complejidad de las respuestas significa que las ideas metacomunidad aún no pueden ser utilizadas de manera predictiva en un contexto de gestión. No obstante, Cottenie (2005) que llevó a

cabo un meta-análisis con 158 metacomunidades que abarcaron una amplia gama de grupos taxonómicos, hábitats, escalas espaciales, tamaños corporales y mecanismos de dispersión, concluyó que la mayoría de las comunidades tenían una significativa componente ambiental, por lo cual la heterogeneidad del hábitat y la dinámica OE fueron los dominantes.

4.1.1 Los factores locales determinantes

Se demostró que en la Sierra de Guasayán para ambas épocas, la estructura de la metacomunidad completa de aves estuvo determinada por el efecto local establecido por el modelo OE. Los factores locales relevantes para las aves reflejaron los atributos más característicos de estos ambientes. A diferencia de las Laderas Secas (LS) y el Piedemonte (P), en las Laderas Húmedas (LH) los factores estuvieron vinculados a un ambiente más homogéneo, con un bosque de estructura vertical más compleja, y composición de flora más similar a un bosque de Yungas y/o Chaco Serrano. La altitud estuvo positivamente asociada a los ambientes LS y LH. Si bien LS y P fueron los más heterogéneos, el primero se diferenció por mostrar al pastizal como clase relevante para la avifauna. A continuación se discuten aspectos sobre estas correlaciones, considerando algunos ejemplos de especies más afines a cada ambiente, y de algunos organismos con percepción de escala grande.

Laderas Húmedas

Las características relevantes de este ambiente fueron consistentes con los estudios descriptivos de flora de Roic y Villaverde (1987), Giménez y Abrahan (1987) y Varela y Sidan (2005). Se destacó que para ambas épocas existió correlación positiva entre las abundancias de las especies de aves de LH con las variables “Rango de Cobertura del Estrato Superior” y “Cobertura del Estrato Alto”, así como con el “Rango de la Densidad de Lianas”. Por su parte, el “Número de Estratos” fue relevante para la época no reproductiva, y la “Densidad de Lianas” para la reproductiva. También la variable “Porcentaje de Adyacencias Comunes del Claro Rocosó” fue significativa, con correlación positiva con las abundancias de aves en ambas épocas. Si bien existieron parches pequeños y aislados de la clase claro rocosó, mostrando valores más bajos de

adyacencias comunes que el bosque (con mayor superficie y continua; ver Anexo 3), los claros rocosos fueron exclusivos de LH, y fue importante para algunas especies de aves como se discute en el párrafo siguiente. El “Índice de Heterogeneidad de Shannon-Wiener” se correlacionó negativamente con las abundancias de las aves en ambas épocas, mostrando a este ambiente como el más homogéneo. Es importante mencionar variables que también se correlacionaron positivamente pero en menor medida que las anteriores, reforzando estas características estructurales, como la “Cobertura, Densidad y Altura del Estrato Superior”.

Entre las plantas que se correlacionaron positivamente con las abundancias de aves, se encontraron especies que presentan poca afinidad a la subregión Chaco Semiárido (Hoc, 1992; Giménez y Hernández, 2008). Se destacaron como relevantes en ambas épocas *Ruprechtia apetala* y *Acalypha lycioides*; y con menores correlaciones pero de importante mención se encontraron *Zapoteca formosa*, *Schinopsis marginata* y *Anadenanthera colubrina, var. cebil*. Estas especies contribuyeron a la resultante de las características estructurales de vegetación de esta vertiente de la sierra. Estos atributos de la flora fueron consistentes con las obtenidas por Varela y Sidan (2005), quienes estudiaron la estructura y diversidad de leñosas de la vertiente oriental de las Sierras de Guasayán entre las localidades de Villa Guasayán (norte) y Villa La Punta (sur), concluyendo que los árboles de mayor porte (13,5 m - 14,5 m) encontrados fueron *A. colubrina, var. cebil* y *S. marginata* (especies que forman parte del estrato superior en el presente estudio), y en todos los sitios obtuvieron para *R. apetala* mayor densidad, frecuencia y valor de importancia.

Las especies de aves más afines a LH tienen requerimientos de hábitat vinculados a estos factores ambientales relevantes. Miranda *et al.* (2010) mostró la importancia de la estructura de la vegetación del bosque de Yungas para el ensamble de aves, contemplando a especies como *Arremon flavirostris* (estrato sotobosque) y *Myiopagis viridicata* (estrato dosel) principalmente asociadas a un bosque maduro de Yungas que a un secundario. En el área de estudio, LH fue el ambiente con características más similares a un bosque de Yungas (Giménez y Abraham, 1987; Nores y Cerana, 1990). Bodrati (2006) destaca que *M. viridicata* en el Chaco Húmedo tiene preferencia por los bosques altos y densos, habitando en el interior de estas formaciones en el estrato alto y eventualmente en el medio. Se registraron en estas laderas a 2 especies con percepción de escala grande, que no fueron detectadas en los otros ambientes, por ejemplo a *Falco*

peregrinus que requiere de paredes para anidar y de disponibilidad de alimento (Zuberogoitia, 2012), por lo tanto, se vio favorecida en LH porque dispuso de pendientes pronunciadas con claros rocosos adecuado para sus requerimientos de nidificación; esto significó que el efecto local de las características del hábitat fue más importante que la percepción de escala de esta especie, considerando que los ambientes estuvieron colindantes (LS-LH-P).

Laderas Secas

Las características relevantes de este ambiente, fueron consistentes con las descripciones de flora realizadas por Giménez y Abrahan (1987), quienes destacaron la presencia de un bosque con espesura defectiva. Tanto fue así que en ambas épocas existió correlación positiva entre las abundancias de las especies de aves con el “Índice de Heterogeneidad de Shannon-Wiener”, y en la no reproductiva con el “Porcentaje de Adyacencias Comunes del Pastizal” y el “Número de Parches del Pastizal”; se determinó a nivel de paisaje que este ambiente fue el más heterogéneo (ver Anexo 3). La variable “Altitud” se correlacionó positivamente en la época reproductiva, presentando en promedio el mayor valor de esta variable. En ambas épocas, las correlaciones entre la estructura de la vegetación con las abundancias de las aves estuvieron vinculadas principalmente al estrato inferior (positivas) y al estrato alto (negativas), lo cual fue coincidente con la presencia del pastizal y la mayor superficie de fachinal en estas laderas (ver Anexo 3); se destacaron las variables “Altura y Cobertura del Estrato Inferior” y la “Cobertura del Estrato Alto”. El grupo de plantas que se correlacionaron positivamente con las abundancias de aves fueron principalmente especies típicas del Chaco Semiárido, siendo las especies relevantes *Acacia aroma*, *Aloysia gratissima* y *Schinus sp*; con menores correlaciones pero de importante mención se encontraron *Schinopsis lorentzii* y *Prosopis alba*.

Las especies de aves más afines a este ambiente tienen requerimientos de hábitat vinculadas a estas variables. Especies de tinámidos como *Nothura darwinii* y *Nothura maculosa* son aves terrícolas que nidifican en el estrato inferior (Cozzani y Zalba, 2009; de La Peña, 2006) y habitan principalmente pastizales naturales o pasturas implantadas con una cobertura variable y cuya vegetación no supera los 50 cm de alto (Bump y Bump, 1969); también fueron registradas en pastizales de altura en otros lugares como en la

Sierra de Córdoba (Bucher, 1996) o en Valle de Lema (Salta) (Mosa, 2004). Especies como *Stigmatura budytoides* y *Saltatricula multicolor* tienen hábitos de recorrer tanto áreas con arbustales como boscosas en búsqueda de alimento y nidificación (Mezquida, 2002; Mezquida, 2003; Sferco y Nores, 2003); en el punto de muestreo LS8 de este estudio se registró un nido de *S. budytoides* a una altura de 2 m en arbusto de *Celtis sp.* (ver imagen en Anexo 21). La especie *Sporophila caerulescens* generalmente recolecta semillas en el estrato entre 0,50 y 2 m de plantas herbáceas y arbustivas como *Aloysia gratissima* y *Lippia turbinata* (de La Peña, 2011) que fueron frecuentes en este ambiente, y nidifica a baja altura entre 40-60 cm del suelo (de La Peña, 1981). Se registraron en estas laderas a 3 especies con percepción de escala grande, que no fueron registradas en LH, por ejemplo a *Caracara plancus*, que es una especie con preferencia a los ambientes abiertos, habitando en pastizales naturales, pasturas, humedales y zonas agrícolas (Donázar *et al.*, 1993; White *et al.*, 1994; Vargas *et al.*, 2007); en estos casos puntuales el efecto local de las características de hábitat fue más importante que la percepción de escala de estas especies, considerando que los ambientes estuvieron colindantes (LS-LH).

Piedemonte

Los factores locales relevantes de este ambiente fueron consistentes con las descripciones realizadas por Araujo y Acosta (2008), quienes mencionaron un bosque bajo y abierto con especies típicas del Chaco Semiárido, tales como *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Prosopis nigra*. Tanto fue así que en ambas épocas existió correlación positiva entre las abundancias de las aves con el “Índice de Heterogeneidad de Shannon-Wiener”, debido principalmente a la presencia de un mayor número de clases, con exclusividad en este ambiente de los claros, cultivos y edificaciones, mostrando mayores superficies los dos primeros (ver Anexo 3). La “Altitud” se correlacionó negativamente en la época reproductiva; este ambiente presentó en promedio el menor valor de esta variable. Con respecto a la estructura de la vegetación, se evidenciaron correlaciones negativas con las abundancias de aves, destacándose en ambas épocas el “Rango de Cobertura del Estrato Superior” y el “Rango Densidad de Lianas”; también el “Número de Estratos” en la época no reproductiva, y la “Densidad de Lianas” en la no reproductiva. Esto reflejó notablemente la diferencia en la estructura vertical de la vegetación con

respecto a LH, mostrando este último mayor complejidad. Los factores relevantes de composición de la flora fueron especies típicas de la Subregión Chaco Semiárido.

Las especies de aves más afines a este ambiente tienen requerimientos de hábitat vinculadas con estas variables ambientales. Especies como *Xolmis irupero*, *Coryphistera alaudina* y *Columbina picui* nidifican en árboles y para buscar alimento tienen preferencias por áreas abiertas como claros en el bosque y/o áreas con cultivos (Wilson, 1973; Ochoa de Masramón, 1969; Areta y Bodrati, 2007; Sferco y Nores, 2003). La especie *Machetornis rixosa* es propia de zonas secas semiabiertas (Hilty y Brown, 1986; Sferco y Nores, 2003; Marigliano *et al.*, 2010). También estuvieron en este ambiente especies más afines compartidas con LS, como *S. budytoides* y *S. multicolor* que fueron comentadas en el punto Laderas Secas. Se registraron a especies con percepción de escala grande, que no fueron detectadas en LH, como ser *Falco sparverius*, que es una especie con tendencias a incrementar su abundancia en ambientes fragmentados (Zurita y Bellocq, 2007). Al igual que en LS, en este ambiente también se registró a *Caracara plancus* (época no reproductiva); en estos casos puntuales, al igual que las especies comentadas para los otros ambientes, también fue más importante el efecto local que la percepción grande de escala.

4.2 Mecanismos internos

Con la modalidad especies de aves más afines a cada ambiente se pudo determinar la existencia de combinaciones de modelos actuantes. Para ambas épocas, se analizó la dinámica de las aves desde las Laderas Húmedas hacia las Laderas Secas y Piedemonte, y viceversa. En la época reproductiva, entre los ambientes más contrastados (LH-P) las diversidades β de las categorías de abundancias alcanzaron valores altos sin dependencia del número de individuos de las especies (predicción OE-P2). En el resto de la combinaciones también se evidenciaron valores altos pero con dependencia de la abundancia, es decir, las especies más abundantes tuvieron diversidades β menores que el resto de las categorías. Estos resultados fueron consistente con las predicciones OE-P2 y EM-P2, con intensidad baja para EM y alta para OE. En todos los casos existieron factores locales significativos y se evidenció que muy pocas especies con abundancias altas presentaron correlaciones bajas (predicción OE-P3). Estos resultados sugieren que los efectos de los factores locales prevalecieron

sobre los mecanismos de dispersión establecidos por los modelos “Efecto de Masa” y “Neutral” (Leibold *et al.*, 2004; Chase *et al.*, 2005). Por lo tanto, se demostró que el modelo OE fue el dominante, en combinación con una débil participación de los mecanismos de dispersión establecidos por EM. Los estudios empíricos sobre metacomunidades muestran con frecuencia que más de un mecanismo pueden ocurrir en un mismo sistema de estudio (Ellis *et al.*, 2006; Soininen *et al.*, 2007; Driscoll, 2008). Por ejemplo, Cottenie (2005) con su meta-análisis mostró que el modelo OE fue el que predominó, seguido de una combinación de los mecanismos de OE y EM, y que sólo una minoría de las estructuras de metacomunidades se ajustó al “Modelo Neutral”.

Para un modelo EM con intensidad alta, se esperaba que la mayoría o todas las especies más abundantes dispersen individuos considerando la proximidad y conectividad entre los ambientes, no obstante esto sucedió con pocas especies. El “Efecto de Masa” de baja intensidad detectado, estuvo regulado por el grado de contraste ambiental y por el comportamiento etológico reproductivo de las especies. En ambas épocas se evidenció “Efecto de Masa” entre LS-LH (ambientes menos contrastados), y sólo en la época no reproductiva entre LH-P. Las especies más afines a LH que se dispersaron lo hicieron principalmente hacia LS que a P, registrándose sólo a *Sappho sparganura* en P. Incluso una especie de abundancia intermedia (*Pheucticus aureoventris*) y abundancia baja (*Phaeomyias murina*) de LH fueron registradas en LS en la época reproductiva. Considerando que LH tuvo igual distancia espacial con LS y P, y que solamente se diferenció con éstos en el grado de similitud de las características de hábitat, evidenció que el contraste ambiental fue determinante para los mecanismos de dispersión de EM. Esto se vincula con la hipótesis de contraste de Fischer *et al.* (2006). Corbelli (2011) apoyó a esta hipótesis demostrando que la utilización de los usos de la tierra por parte de especies de aves (en términos de riqueza y abundancia) estuvo relacionada con el grado de contraste ambiental (representado por el contraste de la estructura de la vegetación) entre el hábitat modificado y el hábitat natural, encontrando por ejemplo, que la abundancia y riqueza de aves de bosque Atlántico fue mayor en plantaciones de eucalipto que en cultivos de soja. El aspecto etológico reproductivo se vinculó a que entre LH-P se evidenció EM sólo en la época no reproductiva, y fue por la dispersión de individuos de la especie *S. sparganura* (abundancia alta). También *Arremon flavirostris* (abundancia alta en ambas épocas) dispersó individuos hacia LS sólo en la época en que no se reproduce. Otra especie a destacar es *Ortalis canicollis* (especie típica del Chaco Semiárido) registrada en P con abundancia intermedia en la

época reproductiva y abundancia baja en la época no reproductiva, y en LS con abundancia baja en ambas épocas, mostró dispersión hacia LH sólo en época no reproductiva, no obstante lo ocurrido con esta especie no fue suficiente para evitar el cumplimiento de la predicción de EM. Es ampliamente conocido que las aves en la época en que no se reproducen se tornan menos territoriales, lo cual representó un factor determinante de dispersión para algunas especies. Este aspecto etológico no es considerado en los estudios de metacomunidades, posiblemente porque en las investigaciones con aves únicamente abordan la época reproductiva, por ejemplo los trabajos de Driscoll y Lindemayer (2009) y Corbelli (2011).

Los factores locales que explicaron la distribución espacial de las aves más afines a cada ambiente, se presentaron de manera similar a lo que ocurrió con la metacomunidad completa. Ejemplos de especies más afines fueron discutidos en el punto 4.1.1. En los 4 análisis de correlaciones (Figuras 17, 18, 19 y 20; ver punto 3.3.1) se evidenció una mayor compactación de los puntos de muestreo y especies en LH con respecto a P y LS, indicando a LH como un ambiente más particular y quizás con aves más especializadas con respecto a los otros dos ambientes.

4.3 Perspectivas futuras

Evaluar cada uno de los modelos tanto en sus supuestos fundamentales como en las predicciones de los patrones de diversidad que invocan, permitirá apreciar si resulta necesario prescindir de algunos componentes ya incorporados a los modelos e/o incorporar algunos nuevos, de manera de obtener predicciones más ajustadas; sin embargo, quizás el camino inevitable sea la elaboración de un modelo nuevo (Palma, 2010). Por el momento, aún existen muchos vacíos sobre estudios empíricos de los modelos actuales (Logue *et al.*, 2011). Esta tesis representa un aporte novedoso de cómo evaluar los modelos de metacomunidades en sistemas naturales pocos abordados. Los resultados indicaron que la metacomunidad de aves de la Sierra de Guasayán, se estructuró en ambas épocas por una combinación de los modelos de “Ordenamiento de Especies” y “Efecto de Masa”, siendo dominante el efecto local de los ambientes (OE), y el mecanismo de dispersión de EM estuvo regulado por el grado de contraste ambiental y la etología reproductiva de las especies. Resulta interesante contemplar estos dos últimos componentes en otros tipos de ambientes, diseños y organismos, así evaluar con

mayor profundidad sus importancias relativas en los marcos conceptuales de metacomunidades. Un desafío interesante a futuro, es abordar en un mismo sistema de estudio la propuesta de análisis de esta tesis en paralelo con los análisis típicos. Esto permitirá evaluar las potencialidades y limitaciones de ambos tipos de análisis, abriendo posibilidades para mejorar estos métodos de análisis, integrarlos o abrir nuevas líneas de pensamientos sobre cómo abordar el estudio empírico de la Teoría de Metacomunidades. Las evidencias de la existencia de combinaciones de mecanismos determinantes de la estructura de las metacomunidades (Cottenie, 2005; Ellis *et al.*, 2006; Soininen *et al.*, 2007; Driscoll, 2008) posiblemente se profundicen con nuevos estudios empíricos y marquen la tendencia de unificación de los modelos que plantea Palma (2010).

Mientras se avanza en entender y predecir la variación y persistencia de la diversidad de especies y de la composición de la comunidad en el espacio y en el tiempo, que es una pregunta central en Ecología (Hutchinson, 1959; Pacala y Tilman, 1993; Brown, 1995; Chesson, 2000; Gaston, 2003), uno de los desafíos en la conservación de la biodiversidad es tomar decisiones en un marco de incertidumbre, debido a que la experiencia muestra que los modelos conceptuales revisten un carácter provisorio: es el mejor conocimiento con el que se dispone en un momento dado (Feinsinger, 2001).

5. CONCLUSIÓN

Con la presente tesis se hicieron aportes novedosos de cómo abordar el estudio de tres modelos de la Teoría de Metacomunidades con organismos de dispersión activa (aves), cuando no se dispone de la componente espacial y/o conectividad para el análisis, y los ambientes están próximos y conectados. Para ello, se propuso trabajar con dos modalidades: metacomunidad completa de aves (mecanismos principales) y especies de aves más afines a cada ambiente (mecanismos internos). Esto permitió evaluar con claridad los modelos para el diseño abordado, y determinar la existencia de una combinación de marcos conceptuales actuantes.

Tanto en la época reproductiva como no reproductiva de las aves, se determinó con la modalidad metacomunidad completa, que la diversidad beta de las especies de aves tuvo una respuesta moderada para una heterogeneidad ambiental baja, lo que sugiere que los efectos de los factores locales del modelo “Ordenamiento de Especies” (OE) prevalecieron sobre los mecanismos de dispersión establecidos por los modelos “Efecto de Masa” (EM) y “Neutral”. El análisis con la modalidad especies de aves más afines a cada ambiente, mostró una combinación actuante de los modelos OE y EM, con intensidad baja para EM y alta para OE. El “Efecto de Masa” de intensidad baja detectado, estuvo regulado por el grado de contraste ambiental y por el comportamiento etológico reproductivo de las especies.

Se concluye que para ambas épocas la estructura de la metacomunidad de aves de la Sierra de Guasayán estuvo determinada por una combinación de los modelos **“Ordenamiento de Especies”** y **“Efecto de Masa”**, sin cumplimiento de las

predicciones del “Modelo Neutral”. Los **mecanismos principales** correspondieron a **OE**, y por lo tanto fue el modelo dominante de la metacomunidad, mientras que los **mecanismos internos** correspondieron principalmente a **OE**, en combinación con una intensidad baja del modelo **EM**. Por lo tanto, se evidenció una correspondencia entre los mecanismos principales e internos.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Alcocer, J. L. 2004. "La Teoría Neutral Unificada de la Biodiversidad y Biogeografía. Dos problemas: la riqueza de especies y su rareza en las comunidades, ¿hay una respuesta única?" *Revista de la Universidad Autónoma de Yucatán*. 228: 8:13.
- Anderson, M. J.; T. O. Crist; J. M. Chase; M. Vellend; B. D. Inouye; A. L. Freestone; N. J. Sanders; H. V. Cornell; L. S. Comita; K. F. Davies; S. P. Harrison; N. J. B. Kraft; J. C. Stegen y N. G. Swenson. 2011. "Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist". *Ecology Letters*. 14: 19-28.
- Angueira, C. y J. R. Vargas Gil. 1993. "Carta de suelos de la República Argentina, Lavalle, Tapso, Frías". INTA. EEASE. 51 p.
- Antelo, C. M.; Z. J. Brandán; C. I. Navarro y N. L. Marigliano. 2006. "Avifauna de un sector de bosque en Las Tipas (Tucumán, Argentina)". *Acta Zoológica Lilloana*. 50(1-2): 41-46.
- Aparicio, G.; J. Lizzi; H. Maturo y L. Antoniazzi. 2008. "La Reserva Natural El Mangrullo y su aporte para la conservación del Gran Chaco Americano". Informe Técnico de la Fundación Hábitat y Desarrollo, Santa Fe. 95 p.
- Araujo, P. A. y V. H. Acosta. 2008. "Uso múltiple del área natural Sierra de Guasayán, Santiago del Estero". Proyecto de investigación 23B/059. Informe Final. Universidad Nacional de Santiago del Estero. Facultad de Ciencias Forestales. 55 p.
- Areta, J. I. y A. Bodrati. 2007. "Historia natural y comportamiento social del crestudo (*Coryphistera alaudina*)". *Ornitología Neotropical*. 18: 209-222.
- Baselga, A. 2010a. "Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity". *Global Ecology and Biogeography*. 19: 134-143.
- Benton, T. G.; J. A. Vickery y J. D. 2003. "Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key?" *Trends in Ecology and Evolution*. 18(4): 182-188.

- Benzing, D. H. 1980. "The biology of the bromeliads". Mad. River Press, Inc. Eureka Ca. 305 p.
- Benzing, D. H. 2000. "Bromealiaceae: Profile of an adaptive radiation". Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Blendinger, P. G. y M. A. Álvarez. 2009. "Aves de la Selva Pedemontana de las Yungas australes". En: Brown, A. D.; P. G. Blendinger; T. Lomáscolo y P. García Bes (Eds.). "Selva Pedemontana de las Yungas: Historia Natural, Ecología y Manejo de un Ecosistema en Peligro". Fundación Pro Yungas, Tucumán, Argentina. pp. 233-372.
- Bodrati, A. 2006. "El fiofío corona dorada (*Myiopagis viridicata*) en el Chaco de Paraguay y la Argentina: distribución, abundancia e historia natural". Nuestras Aves. 51: 23-28.
- Bojorges-Baños, J. C. y L. López-Mata. 2006. "Asociación de la riqueza y diversidad de especies de aves y estructura de la vegetación en una selva mediana subperennifolia en el centro de Veracruz, México". Revista Mexicana de Biodiversidad. 77: 235-249.
- Borcard, D.; P. Legendre y P. Drapeau. 1992. "Partialling out the spatial component of ecological variation". Ecology. 73: 1045-1055.
- Brown, J. H. 1995. "Macroecology". University of Chicago Press, Chicago.
- Bucher, E. H. 1996. "Biodiversidad de la provincia de Córdoba: Fauna". Univ. Nacional de Río Cuarto. ISBN 9506650268, 9789506650261. 373 p.
- Bump, G. y J. Bump. 1969. "A study of the spotted tinamous and the pale spotted tinamous of Argentina". US Fish and Wildlife Service Special Scientific Report - Wildlife 120, Washington DC. 160 p.
- Cabrera, A. L. 1971. "Fitogeografía de la República Argentina". Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires. 14(1-2): 1-42.
- Calderón-Patrón, J. M.; C. E. Moreno y I. Zuria. 2012. "La diversidad beta: medio siglo de avances". Revista Mexicana de Biodiversidad. 83: 879-891.
- Capllonch, P. y D. Ortiz. 2006. "Los Furnaroides de Tucumán, su hábitat y su distribución". Acta Zoológica Lilloana. 50(1-2): 85-96.
- Chao, A.; R. L. Chazdon; R. K. Colwell y T. J. She. 2005. "Un nuevo método estadístico para la evaluación de la similitud en la composición de especies con datos de incidencia y abundancia". En: Halffter, G.; J. Soberón; P. Koleff y A. Melic (Eds.). "Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma". M3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 4. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA)/Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Grupo Diversitas México y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Zaragoza. pp. 85-96.
- Chase, J. M. y M. A. Leibold. 2003. "Ecological niches: linking classical and contemporary approaches". University of Chicago Press. 221 p.

- Chase, J. M.; P. Amarasekare; K. Cottenie; A. Gonzalez; R. Vohlt; M. Holyoak; M. Hoopes; M. Leibold; M. Loreau; N. Mouquet; J. Shurin y D. Tilman. 2005. "Competing theories for competitive metacommunities". En: Holyoak, M.; M. A. Leibold y R. D. Holt (Eds.). "Metacommunities: Spatial dynamics and ecological communities". Chicago University Press. pp. 335-354.
- Chesson, P. 2000. "Mechanisms of maintenance of species diversity". *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 31: 342-366.
- Clements, F. E. 1936. "Nature and structure of the climax". *J. Ecol.* 24: 252-284.
- Conner, R. N. y J. G. Dickson. 1980. "Strip transect sampling and analysis for avian habitat studies". *Wildl. Soc. Bull.* 8: 4-10.
- Corbelli, J. M. 2011. "Determinantes de la diferenciación taxonómica, funcional y filogenética en ambientes antropizados". Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 194 p.
- Coria, O. R. y J. Heredia. 2012. "Notas sobre la avifauna de la Sierra de Guasayán, provincia de Santiago del Estero, Argentina". *Nuestras Aves.* 57: 47-49.
- Cottenie, K. 2005. "Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics". *Ecol. Lett.* 8: 1175-1182.
- Cozzani, N. y S. M. Zalba. 2009. "Estructura de la vegetación y selección de hábitats reproductivos en aves del pastizal pampeano". *Ecología Austral.* 19(1): 35-44.
- Daubenmire, R. 1959. "A canopy-coverage method of vegetation analysis". *Northw. Sci.* 33: 43-64.
- De La Peña, M. R. 1981. "Notas nidobiológicas sobre corbatitas (Aves, Emberizidae): segunda parte". *Historia Natural.* 6: 45-48.
- De La Peña, M. R. 2006. "Guía de fotos de nidos: huevos y pichones de aves Argentinas". Editorial LOLA. ISBN 950-9725-89-7. 221 p.
- De La Peña, M. R. 2011. "Observaciones de campo en la alimentación de las aves". *Revista Biológica: Naturaleza, Conservación y Sociedad.* SSN 1851-6033. N° 13. Edición especial. 88 p.
- Donázar, J. A.; O. Ceballos; A. Travaini y F. Hiraldo. 1993. "Roadside raptor survey in the Argentinian Patagonia". *Journal of Raptor Research.* 27: 106-110.
- Driscoll, D. A. 2008. "The frequency of metapopulations, metacommunities and nestedness in a fragmented landscape". *Oikos.* 117: 297-309.
- Driscoll, D. A. y D. B. Lindenmayer. 2009. "Empirical tests of metacommunity theory using an isolation gradient". *Ecological Monographs.* 79: 485-501.
- Echevarria, A. L.; I. R. Lobo Allende; M. D. Juri; J. M. Chani; J. Torres Dowdall y E. Martín. 2011. "Composición, estructura y variación estacional de la comunidad de aves del Jardín Botánico de la Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina". *Acta Zoológica Lilloana.* 55(1): 123-136.

- Ellis, A. M.; L. P. Lounibos y M. Holyoak. 2006. "Evaluating the long-term metacommunity dynamics of tree hole mosquitoes". *Ecology*. 87: 2582-2590.
- Elton, C. 1927. "Animal Ecology". Sidgwick and Jackson. London, England. 207 p.
- Feinsinger, P. 2001. "Desafíos para la conservación biológica en Latinoamérica". En: Primack, R.; R. Rozzi; P. Feinsinger; R. Dirzo; F. Massardo y colaboradores. "Fundamentos de Conservación Biológica: Perspectivas Latinoamericanas". Fondo de Cultura Económica, México. pp. 661-688.
- Ferrari, C.; R. Güller; D. Monteleone y B. López-Lanús. 2006. "Nuevos aportes sobre la avifauna de las Sierras de Guasayán, provincia de Santiago del Estero, Argentina". *Nuestras Aves*. 52: 8-10.
- Ferrari, C.; R. Güller; P. Rodríguez Elías y S. Vitale. 2004. "Notas sobre la avifauna en las provincias de Santiago del Estero y Catamarca, Argentina". *Nuestras Aves*. 48: 14-16.
- Fischer, J.; D. B. Lindenmayer y A. D. Manning. 2006. "Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes". *Front Ecol Environ*. 4: 80-86.
- Gaston, K. J. 2003. "The how and why of biodiversity". *Nature*. 421: 900-901.
- Gilpin, M. E. y I. A. Hanski (Eds.). 1991. "Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations". Academic Press, London. 340 p.
- Giménez, A. M. y F. Abraham. 1987. "Notas preliminares sobre la formación boscosa de las Sierras de Guasayán, Santiago del Estero. Algunos aspectos dendrológicos". IV Jornadas Técnicas Bosques Nativos degradados. El Dorado, Misiones. pp. 51-81.
- Giménez, A. M. y P. Hernández. 2008. "Biodiversidad en ambientes naturales del Chaco Argentino. Fascículo 1: Vegetación del Chaco Semiárido provincia de Santiago del Estero". Editorial Lucrecia. ISBN: 978-978-1375-26-4. 110 p.
- Giménez, A. M. y J. G. Moglia. 2003. "Árboles del Chaco Argentino. Guía para el reconocimiento dendrológico". Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Nacional de Santiago del Estero. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Argentina. ISBN 98795852-9-1. 307 p.
- Granado, C. 2007. "Avances en Ecología. Hacia un mejor conocimiento de la Naturaleza". Universidad de Sevilla, Sevilla. 228 p.
- Hastings, A. 1980. "Disturbance, coexistence, history, and competition for space". *Theoretical Population Biology*. 18: 363-373.
- Hays, R. L.; C. Summers y W. Seitz. 1981. "Estimating wildlife habitat variables". U.S.D.I. Fish and Wildl. Serv. FWS/OBS-81/47. 111 p.
- Hilty, S. L. y W. L. Brown. 1986. "A guide to the Birds of Colombia". Princeton University Press, Princeton (New Jersey), USA. 996 p.

- Hinsley, S. A. y P. E. Bellamy. 2000. "The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: A review". *Journal of Environmental Management*. 60: 33-49.
- Hoc, P. S. 1992. "Calliandra (Leguminosae, Mimosoidae) en la Argentina". *Revista del Instituto de Botánica Darwinion*. ISSN 011-6793. 31: 199-222.
- Holyoak, M.; M. A. Leibold y R. D. Holt. 2005. "Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities". The University of Chicago Press. 520 p.
- Hubbell, S. P. 2001. "The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography". Princeton University Press, Princeton (New Jersey), USA. 448 p.
- Hutchinson, G. E. 1957. "Concluding remarks". *Cold Springs Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 22: 415-427.
- Hutchinson, G. E. 1959. "Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals?" *Am. Nat.* 104: 501-528.
- Hutto, R. L.; S. M. Pletschet y P. Hendricks. 1986. "A fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding season use". *Auk*. 103: 593-602.
- Jacobson, B. y P. R. Peres-Neto. 2010. "Quantifying and disentangling dispersal in metacommunities: how close have we come? How far is there to go?" *Landscape Ecol.* 25: 495-507.
- Jobin, B.; L. Choiniere y L. Belanger. 2001. "Bird use of three types of field margins in relation to intensive agriculture in Quebec, Canada". *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 84: 131-143.
- Jost, L. 2006. "Entropy and diversity". *Oikos*. 113: 363-375.
- Jost, L. 2007. "Partitioning diversity into independent alpha and beta components". *Ecology*. 88: 2427-2439.
- Jurasinski, G.; V. Retzer y C. Beierkuhnlein. 2009. "Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity". *Oecologia*. 159: 15-26.
- Kathleen, E. y B. Franzreb. 1978. "Breeding bird densities, species composition, and bird species diversity of the algodones dunes". *Western Birds*. 9: 9-20.
- Kolasa, J. y N. Waltho. 1998. "A hierarchical view of habitat and its relationship to species abundance". En: Peterson, D. L. y V. T. Parker (Eds.). "Ecological Scale". Columbia University Press. pp. 55-76.
- Koleff, P.; K. Gaston y J. Lennon. 2003a. "Measuring beta diversity for presence-absence data". *Journal of Animal Ecology*. 72: 367-382.
- Koleff, P.; J. Lennon y K. Gaston. 2003b. "Are there latitudinal gradients in species turnover?" *Global Ecology and Biogeography*. 12: 483-488.

- Legendre, P.; D. Borcard y P. R. Peres-Neto. 2005. "Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data". *Ecological Monographs*. 75: 435-450.
- Leibold, M. y P. Gedes. 2005. "El concepto de nicho en las metacomunidades". *Ecología Austral*. 15: 117-129.
- Leibold, M. A. 1995. "The niche concept revisited: mechanistic models and community context". *Ecology*. 76: 1371-1382.
- Leibold, M. A. 1998. "Similarity and local coexistence of species from regional biotas". *Evolutionary Ecology*. 12: 95-110.
- Leibold, M. A.; M. Holyoak; N. Mouquet; P. Amaresekare; J. Chase; M. Hoopes; R. Holt; J. Shurin; R. Law; D. Tilman; M. Loreau y A. Gonzalez. 2004. "The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology". *Ecology Letters*. 7: 601-613.
- Lepš, J. y P. Šmilauer. 1999. "Multivariate Analysis of Ecological Data". Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia České Budejovice. 110 p.
- Lepš, J. y T. Šmilauer. 2003. "Multivariate analysis of ecological data using CANOCO". Cambridge University Press, Cambridge, UK. 269 p.
- Levins, R. y D. Culver. 1971. "Regional coexistence of species and competition between rare species". *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 68: 1246-1248.
- Logue, J. B.; N. Mouquet; H. Peter y H. Hillebrand. 2011. "Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory". *Trends in Ecology and Evolution*. 26: 482-492.
- Lorea, L. y M. Brassiolo. 2007. "Establecimiento de lianas sobre los árboles de un bosque del Chaco Húmedo Argentino". *Revista Forestal Venezolana*. 51(1): 47-55.
- Macarthur, R. H. 1965. "Patterns of species diversity". *Biological Review*. 40: 510-533.
- Macarthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. "The Theory of Island Biogeography". Princeton University Press, Princeton (New Jersey), USA. 224 p.
- Marigliano, N. L.; C. I. Navarro y Z. J. Brandán. 2010. "Aves asociadas a los bordes de una parcela cultivada con trigo (Burruyacú, Tucumán, Argentina)". *Acta Zoológica Lilloana*. 54(1-2): 121-128.
- Marigliano, N.; C. NAVARRO; C. Antelo y Z. Brandán. 2005. "Ensamblajes en una comunidad de aves de un ambiente cultivado en Chaco Serrano". *Acta zoológica lilloana*. 49(1-2): 95-99.
- Martínez, O. y J. Rechberger. 2007. "Características de la avifauna en un gradiente altitudinal de un bosque nublado andino en La Paz, Bolivia". *Rev. Peru Biol.* 14: 225-236.

- Mcgarigal, K. 2002. "Landscape pattern metrics". En: El-Shaarawi, A. H. y W. W. Piegorsch (Eds.). "Encyclopedia of Environmetrics Volume 2". John Wiley & Sons, Sussex, England. pp. 1135-1142.
- Mcgarigal, K. y B. J. Marks. 1995. "FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure". Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-351. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 122 p.
- Mcgarigal, K.; S. A. Cushman; M. C. Neel y E. Ene. 2002. "FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps". Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst.
- Meynard, C. N. y J. F. Quinn. 2008. "Bird metacomunities in temperate South American forest: vegetation structure, area, and climate effects". *Ecology*. 89: 981-990.
- Mezquida, E. T. 2002. "Nidificación de ocho especies de Tyrannidae en la Reserva de Ñacuñán, Mendoza, Argentina". *Hornero*. 17(01): 31-40.
- Mezquida, E. T. 2003. "La reproducción de cinco especies de Emberizidae y Fringillidae en la Reserva de Ñacuñán, Argentina". *Hornero*. 18(01): 13-20.
- Miranda, M. V.; N. Politi y L. O. Rivera. 2010. "Cambios inesperados en el ensamble de aves en áreas bajo explotación forestal en la selva pedemontana del Noroeste Argentino". *Ornitología Neotropical*. 21: 323-337.
- Moreno, C. E. y P. Rodríguez. 2010. "A consistent terminology for quantifying species diversity?" *Oecologia*. 163: 279-282.
- Moreno, C. E. y P. Rodríguez. 2011. "Commentary: Do we have a consistent terminology for species diversity? Back to basics and toward a unifying framework". *Oecologia*. 167: 889-892.
- Mosa, S. G. 2004. "Impact of agriculture and grazing on pale-spotted (*Nothura darwini*) and andean (*Nothoprocta pentlandii*) tinamous in the lerma valley, Salta province, Argentina". *Ornitología Neotropical*. 15(Suppl.): 309-315.
- Mouquet, N. y M. Loreau. 2003. "Community patterns in source-sink metacomunities". *Am. Nat.* 162: 544-557.
- Navarro, C. I. y N. L. Marigliano. 2006. "Avifauna otoño-invernal en un sector de bosque Chaqueño Serrano (Trancas, Tucumán, Argentina)". *Acta Zoológica Lilloana*. 50(1-2): 55-60.
- Navarro, C. I.; Z. J. Brandán y N. L. Marigliano. 2007. "Lista comentada de las aves de un fragmento de la Reserva Provincial La Florida". *Acta Zoológica Lilloana*. 51(2): 142-150.
- Nores, M. 1991. "Lista y distribución de las aves de Santiago del Estero, Argentina". *Bol. Acad. Nac. Cienc., Córdoba*. 59(3-4): 157-196.

- Nores, M. 1996. "Avifauna de la Provincia de Córdoba". En: Di Tada, I. E. y E. H. Bucher (Eds). "Biodiversidad de la Provincia de Córdoba. Volumen 1: Fauna". Editorial de la Universidad Nacional de Río Cuarto, Río Cuarto. pp. 255-337.
- Nores, M. y M. M. Cerana. 1990. "Biogeography of forest relicts in the mountains of northwestern Argentina". *Rev. Chilena Hist. Nat.* 63: 37-46.
- Nores, M.; S. A. Salvador y D. Yzurieta. 2000. "Registros de aves de selva en Catamarca, Argentina". *Hornero.* 15(2): 111-115.
- Ochoa De Masramón, D. 1969. "Contribución al estudio de las aves de San Luis". *Hornero.* 11(1): 033-045.
- Ortiz, D.; R. Aráoz y C. Alderete. 2011. "Lista sistemática de las aves de la Reserva Experimental Horco Molle, provincia de Tucumán, Argentina". *Nótulas Faunísticas, Segunda Serie.* 62: 1-5.
- Pacala, S. W. y D. Tilman. 1993. "Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environment". *Am. Nat.* 143: 222-257.
- Palma, A. 2010 "¿Nicho, teoría neutral, o una alternativa emergente?" *Ecología Austral.* 20: 63-69.
- Potti, J. 1986. "Densidad y riqueza de aves en comunidades nidificantes de la Península Ibérica". *Miscelanea Zoologica.* 10: 267-276.
- Presley, S. J.; L. M. Cisneros; B. D. Patterson y M. R. Willig. 2012. "Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: a comparison of bats, rodents and birds". *Global Ecology and Biogeography.* 21: 968-976.
- Ralph, C. J.; S. Droege y J. R. Sauer. 1995. "Managing and monitoring birds using point counts: standards and applications". En: Ralph, C. J.; S. Droege y J. R. Sauer (Eds.). "Monitoring bird populations by point counts". U.S. Department of Agriculture Forest Service General Technical Report PSW-GTR-149. pp. 161-168.
- Ricklefs, R. E. 1987. "Community diversity: relative roles of local and regional processes". *Science.* 235: 167-171.
- Ricklefs, R. E. y D. Schluter. 1993. "Species diversity in ecological communities: historical and geographic perspectives". University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 414 p.
- Roic, L. D. y A. Villaverde. 1987. "Antecedentes para una excursión botánica a la Sierra de Guasayán, Santiago del Estero". *Sociedad Argentina de Botánica. XXI Jornadas Argentinas de Botánica.* Provincia de Santiago del Estero. 20 p.
- Rougès, M. y J. G. Blake. 2001. "Tasas de captura y dietas de aves del sotobosque en el Parque Biológico Sierra de San Javier, Tucumán". *Hornero.* 16(1): 007-015.

- Ruiz, R.; J. M. Vargas y A. Antúnez. 1997. "Tendencias biogeográficas de la avifauna en relación a la estructura de la vegetación en las sierras béticas occidentales". Actas de las XII Jornadas Ornitológicas Españolas. Instituto de Estudios Almerienses. Almería. pp. 219-227.
- Sferco, G. D. y M. Nores. 2003. "Lista comentada de las aves de la Reserva Natural Chancaní, Córdoba, Argentina". ISSN 1850-4884. Hornero [online]. 18(1): 21-29.
- SIB. 2012. "Sistema de Información de Biodiversidad". <http://www.sib.gov.ar>.
- Soininen, J.; M. Kokocinski; S. Estlander; J. Kotanen y J. Heino. 2007. "Neutrality, niches, and determinants of plankton metacommunity structure across boreal wetland ponds". *Ecoscience*. 14: 146-154.
- Soria, K.; D. Ortiz; R. Aráoz; E. M. Wagner; C. Alderete y P. Capllonch. 2010. "Sobre el anillado de aves en la argentina: recaptura de aves en localidades de monitoreo en el noroeste de argentina". *Nótulas Faunísticas, Segunda Serie*. 53: 1-6.
- Straneck, R. 2007. "Una nueva especie de Serpophaga". *Revista FAVE - Ciencias Veterinarias*. 6: 1-2.
- Tellería, J. L.; T. Santos; A. Sánchez y A. Galarza. 1992. "Habitat structure predicts bird diversity distribution in Iberian forests better than climate". *Bird Study*. 39: 63-68.
- Ter Braak, C. J. y P. Šmilauer. 2002. "CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (Version 4.5)". Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA.
- Terborgh, J. 1971. "Distribution on environmental gradients: Theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the cordillera Vilcabamba, Perú". *Ecology*. 52: 23-40.
- Torres Bruchmann, E. 1975. "Los mesoclimas agrícolas de la provincia de Santiago del Estero". *Rev. Agron. del Noroeste Argentino (San Miguel de Tucumán)*. 12: 3-4.
- Tuomisto, H. 2010a. "A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity". *Ecography*. 33: 2-22.
- Tuomisto, H. 2010b. "A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena". *Ecography*. 33: 23-45.
- Tuomisto, H. 2010c. "A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes it does exist". *Oecologia*. 164: 853-860.
- Tuomisto, H. 2011. "Do we have a consistent terminology for species diversity? Yes, if we choose to use it". *Oecologia*. 167: 903-911.

- Turner, M. G. 2005. "Landscape ecology: what is the state of the science?" *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 319-44.
- Varela, O. y M. O. Sidán. 2005. "Estructura, composición y diversidad de la vegetación leñosa de la sierra de Guasayán, Santiago del Estero, Argentina". XXX Jornadas Argentinas de Botánica. Rosario. Acta de Resúmenes. ISSN: 0373-520X. pp. 140-141.
- Vargas, R. J.; M. S. Bó y M. Favero. 2007. "Diet of the southern caracara (*Caracara plancus*) in Mar Chiquita Reserve, Southern Argentina". *Journal of Raptor Research.* 41: 113-121.
- Vellend, M. 2001. "Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover?" *Journal of Vegetation Science.* 12: 545-552.
- White, C. M.; P. D. Olsen y L. F. Cliff. 1994. "Familia Falconidae". En: Del Hoyo, J.; A. Elliott y J. Sargatal (Eds.). "Handbook of the Birds of the World, Vol 2". New World Vultures to Guinea fowl. Lynx Edicions, Barcelona. pp. 216-247.
- Whittaker, R. H. 1956. "Vegetation of the Great Smoky Mountains". *Ecological Monographs.* 26: 1-80.
- Whittaker, R. H. 1960. "Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California". *Ecological Monographs.* 30: 279-338.
- Whittaker, R. H. 1977. "Evolution of species diversity in land communities". *Evol. Biol.* 10: 1-67.
- Wilson, D. B. 1973. "La Monjita Blanca *Xolmis irupero*". *Hornero.* 11(3): 222-224.
- Wilson, D. S. 1992. "Complex interactions in metacomunities with implications for biodiversity and higher levels of selection". *Ecology.* 73: 1984-2000.
- Wilson, M. F. 1974. "Avian community organization and habitat structure". *Ecology.* 55: 1017-1029.
- Zaccagnini, M. E.; J. Decarre; A. Goijman; L. Solari; R. Suárez y F. Weyland. 2007. "Efecto de la heterogeneidad ambiental de terrazas y bordes vegetados sobre la biodiversidad animal en campos de soja en Entre Ríos". En: Caviglia, O. P.; O. F. Paparotti y M. C. Sasal. "Agricultura Sustentable en Entre Ríos". Ediciones INTA. Buenos Aires. pp. 159-169.
- Zuberogoitia, I. 2012. "Halcón peregrino – *Falco peregrinus*". En: Salvador, A. y M. B. Morales (Eds.). "Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles". Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>. 27 p.
- Zuccardi, R. B. y G. S. Fadda. 1971. "Los suelos del área de la Sierra de Guasayán, Santiago del Estero". *Revista Agronómica del NOA. UNT.* 9: 273-328.
- Zurita, G. A. y M. I. Bellocq. 2007. "Pérdida y fragmentación de la Selva Paranaense: efectos sobre las aves rapaces diurnas". *Hornero.* 22: 141-147.

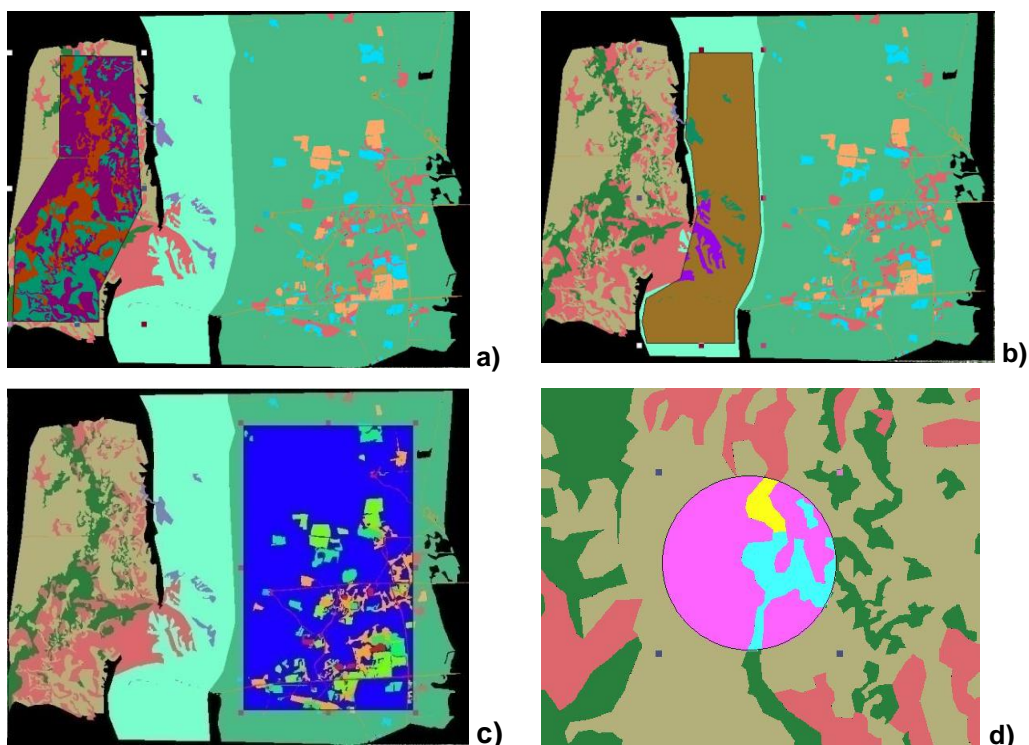
Anexo 1. Todas las especies de plantas registradas y las correspondientes abreviaturas de los nombres científicos.

<i>Abutilon</i> sp.	AbSp	<i>Cnidoscopus tubulosus</i>	CnTu	<i>Ruprechtia apetala</i>	RuAp
<i>Acacia aroma</i>	AcAr	<i>Condalia microphylla</i>	CoMi	<i>Ruprechtia triflora</i>	RuTr
<i>Acacia caven</i>	AcCa	<i>Coursetia hassleri</i>	CoHa	<i>Salvia cuspidata</i>	SaCu
<i>Acacia praecox</i>	AcPr	<i>Croton</i> sp.	CrSp	<i>Cfr. Schaefferia argentinensis</i>	ScAr
<i>Acalypha lycioides</i>	AcLy	<i>Ephedra triandra</i>	EpTr	<i>Schinopsis lorentzii</i>	ScLo
<i>Aloysia gratissima</i>	AlGr	<i>Eupatorium</i> sp.	EuSp	<i>Schinopsis marginata</i>	ScMa
<i>Aloysia scorodonioides</i>	AlSc	<i>Eupatorium</i> sp1.	EuSp1	<i>Schinus</i> sp.	ScSp
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i>	AnCo	<i>Geoffraea decorticans</i>	GeDe	<i>Sida cordifolia</i>	SiCo
<i>Anisocapparis speciosa</i>	AnSp	<i>Harrisia pomanensis</i>	HaPo	<i>Sida</i> sp.	SiSp
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	AsQu	<i>Heimia montana</i>	HeMo	<i>Solanum argentinum</i>	SoAr
<i>Buddleja</i> sp.	BuSp	<i>Jodina rhombifolia</i>	JoRh	<i>Solanum</i> sp.	SoSp
<i>Caesalpinia gilliesii</i>	CaGi	<i>Lantana</i> sp.	LaSp	<i>Sphaeralcea bonariensis</i>	SpBo
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	CaPa	<i>Larrea divaricata</i>	LaDi	<i>Stetsonia coryne</i>	StCo
<i>Capparicordis tweediana</i>	CaTw	<i>Lippia</i> sp.	LiSp	<i>Tabebuia nodosa</i>	TaNo
<i>Capsicum chacoense</i>	CaCh	<i>Lippia turbinata</i>	LiTu	<i>Tecoma tenuiflora</i>	TeTe
<i>Castela coccinea</i>	CaCo	<i>Manihot guaranitica</i>	MaGu	<i>Tournefortia rubicunda</i>	ToRu
<i>Ceiba chodatii</i>	CeCh	<i>Mimosa detinens</i>	MiDe	<i>Vallesia glabra</i>	VaGl
<i>Celtis</i> sp.	CeSp	<i>Opuntia quimilo</i>	OpQu	<i>Vernonia saltensis</i>	VeSa
<i>Cercidium praecox</i>	CePr	<i>Porlieria microphylla</i>	PoMi	<i>Ximena americana</i>	XiAm
<i>Cereus forbesii</i>	CeFo	<i>Prosopis alba</i>	PrAl	<i>Zapoteca formosa</i>	ZaFo
<i>Cestrum parqui</i>	CePa	<i>Prosopis nigra</i>	PrNi	<i>Ziziphus mistol</i>	ZiMi

Anexo 2. Todas las variables de estructura de vegetación y las correspondientes abreviaturas de los nombres. También la variable altitud.

Altura del Estrato Inferior	AEI	Rango Densidad del Estrato Alto	RDEA
Rango Altura del Estrato Inferior	RAEI	Densidad del Estrato Superior	DES
Altura del Estrato Medio	AEM	Rango Densidad del Estrato Superior	RDES
Rango Altura del Estrato Medio	RAEM	Densidad de Epífitas	DEP
Altura del Estrato Alto	AEA	Rango Densidad de Epífitas	RDEP
Rango Altura del Estrato Alto	RAEA	Densidad de Lianas	DLI
Altura del Estrato Superior	AES	Rango Densidad de Lianas	RDLI
Rango Altura del Estrato Superior	RAES	Altitud	ALT
Cobertura del Estrato Inferior	CEI		
Rango Cobertura del Estrato Inferior	RCEI		
Cobertura del Estrato Medio	CEM		
Rango Cobertura del Estrato Medio	RCEM		
Cobertura del Estrato Alto	CEA		
Rango Cobertura del Estrato Alto	RCEA		
Cobertura del Estrato Superior	CES		
Rango Cobertura del Estrato Superior	RCES		
Número de Estratos	NE		
Rango Número de Estratos	RNE		
Densidad del Estrato Medio	DEM		
Rango Densidad del Estrato Medio	RDEM		
Densidad del Estrato Alto	DEA		

Anexo 3. Métricas del paisaje



Digitalización de los diferentes ambientes considerados; **a, b y c**: resaltan los recortes de la vertiente occidental, la oriental, y el piedemonte, respectivamente, sobre los cuales fueron realizados los análisis de métricas a nivel de paisaje; **d**: ejemplo de un área buffer circular de 100 m de radio correspondiente al punto LS7.

Métricas de cada ambiente a nivel de paisaje (*) y área de cada clase.

	Laderas Secas	Laderas Húmedas	Piedemonte
Área Total *	255,63	234,02	523,45
Número de Parches *	159	25	324
Índice de Heterogeneidad *	1,06	0,35	0,77
Índice de Forma *	2,2	1,87	1,86
Porcentaje de Adyacencias Comunes *	98,35	99,63	99,02
Bosque	120,39	213,91	420,57
Fachinal	70,14	11,91	34,08
Claro	0	0	27,76
Claro Rocoso	0	8,20	0
Suelo Desnudo	0,30	0	13,42
Cultivo	0	0	26,63
Edificación	0	0	0,88
Pastizal	64,25	0	0
Agua	0,55	0	0,11

Nota: Todas las áreas están expresadas en hectáreas.

Anexo 4. Todas las variables de las métricas del paisaje y las correspondientes abreviaturas de los nombres.

Número de Parches Bosque	NPB
Número de Parches Claro Rocoso	NPCLR
Número de Parches Pastizal	NPP
Número de Parches Fachinal	NPF
Número de Parches Suelo Desnudo	NPSD
Número de Parches Cultivo	NPC
Número de Parches Claro	NPCL
Número de Parches Edificación	NPE
Área de Clase Bosque	ACB
Área de Clase Claro Rocoso	ACCLR
Área de Clase Pastizal	ACP
Área de Clase Fachinal	ACF
Área de Clase Suelo Desnudo	ACSD
Área de Clase Cultivo	ACC
Área de Clase Claro	ACCL
Área de Clase Edificación	ACE
Índice de Shannon	ISH
Índice de Forma Bosque	IFB
Índice de Forma Claro Rocoso	IFCLR
Índice de Forma Pastizal	IFP
Índice de Forma Fachinal	IFF
Índice de Forma Suelo Desnudo	IFSD
Índice de Forma Cultivo	IFC
Índice de Forma Claro	IFCL
Índice de Forma Edificación	IFE
Porcentaje de Adyacencias Comunes Bosque	PACB
Porcentaje de Adyacencias Comunes Claro Rocoso	PACCLR
Porcentaje de Adyacencias Comunes Pastizal	PACP
Porcentaje de Adyacencias Comunes Fachinal	PACF
Porcentaje de Adyacencias Comunes Suelo Desnudo	PACSD
Porcentaje de Adyacencias Comunes Cultivo	PACC
Porcentaje de Adyacencias Comunes Claro	PACCL
Porcentaje de Adyacencias Comunes Edificación	PACE

Anexo 5. Resúmenes DCA para las especies de aves “multi-hábitat” y las más afines a cada ambiente para ambas épocas.

Resumen DCA para especies de aves “multi-hábitat” en la época reproductiva.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,387	0,108	0,085	0,067	1,836
Longitud del gradiente	2,557	1,764	1,553	1,424	
Porcentaje acumulado de la variancia de especies	21,1	26,9	31,6	35,2	
Sumatoria de Autovalores					1,836

Resumen DCA para especies de aves “multi-hábitat” en la época no reproductiva.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,391	0,152	0,100	0,074	2,105
Longitud del gradiente	2,553	1,891	1,517	1,642	
Porcentaje acumulado de la variancia de especies	18,6	25,8	30,6	34,1	
Sumatoria de Autovalores					2,105

Resumen DCA para especies de aves más afines a cada ambiente en la época reproductiva.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,944	0,287	0,147	0,079	3,047
Longitud del gradiente	4,779	2,528	2,069	1,407	
Porcentaje acumulado de la variancia de especies	31,0	40,4	45,3	47,9	
Sumatoria de Autovalores					3,047

Resumen DCA para especies de aves más afines a cada ambiente en la época no reproductiva.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,895	0,356	0,202	0,106	2,678
Longitud del gradiente	4,814	3,866	2,657	2,471	
Porcentaje acumulado de la variancia de especies	24,2	33,9	39,3	42,2	
Sumatoria de Autovalores					3,693

Anexo 6. Resúmenes DCA de las variables ambientales para ambas épocas de las combinaciones LS-LH, LH-P y LS-P.

Resumen DCA para las variables ambientales. LS-LH época reproductiva.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,212	0,064	0,034	0,023	0,756
Longitud del gradiente	1,503	0,917	0,794	0,979	
Porcentaje acumulado de la variancia de especies	28,1	36,6	41,1	44,1	
Sumatoria de Autovalores					0,756

Resumen DCA para las variables ambientales. LS-LH época no reproductiva.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,215	0,061	0,033	0,021	0,760
Longitud del gradiente	1,538	0,907	0,961	0,962	
Porcentaje acumulado de la variancia de especies	28,3	36,2	40,6	43,3	
Sumatoria de Autovalores					0,760

Resumen DCA para las variables ambientales. LH-P época reproductiva.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,349	0,084	0,036	0,018	1,053
Longitud del gradiente	1,854	1,505	0,935	0,702	
Porcentaje acumulado de la variancia de especies	33,1	41,4	44,5	46,2	
Sumatoria de Autovalores					1,053

Resumen DCA para las variables ambientales. LH-P época no reproductiva.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,353	0,100	0,042	0,026	1,069
Longitud del gradiente	1,877	1,604	0,942	0,934	
Porcentaje acumulado de la variancia de especies	33,0	42,3	46,3	48,7	
Sumatoria de Autovalores					1,069

Resumen DCA para las variables ambientales. LS-P época reproductiva.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,264	0,108	0,045	0,032	1,080
Longitud del gradiente	1,660	1,361	1,148	1,298	
Porcentaje acumulado de la variancia de especies	24,5	34,5	38,7	41,6	
Sumatoria de Autovalores					1,080

Resumen DCA para las variables ambientales. LS-P época no reproductiva.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalor (Eigenvalues)	0,269	0,110	0,049	0,028	1,099
Longitud del gradiente	1,710	1,354	1,101	1,062	
Porcentaje acumulado de la variancia de especies	24,5	34,5	39,0	41,5	
Sumatoria de Autovalores					1,099

Anexo 7. Todas las variables predictoras originales (125) y sus correspondientes ambientes: LS: Laderas Secas; LH: Laderas Húmedas; P: Piedemonte. Para la combinación LS-LH suman un total de 102, y 119 para LH-P. Verde: especies de plantas; Amarillo: variables de estructura de la vegetación; Rojo: altitud; Naranja: métricas del paisaje.

AbSp	LS-LH-P	PrNi	LS-P	RDEA	LS-LH-P
AcAr	LS-P	RuAp	LS-LH-P	DES	LS-LH-P
AcCa	LS	RuTr	LH-P	RDES	LS-LH-P
AcLy	LS-LH-P	SaCu	LS-LH	DEP	LS-LH-P
AcPr	LS-LH-P	ScLo	LS-LH	RDEP	LS-LH-P
AlGr	LS-LH-P	ScMa	LS-LH	DLI	LS-LH-P
AlSc	LS-LH-P	ScSp	LS-P	RDLI	LS-LH-P
AnCo	LH	SiCo	LS-LH-P	ALT	LS-LH-P
AsQu	P-LH	SiSp	LS-LH-P	NPB	LS-LH-P
BuSp	LH	SoAr	LS-LH-P	NPCLR	LH
CaCh	P	SoSp	LS-LH	NPP	LS
CaCo	LS-P	SpBo	LS-P	NPF	LS-P
CaGi	LS-P	StCo	P	NPSD	P
CaPa	LS-LH	TaNo	LH	NPC	P
AnSp	P	TeTe	LS-LH	NPCL	P
CaTw	LH	ToRu	LS-LH	NPE	P
CeCh	LS-LH	VaGl	LH-P	ACB	LS-LH-P
CeFo	LH-P	VeSa	LS-LH-P	ACCLR	LH
CePa	LS-LH-P	XiAm	LS	ACP	LS
CePr	P	ZaFo	LS-LH	ACF	LS-P
CeSp	LS-LH-P	ZiMi	LS-LH-P	ACSD	P
CnTu	LH	AEI	LS-LH-P	ACC	P
CoHa	LS-LH-P	RAEI	LS-LH-P	ACCL	P
CoMi	LS-P	AEM	LS-LH-P	ACE	P
CrSp	LS-LH-P	RAEM	LS-LH-P	ISH	LS-LH-P
EpTr	P	AEA	LS-LH-P	IFB	LS-LH-P
ScAr	LS-LH	RAEA	LS-LH-P	IFCLR	LH
EuSp	LS-LH-P	AES	LS-LH-P	IFP	LS
EuSp1	LS-LH	RAES	LS-LH-P	IFF	LS-P
GeDe	LS-P	CEI	LS-LH-P	IFSD	P
HaPo	LH-P	RCEI	LS-LH-P	IFC	P
HeMo	LH-P	CEM	LS-LH-P	IFCL	P
JoRh	LH-P	RCEM	LS-LH-P	IFE	P
LaDi	P	CEA	LS-LH-P	PACB	LS-LH-P
LaSp	LS-P	RCEA	LS-LH-P	PACCLR	LH
LiSp	LS-LH	CES	LS-LH-P	PACP	LS
LiTu	LS-LH-P	RCES	LS-LH-P	PACF	LS-P
MaGu	LH	NE	LS-LH-P	PACSD	P
MiDe	P	RNE	LS-LH-P	PACC	P
OpQu	LS-P	DEM	LS-LH-P	PACCL	P
PoMi	LS-LH-P	RDEM	LS-LH-P	PACE	P
PrAl	LS-LH-P	DEA	LS-LH-P		

Anexo 8. Valores de correlación de las densidades de las especies de plantas correspondientes a la variable *proxy* E1 de la época reproductiva y no reproductiva (Figuras 15 y 16). Metacomunidad completa de aves.

RuAp	-0,8435	CePa	-0,2742	ScSp	0,094	CeFo	0,4491
AcLy	-0,8114	SoSp	-0,2594	CaGi	0,1078	VaGI	0,4586
CaPa	-0,8034	BuSp	-0,2592	LaSp	0,1170	SpBo	0,4652
ToRu	-0,7934	CaTw	-0,2387	GeDe	0,1179	MiDe	0,4663
ZaFo	-0,7447	ScLo	-0,2205	XiAm	0,1357	CaCh	0,5021
CeCh	-0,7377	CnTu	-0,2064	AcAr	0,1462	CePr	0,5389
ScMa	-0,7166	TaNo	-0,1974	PrAl	0,1688	CeSp	0,5596
AcPr	-0,7034	HeMo	-0,1450	JoRh	0,2043	PrNi	0,6112
VeSa	-0,4804	MaGu	-0,0886	EpTr	0,2874	EuSp	0,6575
ScAr	-0,4673	AcCa	-0,0855	CoMi	0,3333	LiTu	0,7374
SiSp	-0,4633	AlSc	-0,0680	AbSp	0,3383	CaCo	0,7613
PoMi	-0,4548	AlGr	-0,0080	ZiMi	0,3784	SoAr	0,7958
EuSp1	-0,4286	RuTr	0,0217	LaDi	0,3971		
TeTe	-0,4076	HaPo	0,0416	AsQu	0,4064		
AnCo	-0,4015	CoHa	0,0456	OpQu	0,4244		
SaCu	-0,3875	AnSp	0,0531	StCo	0,4359		
LiSp	-0,2943	SiCo	0,0862	CrSp	0,4387		

Anexo 9. Valores de correlación de las variables de estructura de la vegetación (resaltadas con amarillo), métricas del paisaje y altitud correspondientes a la variable *proxy* E1 (Figura 15). Época reproductiva. Metacomunidad completa de aves.

RCES	-0,6602	AEM	-0,2182	DEM	0,3046
RDLI	-0,6125	DEP	-0,2041	NPF	0,3141
DLI	-0,6047	RCEI	-0,0968	NPC	0,3365
CES	-0,5913	NPP	-0,0307	IFC	0,3520
ALT	-0,5600	ACF	-0,0138	PACC	0,3524
PACCLR	-0,5493	RDEP	-0,0068	ACCL	0,3670
IFCLR	-0,5412	CEI	0,0053	PACF	0,3859
DES	-0,5344	PACP	0,0354	IFF	0,3988
AES	-0,5289	IFB	0,0460	RDEM	0,4040
NPCLR	-0,4715	IFP	0,0569	ISH	0,4102
NE	-0,4698	AEI	0,0874	NPCL	0,4741
ACCLR	-0,3743	RAEA	0,0891	NPSD	0,5034
CEA	-0,3589	ACP	0,0945	NPB	0,5168
DEA	-0,3457	RAEM	0,1264	ACSD	0,5412
RDES	-0,3392	CEM	0,1770	IFSD	0,5417
RAES	-0,3214	RCEA	0,1977	PACSD	0,5714
ACB	-0,3110	ACE	0,2518	IFCL	0,6034
PACB	-0,2999	RAEI	0,2561	PACCL	0,6380
RCEM	-0,2957	NPE	0,2705		
RDEA	-0,2918	ACC	0,2762		
RNE	-0,2580	PACE	0,2959		
AEA	-0,2314	IFE	0,2985		

Anexo 10. Valores de correlación de las densidades de las especies de plantas correspondientes a la variable *proxy* E2 de la época reproductiva y no reproductiva (Figuras 15 y 16). Metacomunidad completa de aves.

CeFo	-0,4512	CaCh	-0,1948	CoMi	0,1214	ScLo	0,5017
VaGl	-0,4015	CaPa	-0,1706	RuAp	0,17	SpBo	0,5073
AsQu	-0,3581	MiDe	-0,1636	CePa	0,1881	SiCo	0,5574
CrSp	-0,3564	ScAr	-0,1253	XiAm	0,1964	PrAl	0,586
LaDi	-0,3059	EpTr	-0,1217	SiSp	0,2001	TeTe	0,5893
StCo	-0,305	TaNo	-0,1126	ToRu	0,2037	AcCa	0,5951
AcLy	-0,298	EuSp1	-0,1124	LiTu	0,2088	ScSp	0,6245
PrNi	-0,2959	AnSp	-0,1058	AlSc	0,2104	AlGr	0,6912
ZaFo	-0,286	BuSp	-0,1048	OpQu	0,2119	AcAr	0,8569
HaPo	-0,2649	EuSp	-0,1017	SaCu	0,2284		
CaTw	-0,2647	JoRh	-0,0755	VeSa	0,2453		
CaCo	-0,2514	CnTu	-0,0583	AbSp	0,2494		
AnCo	-0,2412	MaGu	-0,0324	SoAr	0,2749		
ScMa	-0,2365	SoSp	0,0117	AcPr	0,326		
RuTr	-0,2338	GeDe	0,037	ZiMi	0,338		
HeMo	-0,2321	CoHa	0,0387	LaSp	0,3503		
CePr	-0,2228	CeSp	0,0695	CaGi	0,3865		
CeCh	-0,2133	PoMi	0,0876	LiSp	0,423		

Anexo 11. Valores de correlación de las variables de estructura de la vegetación (resaltadas con amarillo), métricas del paisaje y altitud correspondientes a la variable *proxy* E2 (Figura 15). Época reproductiva. Metacomunidad completa de aves.

CEA	-0,6222	NPCLR	-0,3412	RDES	-0,1549	IFF	0,5126
NE	-0,5581	NPCL	-0,3412	AES	-0,1434	NPP	0,5142
ACB	-0,5397	RDEP	-0,2739	PACC	-0,136	PACF	0,535
DEA	-0,5086	RCES	-0,2604	RCEI	-0,1343	ACP	0,5903
PACB	-0,4342	CEM	-0,2485	IFC	-0,1299	ACF	0,6002
PACCL	-0,4308	DLI	-0,2249	AEA	-0,1238	CEI	0,6189
IFCL	-0,4302	ACCLR	-0,2233	RCEA	-0,0549	IFB	0,6305
PACSD	-0,4021	RAEM	-0,2229	NPB	-0,0206	ALT	0,6389
IFSD	-0,3924	ACCL	-0,2225	RAES	0,0334	IFP	0,6755
ACSD	-0,3903	ACC	-0,2145	RCEM	0,1106	PACP	0,7049
IFCLR	-0,3891	NPE	-0,2093	RNE	0,2103	AEI	0,7093
PACCLR	-0,3773	PACE	-0,2075	RAEA	0,2278		
AEM	-0,3672	ACE	-0,2043	RAEI	0,2307		
CES	-0,3641	IFE	-0,2036	DEM	0,231		
NPSD	-0,3606	DEP	-0,1871	ISH	0,3826		
RDEA	-0,3473	NPC	-0,1829	NPF	0,4213		
DES	-0,3427	RDLI	-0,1758	RDEM	0,5069		

Anexo 12. Valores de correlación de las variables de estructura de la vegetación (resaltadas con amarillo), métricas del paisaje y altitud correspondientes a la variable *proxy* E1 (Figura 16). Época no reproductiva. Metacomunidad completa de aves.

NE	-0,6674	RCEM	-0,3146	RAEA	0,0891	IFF	0,3988
RCES	-0,6602	ACB	-0,311	ACP	0,0945	RDEM	0,404
RDLI	-0,6125	PACB	-0,2999	RAEM	0,1264	ISH	0,4102
DLI	-0,6047	RDEA	-0,2918	CEM	0,1426	NPCL	0,4741
CES	-0,5913	CEI	-0,2431	RCEA	0,1977	NPSD	0,5034
ALT	-0,56	RNE	-0,2349	ACE	0,2518	NPB	0,5168
PACCLR	-0,5493	AEA	-0,2314	NPE	0,2705	ACSD	0,5412
IFCLR	-0,5412	AEM	-0,2182	ACC	0,2762	IFSD	0,5417
DES	-0,5344	DEP	-0,2041	PACE	0,2959	PACSD	0,5714
AES	-0,5289	AEI	-0,0894	IFE	0,2985	IFCL	0,6034
NPCLR	-0,4715	NPP	-0,0307	DEM	0,3046	PACCL	0,638
RCEI	-0,3914	ACF	-0,0138	NPF	0,3141		
ACCLR	-0,3743	RDEP	-0,0068	NPC	0,3365		
CEA	-0,3589	RAEI	0,0044	IFC	0,352		
DEA	-0,3457	PACP	0,0354	PACC	0,3524		
RDES	-0,3392	IFB	0,046	ACCL	0,367		
RAES	-0,3214	IFP	0,0569	PACF	0,3859		

Anexo 13. Valores de correlación de las variables de estructura de la vegetación (resaltadas con amarillo), métricas del paisaje y altitud correspondientes a la variable *proxy* E2 (Figura 16). Época no reproductiva. Metacomunidad completa de aves.

CEA	-0.6222	NE	-0.2242	RCEI	0.3081
ACB	-0.5397	ACCLR	-0.2233	RAEI	0.3767
DEA	-0.5086	RAEM	-0.2229	ISH	0.3826
PACB	-0.4342	ACCL	-0.2225	NPF	0.4213
PACCL	-0.4308	ACC	-0.2145	RDEM	0.5069
IFCL	-0.4302	NPE	-0.2093	IFF	0.5126
PACSD	-0.4021	PACE	-0.2075	NPP	0.5142
IFSD	-0.3924	ACE	-0.2043	PACF	0.5350
ACSD	-0.3903	IFE	-0.2036	ACP	0.5903
IFCLR	-0.3891	DEP	-0.1871	ACF	0.6002
PACCLR	-0.3773	NPC	-0.1829	IFB	0.6305
AEM	-0.3672	RDLI	-0.1758	ALT	0.6389
CES	-0.3641	RDES	-0.1549	CEI	0.6611
NPSD	-0.3606	AES	-0.1434	IFP	0.6755
CEM	-0.3545	PACC	-0.1360	PACP	0.7049
RDEA	-0.3473	IFC	-0.1299	AEI	0.7613
DES	-0.3427	AEA	-0.1238		
NPCLR	-0.3412	RNE	-0.0622		
NPCL	-0.3412	RCEA	-0.0549		
RDEP	-0.2739	NPB	-0.0206		
RCEM	-0.2653	RAES	0.0334		
RCES	-0.2604	RAEA	0.2278		
DLI	-0.2249	DEM	0.2310		

Anexo 14. Valores de correlación de las densidades de las especies de plantas correspondientes a la variable *proxy* E2 (Figura 18). Época reproductiva. Especies de aves más afines a cada ambiente. Laderas Secas y Laderas Húmedas.

SiSp	-0,6400	ScLo	-0,1173	PrAl	0,0987	AlGr	0,5460
CePa	-0,5927	JoRh	-0,1163	TeTe	0,1068	LiSp	0,6392
AcLy	-0,4196	CnTu	-0,0938	ScAr	0,1140	PrNi	0,6481
SpBo	-0,3665	RuTr	-0,0922	CaCo	0,1669	SaCu	0,7198
EuSp	-0,3381	PoMi	-0,0874	XiAm	0,1669	LaSp	0,7597
ScSp	-0,3294	RuAp	-0,0736	VeSa	0,1835		
AcCa	-0,3165	MaGu	-0,0727	SiCo	0,1911		
CaGi	-0,2832	HaPo	-0,0723	AnCo	0,2078		
CrSp	-0,2681	CoHa	-0,0560	AcAr	0,2384		
SoAr	-0,2507	LiTu	-0,0208	OpQu	0,2613		
HeMo	-0,2188	TaNo	-0,0055	AlSc	0,3092		
CeFo	-0,2102	CoMi	-0,0012	AcPr	0,3211		
CaTw	-0,2094	ScMa	0,0115	BuSp	0,3274		
VaGl	-0,2020	AsQu	0,0200	ZaFo	0,3994		
CaPa	-0,1977	ToRu	0,0237	CeCh	0,4251		
GeDe	-0,1842	CeSp	0,0509	SoSp	0,5061		
ZiMi	-0,1202	AbSp	0,0644	EuSp1	0,5194		

Anexo 15. Valores de correlación de las variables de estructura de la vegetación (resaltadas con amarillo), métricas del paisaje y altitud correspondientes a la variable *proxy* E2 (Figura 18). Época reproductiva. Especies de aves más afines a cada ambiente. Laderas Secas y Laderas Húmedas.

PACCLR	-0,3546	RCEI	-0,1264	CEM	0,2104
NPCLR	-0,3513	RCES	-0,111	RCEA	0,3155
IFCLR	-0,3433	ACP	-0,046	ACF	0,377
DLI	-0,3425	AEA	-0,0434	RAEI	0,399
RDEP	-0,2473	RCEM	-0,0424	DEM	0,5135
DEP	-0,2439	NPP	-0,0384	ALT	0,7305
NE	-0,2348	NPF	-0,0163		
RDES	-0,2011	RNE	-0,0126		
AES	-0,1959	NPB	-0,0026		
PACP	-0,1833	ACB	0,0082		
IFB	-0,1687	CEI	0,0547		
RAES	-0,1675	PACB	0,0844		
RAEM	-0,1632	DEA	0,1029		
DES	-0,1528	AEM	0,1442		
ISH	-0,1498	RDEA	0,1467		
ACCLR	-0,1461	PACF	0,1622		
CEA	-0,1401	RDEM	0,1888		
RDLI	-0,1379	AEI	0,1891		
CES	-0,1377	RAEA	0,1896		
IFP	-0,1299	IFF	0,1982		

Anexo 16. Valores de correlación de las densidades de las especies de plantas correspondientes a la variable *proxy* E1 de la época reproductiva y no reproductiva (Figuras 19 y 21). Especies de aves más afines a cada ambiente. Laderas Húmedas y Piedemonte.

AcLy	-0,9599	ScLo	-0,4188	SiCo	0,1398	CeFo	0,4659
CaPa	-0,8964	SaCu	-0,3667	GeDe	0,1744	MiDe	0,4815
ZaFo	-0,8696	CaTw	-0,2821	JoRh	0,1953	VaGl	0,4902
RuAp	-0,8654	BuSp	-0,2781	PrAl	0,2358	CaCh	0,5257
ScMa	-0,8561	LiSp	-0,2729	CaGi	0,259	OpQu	0,5464
ToRu	-0,8558	SoSp	-0,2473	ScSp	0,259	CePr	0,5581
CeCh	-0,7815	CnTu	-0,2298	EpTr	0,2933	CeSp	0,6176
AcPr	-0,7541	TaNo	-0,2257	CoMi	0,3518	SpBo	0,6776
SiSp	-0,6706	HeMo	-0,1955	LaSp	0,3625	PrNi	0,746
PoMi	-0,5914	MaGu	-0,1076	AbSp	0,3767	EuSp	0,756
VeSa	-0,5571	AlSc	-0,0214	AcAr	0,4026	LiTu	0,7613
TeTe	-0,4871	RuTr	-0,0214	LaDi	0,4035	CaCo	0,8014
ScAr	-0,4599	CoHa	-0,0152	ZiMi	0,4083	SoAr	0,8741
AnCo	-0,4559	HaPo	0,0228	AsQu	0,4198		
EuSp1	-0,4494	AlGr	0,0382	CrSp	0,4439		
CePa	-0,4255	AnSp	0,0458	StCo	0,4448		

Anexo 17. Valores de correlación de las variables de estructura de la vegetación (resaltadas con amarillo), métricas del paisaje y altitud correspondientes a la variable *proxy* E1 (Figura 19). Época reproductiva. Especies de aves más afines a cada ambiente. Laderas Húmedas y Piedemonte.

AES	-0,8690	RDEA	-0,3434	ACF	0,4889
ALT	-0,8672	DEP	-0,254	NPCL	0,4897
RCES	-0,7888	AEM	-0,2042	ISH	0,5044
CES	-0,7654	RCEI	-0,0383	NPF	0,5147
NE	-0,7573	RDEP	-0,0135	NPSD	0,522
DES	-0,6965	RAEM	0,0865	RAEI	0,5251
PACCLR	-0,6814	CEI	0,0878	DEM	0,5429
IFCLR	-0,664	IFB	0,1688	NPB	0,5455
DLI	-0,6593	ACE	0,2525	ACSD	0,5654
CEA	-0,6432	NPE	0,2712	IFSD	0,5663
RDLI	-0,6248	CEM	0,2722	PACSD	0,5997
RAES	-0,5833	ACC	0,279	IFCL	0,6354
NPCLR	-0,5764	RAEA	0,2885	IFF	0,6624
AEA	-0,546	PACE	0,2961	RDEM	0,6648
RDES	-0,5051	IFE	0,2984	PACF	0,6748
PACB	-0,4949	AEI	0,3341	PACCL	0,6757
ACB	-0,4779	NPC	0,3428		
DEA	-0,4584	IFC	0,3601		
ACCLR	-0,4334	PACC	0,3604		
RNE	-0,3991	ACCL	0,3686		
RCEM	-0,3748	RCEA	0,3885		

Anexo 18. Valores de correlación de las densidades de las especies de plantas correspondientes a la variable *proxy* E1 (Figura 20). Época no reproductiva. Especies de aves más afines a cada ambiente. Laderas Secas y Laderas Húmedas.

AcLy	-0,8168	TaNo	-0,2037	GeDe	0,2298	LiTu	0,6833
ZaFo	-0,7405	PoMi	-0,1892	EuSp	0,2668	SiCo	0,6999
CaPa	-0,6851	JoRh	-0,1862	CaCo	0,3094	SpBo	0,713
CeCh	-0,6677	CeFo	-0,1835	XiAm	0,3094	SoAr	0,7763
ScMa	-0,6446	SoSp	-0,1613	CeSp	0,3512	AcAr	0,8990
RuAp	-0,5754	CnTu	-0,159	LaSp	0,3565		
AnCo	-0,451	AcPr	-0,0896	CoMi	0,3661		
RuTr	-0,3779	SaCu	-0,072	CaGi	0,3973		
EuSp1	-0,3734	CrSp	-0,0529	TeTe	0,4197		
ScAr	-0,3635	MaGu	-0,0433	ScLo	0,4264		
ToRu	-0,3197	SiSp	0,0111	OpQu	0,4415		
CaTw	-0,3107	VeSa	0,0118	AbSp	0,4459		
HeMo	-0,3107	CoHa	0,0272	AcCa	0,5371		
AsQu	-0,2776	PrNi	0,0389	ZiMi	0,5447		
BuSp	-0,2622	CePa	0,1129	AlGr	0,6095		
HaPo	-0,2492	AlSc	0,1468	ScSp	0,6237		
VaGl	-0,2267	LiSp	0,2001	PrAl	0,6738		

Anexo 19. Valores de correlación de las variables de estructura de la vegetación (resaltadas con amarillo), métricas del paisaje y altitud correspondientes a la variable *proxy* E1 (Figura 20). Época no reproductiva. Especies de aves más afines a cada ambiente. Laderas Secas y Laderas Húmedas.

ACB	-0,8430	RDES	-0,2997	NPF	0,7505
CEA	-0,8067	RDEP	-0,2845	IFB	0,7592
DEA	-0,8004	AEA	-0,2669	IFP	0,7668
PACB	-0,7176	DEP	-0,2558	PACP	0,7793
RCES	-0,6497	RNE	-0,2173	AEI	0,7829
CES	-0,6475	RAEM	-0,1616	ISHP	0,8614
NE	-0,6405	RCEA	-0,0892	IFF	0,8946
IFCLR	-0,6056	RAES	-0,0479	PACF	0,8953
DES	-0,6026	RCEI	0,1193		
PACCLR	-0,6001	RAEA	0,2263		
RCEM	-0,5603	DEM	0,2896		
DLI	-0,5342	RAEI	0,4053		
AEM	-0,5296	ALT	0,5101		
RDEA	-0,5211	NPP	0,5158		
NPCLR	-0,5095	ACF	0,5507		
RDLI	-0,4986	NPB	0,6136		
AES	-0,3868	CEI	0,6585		
CEM	-0,3812	ACP	0,6885		
ACCLR	-0,3787	RDEM	0,7492		

Anexo 20. Valores de correlación de las variables de estructura de la vegetación (resaltadas con amarillo), métricas del paisaje y altitud correspondientes a la variable *proxy* E1 (Figura 21). Época no reproductiva. Especies de aves más afines a cada ambiente. Laderas Húmedas y Piedemonte.

AES	-0,8690	RNE	-0,4037	RCEA	0,3885
ALT	-0,8672	RCEM	-0,3963	ACF	0,4889
RCES	-0,7888	RDEA	-0,3434	NPCL	0,4897
CES	-0,7654	DEP	-0,254	ISHP	0,5044
NE	-0,7462	AEM	-0,2042	NPF	0,5147
DES	-0,6965	AEI	-0,1917	NPSD	0,522
PACCLR	-0,6814	RDEP	-0,0135	DEM	0,5429
IFCLR	-0,664	RAEM	0,0865	NPB	0,5455
DLI	-0,6593	RAEI	0,1526	ACSD	0,5654
CEA	-0,6432	IFB	0,1688	IFSD	0,5663
RDLI	-0,6248	CEM	0,2335	PACSD	0,5997
RAES	-0,5833	ACE	0,2525	IFCL	0,6354
NPCLR	-0,5764	NPE	0,2712	IFF	0,6624
AEA	-0,546	ACC	0,279	RDEM	0,6648
RDES	-0,5051	RAEA	0,2885	PACF	0,6748
CEI	-0,5027	PACE	0,2961	PACCL	0,6757
PACB	-0,4949	IFE	0,2984		
ACB	-0,4779	NPC	0,3428		
RCEI	-0,4634	IFC	0,3601		
DEA	-0,4584	PACC	0,3604		
ACCLR	-0,4334	ACCL	0,3686		

Anexo 21. Imagen de un nido con pichones de la especie *Stigmatura budytoides*. Foto tomada en enero de 2011 en ambiente de Ladera Seca.

