

Tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Biológicas

**Interacciones y uso de hábitat de tres especies de carpinteros (Aves, Picidae) utilizando radiotelemetría: importancia para estrategias de conservación del Bosque Atlántico**

**Lic. Juan Manuel Fernández**

Laboratorio de Investigaciones en Diversidad, Ecología y Conservación de Vertebrados -  
FaCENA

Director: Dr. Martjan Lammertink

Codirector: Dr. Juan Ignacio Areta



Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura

Corrientes, Argentina

2022

# INDICE

RESUMEN .....	6
Agradecimientos .....	9
<b>CAPITULO I INTRODUCCIÓN GENERAL .....</b>	<b>2</b>
Orden Piciformes: Familia Picidae .....	2
Estado de conservación de la familia Picidae.....	3
Filogenia de la familia Picidae.....	5
Familia Picidae en Argentina .....	6
Especies en estudio .....	6
<i>Celeus galeatus</i> .....	6
Etimología .....	6
Taxonomía y Filogenia.....	6
Amenazas .....	9
<i>Dryocopus lineatus</i> .....	10
Etimología .....	10
Taxonomía y Filogenia.....	10
<i>Campephilus robustus</i> .....	12
Etimología .....	12
Taxonomía y Filogenia.....	12
Relación entre las tres especies.....	14
Objetivos y justificación de la tesisObjetivo general.....	16
Objetivos específicos .....	16
Justificación .....	16
Organización de la tesis .....	17
<b>CAPITULO II METODOS GENERALES.....</b>	<b>18</b>
Área de estudio .....	18
Bosque Atlántico.....	18

Clima .....	20
Bosque Atlántico del Alto Paraná.....	20
Sitios de estudio .....	24
Métodos .....	26
Toma de datos.....	31
Observaciones de forrajeo .....	32
Nidos .....	32
Dormideros .....	32
Equipo .....	33
Paquetes de R.....	35
<b>CAPITULO III FORRAJEO .....</b>	<b>36</b>
Introducción.....	36
Métodos .....	39
Variables muestreadas .....	39
Tratamiento de los datos y análisis .....	40
Resultados .....	41
Árboles y sustratos de forrajeo.....	41
Comparación entre especies .....	41
Comparaciones entre bosque sin intervención vs. bosque con tala selectiva .....	44
Comportamientos de forrajeo Comparación entre especies.....	46
Comparaciones entre bosque sin intervención y bajo tala selectiva .....	49
Falta de interacciones competitivas .....	50
Discusión .....	50
Sustratos y árboles de forrajeo.....	50
Importancia de los laureles del género <i>Nectandra</i> y los bambúes para <i>C. galeatus</i> .....	51
Comparación entre bosques sin intervención y bajo tala selectiva .....	52
Comportamientos de forrajeo .....	53
Conclusiones .....	54
<b>CAPITULO IV NIDIFICACIÓN .....</b>	<b>55</b>
Introducción.....	55
Métodos .....	56
Resultados .....	57

<b>Discusión .....</b>	<b>62</b>
<b>Separación de nicho de nidificación entre las tres especies de carpinteros .....</b>	<b>64</b>
<b>Impacto de la tala selectiva en la nidificación de <i>C. galeatus</i> .....</b>	<b>65</b>
<b>CAPITULO V DORMIDEROS DE <i>C. galeatus</i>.....</b>	<b>67</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>67</b>
<b>Métodos .....</b>	<b>69</b>
<b>Seguimiento de carpinteros y búsqueda de cavidades dormidero .....</b>	<b>69</b>
<b>Observación y medidas de cavidades dormidero.....</b>	<b>69</b>
<b>Cajas dormidero.....</b>	<b>70</b>
<b>Análisis estadísticos .....</b>	<b>70</b>
<b>Resultados .....</b>	<b>70</b>
<b>Duración en el uso de cavidades dormidero.....</b>	<b>73</b>
<b>Uso compartido de las cavidades dormidero por adulto y volantón/juvenil de <i>C. galeatus</i> .....</b>	<b>74</b>
<b>Uso de cavidades dormidero por otras especies de aves, e insectos.....</b>	<b>83</b>
<b>Uso de cajas dormidero.....</b>	<b>83</b>
<b>Discusión .....</b>	<b>84</b>
<b>¿Puede la disponibilidad de cavidades ser uno de los factores que explique la asociación de <i>C. galeatus</i> a bosques sin intervención? .....</b>	<b>85</b>
<b>Gestión y manejo de sitios dormidero .....</b>	<b>86</b>
<b>CAPITULO VI AREA DE ACCIÓN .....</b>	<b>88</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>88</b>
<b>Métodos .....</b>	<b>89</b>
<b>Análisis .....</b>	<b>90</b>
<b>Resultados .....</b>	<b>91</b>
<b>Área de acción de las parejas de carpinteros .....</b>	<b>94</b>
<b>Discusión .....</b>	<b>98</b>
<b>Conclusión.....</b>	<b>102</b>
<b>CAPITULO VII VEGETACIÓN.....</b>	<b>103</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>103</b>
<b>Métodos .....</b>	<b>106</b>
<b>Medidas del hábitat.....</b>	<b>106</b>
<b>Análisis de datos .....</b>	<b>108</b>

<b>Resultados .....</b>	<b>109</b>
<b>Relaciones entre el área de acción y las variables de hábitat.....</b>	<b>115</b>
<b>Discusión .....</b>	<b>121</b>
<b>Implicancias de manejo.....</b>	<b>124</b>
<b>CAPITULO VIII MIMETISMO Y CONCLUSIONES.....</b>	<b>128</b>
<b>Testeo de la hipótesis del ISDM.....</b>	<b>128</b>
<b>Consideraciones finales sobre el manejo y la conservación del Bosque Atlántico .....</b>	<b>133</b>
<b>Bioética y seguridad .....</b>	<b>135</b>
<b>Artículos surgidos de la Tesis y en escritura.....</b>	<b>136</b>
<b>Bibliografía general.....</b>	<b>136</b>

## RESUMEN

La transformación y pérdida de hábitats naturales debido a la acción directa del hombre, es una de las mayores amenazas de la biodiversidad a nivel mundial, generando reducciones poblacionales y extinciones principalmente en especies con distribución geográfica reducida. El Bosque Atlántico es considerado uno de los más importantes puntos calientes de biodiversidad en el mundo, debido a su alto número de especies endémicas y al considerable grado de deforestación que sufre (Myers et al. 2000, Sloan et al. 2014). Esta pérdida de hábitat ha llevado a que diversas especies se encuentren actualmente en peligro de extinción. Las aves son consideradas buenos indicadores de biodiversidad y del estado del ambiente, y en particular los pájaros carpinteros (Picidae), son considerados buenos indicadores del estado de conservación de los bosques, ya que muchos de ellos requieren de árboles de gran tamaño para alimentarse y anidar. Una especie de particular interés es el carpintero cara canela (*Celeus galeatus*), endémico del Bosque Atlántico y categorizado como vulnerable a nivel mundial, y en peligro en Argentina. Este carpintero es un especialista en bosques de edad madura, raramente encontrado en áreas rurales o bosques fragmentados. Es una especie solitaria que solamente se puede ver en pareja durante la temporada de apareamiento. Por otro lado, *C. galeatus* coexiste con otras dos especies de carpinteros de copete rojo notablemente similares en apariencia, aunque de mayor tamaño: el carpintero garganta estriada (*Dryocopus lineatus*) y el carpintero grande (*Campephilus robustus*), las cuáles ocupan tanto bosques bien conservados como bosques perturbados o áreas rurales. Considerando la similitud entre las especies y su diferente grado de dependencia de las condiciones de conservación de los bosques, en esta tesis se plantea conocer y comparar los aspectos ecológicos de estas tres especies en dos condiciones de bosque (maduro sin intervención y bajotala selectiva), para comprender mejor la especialización en el uso de hábitat de *C. galeatus*. Se utilizó la técnica de seguimiento por radiotelemetría para generar datos sobre el (1) tamaño del área de acción en la temporada reproductiva, (2) la ecología de forrajeo y las potenciales interacciones interespecíficas, la (3) nidificación de las tres especies de carpinteros, y (4) pernocte de *C. galeatus*. Una vez conocidos los recursos más usados por cada una las especies se obtuvo información sobre las (5) diferencias de disponibilidad de estos recursos entre bosques sin intervención y perturbados, y entre los sitios de muestreo, y se (6) correlacionó el área de acción con dichos elementos. Finalmente, (7) se discute si estas especies pueden formar parte de un complejo de mimetismo por dominancia social interespecífica, y (8) se brindan recomendaciones en el manejo y estrategias de conservación de áreas con explotación forestal y áreas prístinas en el Bosque Atlántico. El trabajo de campo se llevó a cabo en el centro-este de la provincia de Misiones, en cuatro sitios: (1) Parque Provincial (PP) Cruce Caballero, (2) El Valle del Arroyo Alegría, (3) La Reserva Natural Cultural (RNC) Papel Misionero y (4) Lote 13. Para el forrajeo las especies seleccionaron diferentes especies de árboles, diámetros de troncos, alturas, estados de decaimiento de árbol y estado de decaimiento de sustratos. En cuanto a la ecología de forrajeo, las especies utilizaron diferentes

comportamientos. En proporción *C. robustus* cinceló más, *C. galeatus* sondeó más y *D. lineatus* martilló más. *Celeus galeatus* fue la única especie que incluyó los bambúes como sustrato de forrajeo, y forrajó más en madera muerta que las otras dos especies, utilizando mayormente ramas pequeñas. *C. robustus* forrajó mayormente en sustratos muertos, pero de mayor diámetro que las otras dos especies, y *D. lineatus* forrajó mayormente en sustratos vivos. En cuanto a la ecología de nidificación, *Campephilus robustus* y *D. lineatus* excavaron cavidades en nueve y ocho especies de árboles, respectivamente, mientras que *C. galeatus* excavó el 88% de sus nidos en dos especies del género *Nectandra*. *Celeus galeatus* utilizó frecuentemente árboles vivos, parcialmente decaídos y reutilizó viejas cavidades en mayor proporción que las otras dos especies. Para excavar nidos *C. robustus* y *D. lineatus* utilizaron árboles de menores diámetros en bosques bajotala selectiva con respecto a bosques sin intervención, y además *C. robustus* excavó a menor altura. *Celeus galeatus* excavó nidos en árboles de diámetro similar en ambos tipos de bosques, indicando una menor flexibilidad. *Celeus galeatus* nidificó 20-23 días más tarde en el año que las otras dos especies, posiblemente para evitar nidificaren el mismo momento que las especies de mayor tamaño. Con respecto a la ecología de pernocte, *C. galeatus* no utilizó cajas nido que se le proveyeron para pernoctar, lo cual realizó durante todo el año en cavidades naturales formadas por descomposición, con espacio para perchar por encima de la entrada de la cavidad, en troncos de árboles vivos. Las especies más utilizadas fueron la grapia (n=4), el rabo duro (n=4) y el guatambú (n=3) con un DAP promedio de  $49.2 \pm 11.7$  cm. Los adultos usualmente pernoctan en solitario, sin embargo, después de nidificar, cada adulto comparte la cavidad dormitorio con uno de los juveniles, por hasta 67 días, por lo que las cavidades deben ser suficientemente espaciaosas para albergar a dos carpinteros. *C. galeatus* viajó hasta 1482 m entre nido y dormitorio, y en algunos casos reutilizó las mismas cavidades dormitorio durante varios años. También se registraron casos donde una misma cavidad fue utilizada por diferentes individuos de *C. galeatus* en diferentes noches. Se registraron interacciones agresivas con otras aves que utilizan cavidades para pernoctar, indicando que las cavidades apropiadas son un recurso escaso. Hasta donde se conoce según bibliografía y comunicaciones de otros investigadores, este es el único caso de un carpintero que pernocta exclusivamente en cavidades naturales, ya que las otras especies pernoctan exclusiva o predominantemente en cavidades excavadas. Al comparar el área de acción durante la temporada reproductiva, solo *C. galeatus* ocupó áreas de acción mayores en bosque bajo tala selectiva, promediando  $60 \pm 12.6$  ha para la pareja en bosque sin intervención, y  $105 \pm 38.7$  ha en bosques bajo tala selectiva. *Celeus galeatus* mostró una separación notable entre las áreas de acción del macho y la hembra de la pareja, con un solapamiento de solo  $8 \pm 9\%$  que ocurrió principalmente en las proximidades del nido. Por otro lado, el solapamiento entre las parejas de *D. lineatus* fue de 72% y de *C. robustus* de 85%. Los individuos de *C. galeatus* (n=5) y de *C. robustus* (n=1) que se rastrearon durante la temporada post-reproductiva mostraron una marcada expansión en su área de acción relativa a la temporada reproductiva. En cuanto al muestreo de vegetación, las variables de densidad de árboles nido potenciales de *C. galeatus*, densidad de árboles dormitorio

potenciales de *C. galeatus*, área basal porha de árboles < 30 cm, densidad de árboles vivos > 30 cm, y densidad de árboles muertos en pie porha, difirieron entre tipos de bosque o entre sitios de estudio. Los tamaños del área de acción de *C. galeatus* fueron menores con una mayor densidad de árboles dormidero potenciales y con un mayor porcentaje de cobertura de bambú. El tamaño del área de acción de *C. robustus* fue menor con una mayor densidad de árboles muertos en pie. El tamaño del área de acción de *D. lineatus* no estuvo relacionado a ninguna de las variables medidas. Los resultados encontrados en cuanto al pocosolapamiento ecológico entre las tres especies y la falta de interacción interespecífica no concuerdan con las predicciones del mimetismo de dominancia social interespecífico. En cambio, la convergencia de plumaje podría estar otorgando una ventaja en las interacciones contra una tercer especies, o impartir ventajas en las interacciones intraespecíficas.

La dependencia de *C. galeatus* por cavidades en árboles vivos grandes para pernoctar, lo vuelve una especie más sensitiva a la tala selectiva que otras especies de carpinteros del Bosque Atlántico que pernoctan predominantemente en cavidades excavadas. El 88% de los dormideros en sitios con bosque maduros sin intervención estuvieron en árboles de grapia y guatambú. Además, la preferencia marcada de *C. galeatus* por los árboles de gran tamaño del género *Nectandra* para nidificar puede ser otro posible factor que lo hace sensible a la tala selectiva. Se recomienda que los elementos claves aquí encontrados que están relacionados a un área de acción más pequeña sean considerados en el manejo sostenible de los bosques y planes de restauración de las áreas forestadas, entre ellos se incluye la conservación de especies potencialmente utilizadas como dormidero, cuyo diámetro mínimo de corta debería superar los 60 cm. Además, es importante regular la tala selectiva de árboles del género *Nectandra*, muy importantes para los requerimientos de nidificación y forrajeo.

Palabras claves: Bosque Atlántico, Radioteleetría, *Ceuleus galeatus*, *Dryocopus lineatus*, *Campephilus robustus*, Conservación, Mimetismo.



## **Agradecimientos**

A mi familia, mis padres Ana y Casimiro, y mis hermanos Pupe, Néstor, Gime y el GusGus (y los gatos y perros), por el apoyo incondicional desde el primer momento, cuando salí de Formosa para adentrarme en el mundo universitario, y que hasta el día de hoy (aunque creo nunca lleguen a entender exactamente lo que hago jeje) siguen siendo igual de compañeros y amigos. Su amor es invaluable. Sé que están ahí y estarán siempre.

A Cele, mi compañera de vida, que se bancó mi ausencia durante gran parte de estos años de doctorado, y que me recibió con los brazos abiertos y con todo el amor cada vez que volvía de Misiones a Corrientes (tanto amor que hasta me sacaba alguna que otra garrapata que traía de la selva). Cuando los meses de trabajo de campo se hacían largos me daba fuerza saber que al final de todo iba a llegar la recompensa, volver a verla.

A mis amigos y colegas Naty, Adán, Milena, Migue, Luz, Adri y Marlene, con los que transité mi carrera universitaria y con los que afortunadamente sigo compartiendo este camino, que sabemos, muchas veces es duro, pero se hace un poco más sencillo cuando uno tiene buena compañía, mates y asados. Soy testigo de sus capacidades e indudablemente les espera lo mejor.

A mi director Martjan Lammertink, por darme la oportunidad de incorporarme a su ambicioso proyecto y de trabajar en lugares asombrosos de la selva misionera, donde muchas veces sentí que era de las pocas personas que habían estado ahí. Gracias por compartirme y contagiarme tu pasión por los carpinteros. Y a mi codirector Nacho Areta, por brindarme todo su apoyo, acompañamiento y sus valiosísimos conocimientos durante todo el período de tesis. El aporte de su mirada y lectura crítica ayudó a enriquecer este trabajo.

A mis compañeros de laboratorio de diferentes etapas, principalmente a Fabri Reales, Rodrigo Cajade, Alejandra Hernando y Mario Chatellenaz por su apoyo, ayuda y compañía en diferentes etapas del doctorado.

A los macheteros y montaraces Sebastián Pereyra, Valdir y Miro. Ninguno de ellos es Biólogo. De hecho, no tuvieron la oportunidad de terminar el colegio. Pero de ellos aprendí en el campo mucho más de lo que hubiese aprendido en cualquier Facultad.

A los numerosos colaboradores y asistentes de campo, que participaron de una semana a varios meses, y que fueron imprescindibles para obtener los datos para esta tesis.

Especialmente a Carlos Ferreyra, en ese momento asistente de campo, hoy, merecido Guardaparque provincial de Misiones. Por su amor por la naturaleza estoy más que seguro que las selvas Misioneras van a estar más protegidas con su presencia. Y a Brian Camacho, estudiante de guardaparque, venido de Jujuy para cumplir su sueño, igualmente apasionado por la naturaleza y cuyo apoyo fue fundamental. Con orgullo puedo decir hoy que son mis amigos.

A Kristina Cockle y su equipo, Carlos, Milka, Bianca, Facu, por los momentos compartidos en el monte, y por acceder a colaborar y trabajar de manera conjunta para darle mayor robustez a este trabajo. K. Cockle además fue coautora de una de las publicaciones surgidas de la tesis, y su aporte

contribuyó al desarrollo intelectual de este trabajo.

Daryl Cockle y David Luneau construyeron la cámara de inspección de nidos.

Al Negro Nashtigal, Marisa y flia por darme un lugar hermoso donde alojarme en San Pedro, y que fueron una segunda familia durante varios meses del año. Allí me sentí siempre acompañado. Los recuerdo siempre con mucho cariño.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por otorgarme la beca Doctoral con la que pude dedicarme durante todos estos años a trabajar en mi investigación.

Al CICyTTP-CONICET por darme lugar de trabajo para iniciar mi beca doctoral.

A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura-UNNE por darme lugar para seguir desarrollando mi beca doctoral y donde me anoté como alumno del Doctorado, y a todo el personal de posgrado por responder mis consultas y necesidades.

A la Universidad pública, que me permitió realizar mi carrera de grado.

A H. Hernández por hacer la ilustración del capítulo de Dormidero de *C. galeatus*.

Al Ministerio de Ecología de Misiones por otorgarnos los permisos para captura y rastrear a los carpinteros con radiotransmisor. Arauco Argentina S.A. permitió el acceso al Valle del Arroyo Alegría, Laharrague S.A. permitió el acceso a Lote 13, y Arcor S.A. permitió el acceso a RNC Papel Misionero.

Paula Bertolini, Alejandro Bodrati, Federico Castía, Hugo Janssen, José González, Vanesa Maciel y John Fitzpatrick prestaron asesoramiento y apoyo logístico.

Por los fondos recibidos especialmente a Cornell Lab of Ornithology que posibilitaron este trabajo, y otorgó los fondos para las compras de las antenas y los transmisores que debían renovarse todos los años. Además a Forest Park Foundation Fund for Conservation Collaborations, National Geographic, Aves Argentinas, y Columbus Zoo & Aquarium Conservation Fund.

## CAPITULO I

### INTRODUCCIÓN GENERAL

#### Orden Piciformes: Familia Picidae

La familia Picidae, que incluye a los pájaros carpinteros, es una de las familias de no paseriformes más diversa a nivel mundial, con al menos 33 géneros y 233 especies (Clements 2019). Se encuentra ampliamente distribuida a nivel mundial, tanto a nivel del mar como a grandes altitudes, siendo una familia prácticamente cosmopolita. Han colonizado todos los continentes a excepción de Australia, la Antártida y algunas islas como Madagascar (Winkler et al. 2005). América del Sur alberga la mayor diversidad de pájaros carpinteros, seguida del sudeste de Asia. Con excepción de unas pocas especies, los pájaros carpinteros están asociados principalmente a ambientes boscosos, incluyendo bosques tropicales, templados y boreales. Esta asociación responde a los requerimientos particulares que tienen para nidificar, pernoctar y forrajear. Esta familia depende de los árboles vivos, árboles en descomposición o muertos en pie y troncos caídos para proveerse de alimento, sitios de nidificación y refugio (Winkler et al. 1995). Se ha sugerido que los pájaros carpinteros tienen un rol ecológico importante en los ecosistemas que habitan, al punto que se los conoce como “ingenieros del ecosistema”, debido a que pueden excavar sus propios huecos en árboles, a menudo de gran diámetro; por ello se clasifican como nidificadores primarios. Una vez que los huecos son abandonados, quedan disponibles para una gran variedad de especies que no son capaces de excavar, incluyendo mamífero, otras aves, reptiles e insectos, que reutilizan los huecos para nidificar (nidificadores secundarios) o refugiarse (Newton 1994).

Esta dependencia de los pájaros carpinteros con los bosques ha provocado la declinación poblacional de muchas especies en las últimas décadas (para ciertas especies la declinación comenzó hace cientos de años, e.g. *Campephilus principalis* y *C. imperialis*), debido a la pérdida y degradación del hábitat y la transformación en el uso de la tierra en diferentes partes del mundo (Winkler y Christie 2002). Si bien muchas especies de pájaros carpinteros son flexibles a las modificaciones antrópicas y pueden subsistir en bosques explotados, aquellas especialistas de bosques maduros en buen estado de conservación, que requieren de árboles maduros de gran diámetro y mucha disponibilidad de madera muerta, son mucho más susceptibles a las alteraciones de su hábitat (Lammertink 2004). Quizá el caso más emblemático de extinción por acción del hombre sea el del carpintero imperial

(*Campephilus imperialis*, en peligro crítico según la International Union for Conservation (IUCN 2021), aunque considerado virtualmente extinto), el pájaro carpintero más grande del mundo, endémico de México, cuyo hábitat fue completamente destruido sumado a una fuerte presión de caza (Tanner 1964).

La familia Picidae tiene una mayor afinidad a los ambientes boscosos que la mayoría de los otros taxones de aves (Winkler et al. 1995). Está demostrado que la deforestación y los resultantes fragmentos de bosques pequeños tienen efectos negativos en las abundancias de las poblaciones de muchas especies de pícidos (Lammertink et al. 2014). La sensibilidad de los pájaros carpinteros a los cambios en su hábitat, su pobre capacidad de dispersión y la asociación que tienen con ciertos elementos estructurales presentes en bosques en buen estado de conservación los convierte en candidatas como especies indicadoras del estado de conservación de un sitio, al igual que pueden ser utilizados como guías al momento de decidir políticas de manejo de los paisajes (Mikusiński 2006; Virkkala 2006).

### **Estado de conservación de la familia Picidae**

La familia Picidae no se encuentra entre las familias de aves más amenazadas a nivel mundial, y aunque el número de especies en la lista roja de especies amenazadas se ha mantenido estable en los últimos años (IUCN 2021), la tendencia poblacional de las especies de pájaros carpinteros más sensibles ha empeorado (Lammertink 2014). En la actualidad son 42 las especies de pájaros carpinteros que se encuentran en la lista roja de la IUCN incluyendo desde la categoría Cercano a la amenaza hasta Extinto. Diez especies se encuentran en la categoría Vulnerable, cinco en la categoría En peligro y tres en la categoría En peligro crítico (Tabla 1). La mayor amenaza que enfrentan la mayoría de las especies de la lista roja es la pérdida del hábitat.

Asia es la región con mayor porcentaje de especies en la lista roja: 42.9 % (Tabla 2), seguido por Latinoamérica (36 %), que a su vez son las regiones con mayor diversidad de pájaros carpinteros en el mundo. En Argentina encontramos cuatro especies incluidas en la lista de la IUCN (2021): el carpintero negro *Dryocopus schulzii*, el carpinterito ocráceo *Picumnus nebulosus* y el carpintero dorado verdoso *Piculus aurulentus*, categorizados Cercano a la amenaza, y el carpintero cara canela *Celeus galeatus* categorizado como Vulnerable. Según la categorización de aves hecha a nivel nacional por Aves Argentinas y el Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación (2017), en el país hay siete especies en la lista roja. A las cuatro especies antes mencionados se suman el carpintero garganta negra (*Campephilus melanoleucus*) En peligro, el carpintero gigante

(*Campephilus magellanicus*) Cercano a la amenaza y el carpinterito manchado (*Picumnus dorbignyanus*) Cercano a la amenaza.

**Tabla 1.1** Lista de especies ordenadas por orden alfabético, categorizadas dentro de la lista roja de la IUCN (2021), desde las categorías Cercana a la amenaza a Extinta, y su región de distribución.

<b>Especie</b>	<b>Región</b>	<b>Categoría</b>
<i>Campephilus gayaquilensis</i>	Latinoamérica	Cercano a la amenaza
<i>Campephilus haematogaster</i>	Latinoamérica	Cercano a la amenaza
<i>Campephilus imperialis</i>	Latino- Norteamérica	Criticamente amenazado
<i>Campephilus principalis</i>	Norteamérica	Criticamente amenazado
<i>Campethera notata</i>	Africa	Cercano a la amenaza
<b><i>Celeus galeatus</i></b>	<b>Latinoamérica</b>	<b>Vulnerable</b>
<i>Celeus obrieni</i>	Latinoamérica	Vulnerable
<i>Celeus tinnunculus</i>	Latinoamérica	Vulnerable
<i>Celeus torquatus</i>	Latinoamérica	Cercano a la amenaza
<i>Chrysocolaptes erythrocephalus</i>	Asia	En peligro
<i>Chrysocolaptes strictus</i>	Asia	Vulnerable
<i>Chrysocolaptes xanthocephalus</i>	Asia	En peligro
<i>Chrysophlegma humii</i>	Asia	Cercano a la amenaza
<i>Chrysophlegma mentale</i>	Asia	Cercano a la amenaza
<i>Colaptes fernandinae</i>	Latinoamérica	Vulnerable
<i>Colaptes oceanicus</i>	Islas Bermudas	Extinto
<i>Dendrocopos leucotos</i>	Asia	Cercano a la amenaza
<i>Dendrocopos noguchii</i>	Asia	Criticamente amenazado
<i>Dendrocoptes dora</i>	Africa	Cercano a la amenaza
<i>Dendropicos stierlingi</i>	Africa	Cercano a la amenaza
<i>Dinopium everetti</i>	Asia	Cercano a la amenaza
<i>Dinopium rafflesii</i>	Asia	Cercano a la amenaza
<i>Dryobates borealis</i>	Norteamérica	Cercano a la amenaza
<i>Dryobates chocoensis</i>	Latinoamérica	Cercano a la amenaza
<i>Dryocopus hodgei</i>	Asia	Vulnerable
<i>Dryocopus schulzii</i>	Latinoamérica	Cercano a la amenaza
<i>Geocolaptes olivaceus</i>	Africa	Cercano a la amenaza
<i>Meiglyptes tristis</i>	Asia	En peligro
<i>Meiglyptes tukki</i>	Asia	Cercano a la amenaza
<i>Mulleripicus fuliginosus</i>	Asia	Vulnerable
<i>Mulleripicus funebris</i>	Asia	Cercano a la amenaza
<i>Mulleripicus pulverulentus</i>	Asia	Vulnerable
<i>Piculus aurulentus</i>	Latinoamérica	Cercano a la amenaza

<i>Picumnus fulvescens</i>	Latinoamérica	Cercano a la amenaza
<i>Picumnus nebulosus</i>	Latinoamérica	Cercano a la amenaza
<i>Picumnus spilogaster</i>	Latinoamérica	Vulnerable
<i>Picumnus steindachneri</i>	Latinoamérica	En peligro
<i>Picumnus varzeae</i>	Latinoamérica	En peligro
<i>Picus dedemi</i>	Asia	Cercano a la amenaza
<i>Picus rabieri</i>	Asia	Cercano a la amenaza
<i>Picus sharpei</i>	Europa	Cercano a la amenaza
<i>Yungipicus ramsayi</i>	Asia	Vulnerable

**Tabla 2** Porcentaje de especies amenazadas de carpinteros en el mundo categorizado por regiones.

<u>Región</u>	<u>Porcentaje</u>
Asia	43%
Latinoamérica	36%
Africa	9%
Norteamérica	5%
Europa	2%
Islas Bermudas	2%
Latino-Norteamérica	2%

### Filogenia de la familia Picidae

La posición filogenética de la familia Picidae está bien establecida. Su monofilia se sostiene por la presencia de numerosas sinapomorfías morfológicas como ser la presencia de una larga lengua retráctil con púas de tipo corneo, un hueso hioides alargado, la presencia de un músculo geniotiroides, rectrices endurecidas, cráneo engrosado, entre otras (Burt 1930; Goodge 1972; Webb y Moore 2005; Benz et al. 2006). Los grupos más relacionados a los pájaros carpinteros son los indicadores (Indicatoridae) y los barbudos (Capitonidae) del viejo mundo.

La familia Picidae se divide comúnmente en tres subfamilias, aunque las relaciones filogenéticas no están del todo resueltas. Los torcecuellos Jynxinae, con dos especies *Jynx torquilla* y *J. ruficollis* del viejo mundo, que comparten varias características que las distinguen del resto de la

familia. La subfamilia Picumninae, que comprende a los carpinteritos, incluye 30 especies divididas en tres géneros, *Picumnus*, *Sasia* y *Verreauxia*. Ocurren mayormente en los trópicos en América del Sur con unas pocas especies en Asia y África. La subfamilia Picinae, donde se incluyen las tres especies de este estudio, comprende a los carpinteros típicos, consta de 233 especies y 33 géneros (Winkler et al. 2020).

### **Familia Picidae en Argentina**

En la Argentina habitan 29 especies de pájaros carpinteros, incluyendo los géneros *Campephilus*, *Dryocopus*, *Celeus*, *Colaptes*, *Dryobates*, *Melanerpes*, *Picoides* y *Picumnus*. Se distribuyen por todo el país, y ocurren en una variedad de ambientes, que incluyen la selva misionera, el bosque chaqueño, las yungas, los bosques patagónicos, el espinal, las estepas altoandinas, sabanas y pastizales, palmares, entre otros. Existen desde especies asociadas a ambientes rurales y periurbanos de hábitos terrícolas a otras especialistas y dependientes de grandes superficies de bosque. La mayor diversidad de pájaros carpinteros la comparten las provincias de Salta, Misiones y Corrientes con 14 especies cada una. En la provincia de Misiones encontramos dos especies del género *Picumnus*, dos especies del género *Melanerpes*, dos especies del género *Dryobates*, dos especies del género *Colaptes*, una especie del género *Piculus*, una especie del género *Dryocopus*, dos especies del género *Campephilus* y dos especies del género *Celeus*.

### **Especies en estudio**

*Celeus galeatus*



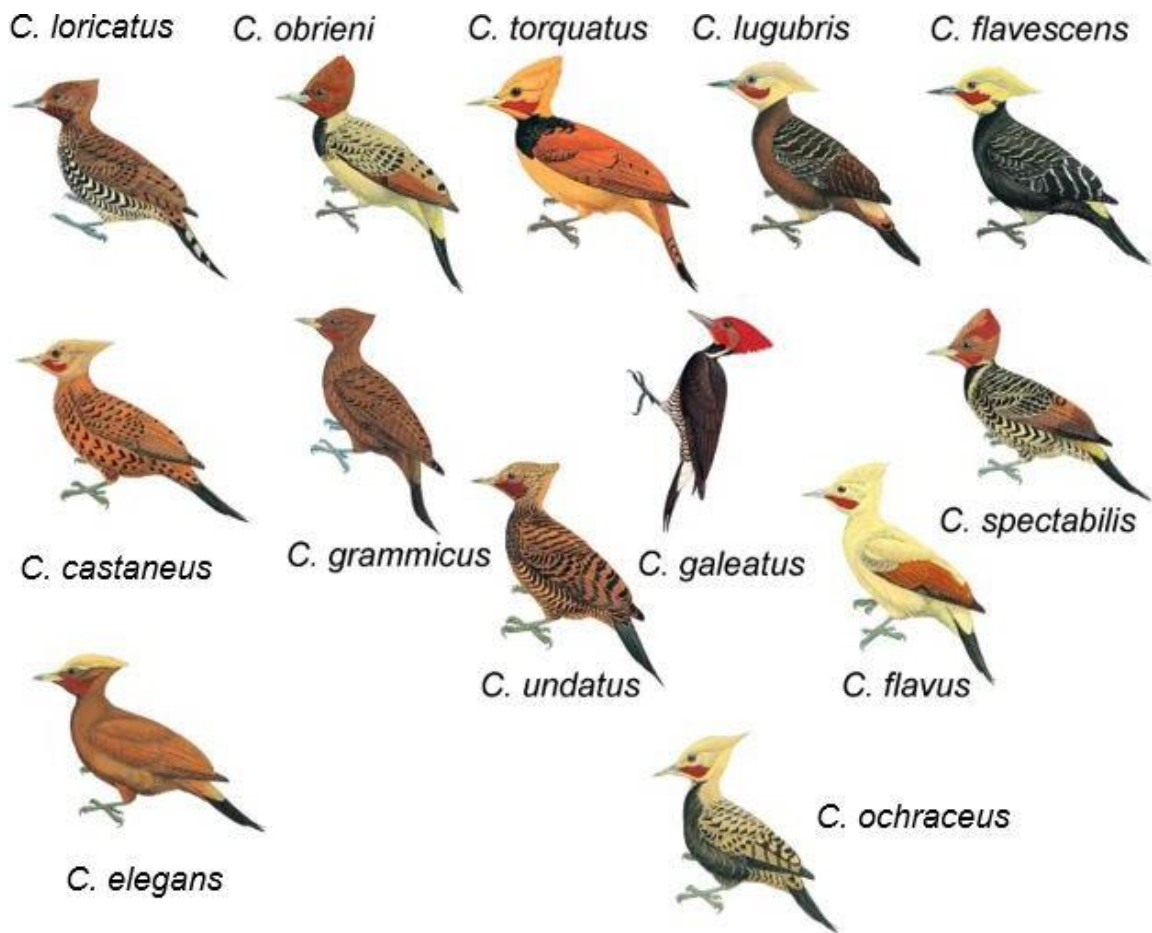
### **Etimología**

El carpintero cara canela, *Celeus galeatus* (Temminck 1822). Su nombre genérico proviene del griego *keleos* que hace alusión a los pájaros carpinteros, y el epíteto específico proviene del latín *galea* que significa yelmo o casco (Mouchard 2019), haciendo alusión al parecido de la cresta del carpintero cara canela con la cimera de un casco antiguo.

### **Taxonomía y Filogenia**

Inicialmente fue descrito como *Picus galeatus* (Temminck 1822) y luego fue transferido al

género *Dryocopus* (Boie 1826), al que perteneció durante 190 años principalmente por la similitud en el patrón y color del plumaje con otros miembros del género, incluyendo el plumaje dorsal negro, el ventral barrado, la franja blanquecina en el cuello, y el copete rojo, que no posee ninguna otra especie del género *Celeus* (Fig. 1). Sin embargo, existían otros caracteres que lo diferenciaban del género *Dryocopus* y lo asociaban al género *Celeus*. Entre ellos la presencia de un pico ligeramente curvado, plumas color canela en las alas y nostrilos expuestos. Short (1982) notó que el carpintero cara canela tenía varias características morfológicas que recordaban a los pájaros carpinteros del género *Celeus*, y lo consideró como un intermedio entre los géneros *Dryocopus* y *Celeus*, aunque basándose en la similitud del plumaje lo ubicó como grupo hermano de los clado *D. schulzi* + *D. lineatus*.



**Fig. 1.** Comparación de los patrones y coloración del plumaje de *Celeus galeatus* con las otras especies del género *Celeus*. Ilustraciones de Birds Of The World (Billerman et al. 2020).



Recientemente dos estudios independientes (Benz et al. 2015; Lammertink et al. 2016) han resuelto la posición filogenética del carpintero cara canela, situándolo definitivamente dentro del género *Celeus*. El género pertenece a la tribu Picini. Si bien *Celeus* es un género monofilético, las relaciones dentro del género aún no son claras. Benz et al. 2015 ubican a *C. galeatus* como grupo hermano de todos los otros miembros del género, a excepción de *C. loricatus* y *C. torquatus*. Por otra parte, Lammertink et al. 2016, ubican a *C. galeatus* como grupo hermano de *C. obrieni*, *C. spectabilis* y *C. flavus*. Más recientemente Shakya et al. 2017 lo ubica como grupo de *C. flavus*, *C. obrieni*, *C. spectabilis*, *C. castaneus*, *C. undatus* y *C. grammicus*. Actualmente se reconocen 13 especies del género *Celeus*.

### **Descripción *C. galeatus***

Especie endémica y residente del Bosque Atlántico, se distribuye por la costa atlántica de Brasil, en los estados de Sao Paulo, Paraná y Santa Catarina; el este de Paraguay y el este de Argentina, en la provincia de Misiones. Recientemente se registró un individuo en la provincia de Corrientes en un fragmento de bosque rodeado de forestaciones de *Pinus* sp (Franzoy y Krauczuk 2018), siendo el único caso de un registro fuera de la provincia de Misiones, y probablemente se trate de un individuo errante, tal vez joven, que se haya desplazado desde el norte por la selva de ribera del río Uruguay en busca de territorios. Es uno de los carpinteros de mayor tamaño del Bosque Atlántico, con 29 cm y 126 g (Lammertink et al. 2020). Se caracteriza por tener la cabeza roja, con un llamativo copete que le da su nombre común en inglés (Helmeted Woodpecker, carpintero de casco). Sin embargo, la forma del copete varía de acuerdo al estado de excitación del carpintero. Generalmente, el copete se mantiene relajado en una forma triangular, en cambio, cuando el carpintero entra en estado de alerta el copete se eriza y adopta la forma de casco. La cara y la garganta son de color canela y el iris pardo rojizo. El cuello es negro con una franja blanca a cada lado. El dimorfismo sexual se da por la presencia de una mancha malar roja en el macho que está ausente en la hembra. El ventral es blanco barrado de negro, las alas son negras con manchas canelas visibles en el ala desplegada, la parte superior del dorso es negra y la parte inferior es blanco crema y las plumas de la cola negras (Fig. 2).



**Fig. 2.** Vista lateral de una hembra y un macho de *Celeus galeatus*, donde se aprecia la diferencia en la coloración del malar. Foto: M. Lammertink

Es una especie solitaria que solamente se puede ver en pareja durante la temporada de apareamiento. Es una especie monógama social, y mantienen la pareja durante una temporada reproductiva. Luego, la pareja se desintegra y se forma una nueva pareja en la temporada siguiente (obs pers). Si bien posee un canto fuerte, de unas tres a seis notas espaciadas (kwi-kwi-kwi) detectables a cientos de metros de distancia, raramente vocaliza. El mejor momento para escucharlo es al comienzo de la temporada reproductiva entre julio y agosto cuando se están armando las parejas (Lammertink, com pers). Vocaliza muy temprano, varios minutos antes del amanecer. Suele vocalizar pocas veces durante cada mañana, aunque en raras ocasiones sigue vocalizando más de una hora después de haber vocalizado por primera vez. Normalmente no vuelve a cantar durante el resto del día lo que dificulta su registro. A su vez, hace una llamada de contacto (tu-du-du-du) para comunicarse a corta distancia cuando hay otro individuo cerca, generalmente la pareja. Su tamboreo es relativamente suave y corto, similar al de otros carpinteros que comparten su hábitat, por lo que es difícil distinguirlo.

#### **Amenazas**

Actualmente el carpintero cara canela se enfrenta a una continua pérdida y degradación de hábitat, sobre todo en los países limítrofes de Brasil y Paraguay, donde el Bosque Atlántico ha sido

modificado para favorecer la producción ganadera y la agricultura, con un fuerte impacto en el siglo XX con la expansión del cultivo de soja (Galindo-Leal y Gusmão Câmara 2003). Según BirdLife International (2021), las poblaciones de *C. galeatus* muestran una tendencia decreciente con pequeñas subpoblaciones dispersas debido a la fragmentación de su hábitat. Sumado a esta tendencia decreciente, *C. galeatus* puede considerarse una especie intrínsecamente rara, una característica que se repite en un gran porcentaje de las aves del Bosque Atlántico (Goerck 1997, Esquivel y Peris 2012). Dentro de Misiones, la otra especie del género *Celeus* (i.e. *C. flavescens*) no se encuentra bajo ninguna categoría de amenaza, y ocurre en ambientes antropizadas como chacras y jardines. A diferencia de otras especies amenazadas de la provincia como pavas de monte o loros, la caza no parece ser una problemática para el carpintero cara canela. Debido a su condición actual la especie está categorizada como Vulnerable a nivel mundial (IUCN 2021) y Amenazada a nivel nacional (MAyDS y AA 2017). Además, en Brasil la especie se encuentra categorizada En Peligro (ICMBio 2018) y en Paraguay Amenazada (SEAM 2006).

***Dryocopus lineatus***



**Etimología**

El carpintero garganta estriada, *Dryocopus lineatus* (Linnaeus 1766). Su nombre genérico proviene del griego *druos*: árbol, y *kopos*: golpeador (Mouchard 2019). Su epíteto específico proviene del latín *línea*: con líneas o rayas, haciendo alusión a la línea blancuzca de la especie nominal *D. lineatus lineatus* que baja desde la base del pico hacia la mitad del dorso. En el caso de la subespecie aquí estudiada *D. lineatus erythrope* esa línea escapular blanca se encuentra ausente en la mayoría de los individuos.

**Taxonomía y Filogenia**

Fue descrito inicialmente como *Picus lineatus* (Linnaeus 1766) y luego transferido al género *Dryocopus* (Boie 1826). Aunque del Hoyo y Collar (2014) consideraron a los *Dryocopus* del Nuevo

Mundo como un género distinto *Hylatomus*- limitando el género *Dryocopus* a las especies del Viejo Mundo- en este trabajo se mantendrá al género *Dryocopus* para las especies del Nuevo Mundo siguiendo a Clements et al. 2019.

*Dryocopus* se ubica dentro la tribu Picini, es un género monofilético, grupo hermano de *Mulleripicus* que incluye cuatro especies de Asia. *Dryocopus lineatus* es grupo hermano de *D. schulzi*, el carpintero negro, habitante de bosque chaqueño del oeste de Paraguay, norte y centro de Argentina y sur de Bolivia. Se han registrado casos de hibridación entre estas dos especies. Actualmente se reconocen 6 especies de *Dryocopus*. *Dryocopus lineatus*-*D. schulzi*-*D. pileatus* de Norteamérica se agrupan en un clado y las tres especies restantes del viejo mundo *D. martius*-*D. javensis*-*D. hodgsei* se agrupan en otro clado. Este patrón de relaciones filogenéticas hermanas entre taxones del Viejo y Nuevo Mundo es una característica recurrente en varios grupos de pícidos (Winkler et al. 2014). Se reconocen cinco subespecies de *D. lineatus*: *D. l. scapularis* (Vigors 1982) en el oeste de México; *D. l. fuscipennis* (Sclater 1860) en el noroeste de Perú y oeste de Ecuador; *D. l. similis* (Lesson 1847) en el este y sur de México y noroeste de Costa Rica; *D. l. lineatus* (Linnaeus 1766) este y sur de Costa Rica, oeste de Colombia, Las Guayanas, este de Trinidad y noreste y este de Brasil; *D. l. erythroops* (Valenciennes 1826) en el sudeste de Brasil, este de Paraguay y norte y noreste de Argentina.

### **Descripción *D. lineatus***

De las tres especies estudiadas es la de más amplia distribución. Su rango de distribución abarca desde el norte de México hasta el norte de Argentina, estando presente en las provincias de Formosa, Chaco, Corrientes y Misiones. Posee un peso de 192-232 g y mide 33 cm (Lammertink et al. 2020). Existen variaciones en el plumaje entre las poblaciones de las cinco subespecies reconocidas de esta especie. La especie que llega a Misiones *D. l. erythroops* se caracteriza por un copete rojo, cara, parte superior del pecho, cola y dorso negros, lorum amarillo, iris celeste claro, garganta blanca estriada de negro, ventral blanco barrado de negro y franja blanca que se extiende desde la base del pico, lados del cuello y laterales del pecho (Malekan 2011, Gorman 2014) (Fig. 3). Cubiertas internas y base de las primarias y secundarias blancas. El dimorfismo sexual se da por la presencia del malar rojo en el macho, mientras que la hembra posee la frente negra. Ocasionalmente aparecen individuos en Misiones con la presencia de listas blancas humero-escapulares (obs pers). Es común escuchar su vocalización en cualquier momento del día. Su canto consta de un alto y repetitivo wuic-wuic-wuic de unas 16 notas aproximadamente. También realizan un tamboreo fuerte y de tempo elevado. Está categorizado por la IUCN (2021) como de preocupación menor.



Fig. 3. Vista lateral de un macho y una hembra de *Dryocopus lineatus*. Foto: M. Lammertink

### *Campephilus robustus*



#### **Etimología**

El carpintero grande, *Campephilus robustus* (Lichtenstein 1819). El género proviene del griego *kampe*: oruga, y *philos*: amante (Mouchard 2019), que hace alusión a la dieta de este género que preferentemente se alimenta de gusanos que extrae de los troncos. El epíteto específico *robustus* es el latín para robusto, vigoroso, que hace alusión a su gran tamaño.

#### **Taxonomía y Filogenia**

Descrito inicialmente como *Picus robustus* por Lichtenstein 1819, luego fue transferido al género *Phloeoceastes* (Cabanis 1862) junto a todos los otros miembros del género, a excepción de *C. magellanicus*, *C. principalis* y *C. imperialis*. Short (1970), en base a la similitud de plumaje,

estructura y uso de hábitat, y siguiendo a Bock (1963), propuso la inclusión de *Phloeoceastes* en el género *Campephilus*. Actualmente se reconocen 12 especies de *Campephilus*.

El género pertenece a la tribu Campephilini junto a otros dos géneros que incluyen especies de mediano-gran tamaño. *Campephilus* se distribuye en toda América mientras que los restantes géneros *Chrysocolaptes*, *Blythipicus* y se distribuyen en Asia. La especie *Campephilus robustus* no posee subespecies.

### **Descripción *C. robustus***

Esta especie es endémica y residente del Bosque Atlántico, se distribuye mayormente por Brasil, incluyendo los estados de Goiás, Minas Gerais y Bahía hasta Rio Grande del Sur, el este de Paraguay y en Argentina en la provincia de Misiones (BirdLife International 2021). Es el mayor carpintero de Brasil y Paraguay, y el segundo mayor en Argentina detrás del carpintero gigante *C. magellanicus*. Posee un tamaño de 32-37 cm y un peso de 262 g (Lammertink et al. 2020). Se caracteriza por tenerla cabeza y cuello rojos, iris amarillo, un fuerte pico recto y aguzado de color marfil, dorso y rabadilla color crema, plumas del ala negra barradas de canela (solo visible en el ala desplegada), cola negra y vientre blanco barrado de negro (Gorman 2014, Winkler et al. 2020). El dimorfismo sexual se da por la presencia de una mancha auricular pequeña blanca y negra en el macho, mientras que la hembra posee una estría malar blanca con el borde negro (Fig. 4).





**Fig. 4.** Vista lateral de una hembra y un macho de *C. robustus*. Fotografías: M. Lammertink.

Es una especie sociable, se la suele encontrar en pareja durante la temporada reproductiva. Se puede detectar su presencia a cientos de metros de distancia debido a su modo de comunicación a través de un doble golpe característico que comparte con varias especies del género *Campephilus*. Además, comúnmente utiliza un llamado más sutil similar a un *piuf* que utiliza para comunicarse a corta distancia y un llamado de alerta cuando se encuentra excitado. Ponen uno o dos huevos de los cuales crían un solo pichón (Cockle com per). Una vez fuera del nido, el volantón se caracteriza por mantener un contacto prolongado con los parentales (1 año o más) (Bodrati com per). Si bien es un habitante de selvas húmedas también es posible encontrarlo en ambientes rurales cercano a fragmentos de bosques, con presencia de árboles grandes (Krauczuk 2008). Se alimenta principalmente de larvas de coleópteros que extrae de la madera en troncos y ramas en descomposición. Está categorizado por la IUCN (2021) como de preocupación menor.

### Relación entre las tres especies

De las tres especies en estudio la que posee un mayor rango de distribución es *D. lineatus*, seguida por *C. robustus* y *C. galeatus*. La región donde estas tres especies son simpátricas se corresponde al sur de la distribución de *D. lineatus erythroptus*, en el sudoeste del Bosque Atlántico

(ver Capítulo II). En la Argentina solo coexisten en la provincia de Misiones, siendo *D. lineatus* la única de las especies que habita además en las provincias de Corrientes, Chaco y Formosa. La similitud en el patrón y color del plumaje entre *C. galeatus* y *C. robustus* como un mimetismo fue sugerido por primera vez por Willis (1989) quien observó un individuo de *C. galeatus* cerca de un grupo de *C. robustus* en el Estado de Sao Paulo. Willis (1989) sugirió que para los pájaros carpinteros podría tratarse de una variante del mimetismo batesiano propuesto por Diamond (1982), donde las especies de menor tamaño imitan el plumaje de una especie más grande con el fin de evitar competidores. Por otra parte, la similitud entre las características de plumaje de *C. galeatus* y *D. lineatus* llevó a que fueran considerados durante mucho tiempo como congéneres, aunque Short (1982) ya proponía a *C. galeatus* (en ese entonces *D. galeatus*) como un “maravilloso intermedio” entre los géneros *Dryocopus* y *Celeus*, haciendo mención a que varias características lo hacían similar a *C. spectabilis*. Bodrati y Cockle (2006) señalaron a *C. galeatus* como una especie escasa en gran parte del Bosque Atlántico de Misiones, a excepción del PP Cruce Caballero y el PP Moconá donde la registraron en varias ocasiones. Si tenemos en cuenta la abundancia general, *C. galeatus* es la especie más rara de las tres, con muy pocas excepciones locales de sitios en muy buen estado de conservación donde algunos estudios sugieren que *C. galeatus* puede ser igual o más abundante que *D. lineatus* (Bodrati y Cockle 2006).

En cuanto al uso de hábitat Chebez (1995) mencionó a *C. galeatus* como una especie que frecuenta el estrato medio de la selva mientras que *D. lineatus* y *C. robustus* tendrían preferencia por estratos superiores. En Paraguay, Brooks et al. (1993) observaron que *C. galeatus* vocalizaba y tamboreaba muy poco (o nunca) a diferencia de *D. lineatus* donde el tamboreo está fuertemente asociado a la demarcación de territorios y la estimulación de parejas sexuales (Short 1982). Si bien Brooks et al. (1993) reportan a las tres especies en la misma área no registraron ningún evento directo de interacción intraespecífica. Al igual que Chebez (1995), Brooks et al. (1993) mencionan a *C. galeatus* como una especie que forrajea en el estrato medio de la selva (9 m) mientras que *D. lineatus* forrajea en estratos superiores (17 m). Sin embargo, a diferencia de Chebez (1995) sugieren que *C. robustus* no utiliza el estrato alto de la selva, sino que forrajea a una altura similar a la de *C. galeatus*. Además, según Brooks et al. (1993) tampoco existe una distinción importante en el diámetro del sustrato donde forrajean, por lo que la separación ecológica entre estas especies se daría por algún otro comportamiento como ser la técnica de forrajeo que se corresponden con diferencias en la forma y el tamaño de los picos (Short 1982). En este sentido, la forma de alimentarse sugiere diferencias entre las especies. El forrajeo de *C. robustus*, al igual que el de *D. lineatus*, puede ser ruidoso debido a los fuertes golpes del pico en la madera generalmente muerta, sin embargo, si bien *C. galeatus* puede picotear la madera/corteza en busca de presas nunca lo hace tan rápido ni tan fuerte como las



otras dos especies (Short 1982, Brooks et al. 1993).

## Objetivos y justificación de la tesis

### Objetivo general

El objetivo general de esta tesis es generar nuevo conocimiento científico sobre la biología de tres especies de carpinteros: el carpintero cara canela (*Celeus galeatus*), el carpintero garganta estriada (*Dryocopus lineatus*) y el carpintero grande (*Campephilus robustus*), y sobre los mecanismos de coexistencia y competencia interespecífica entre ellas. Considerando la condición potencial de las tres especies de carpinteros como especies indicadoras de la salud del ambiente, y en especial de *C. galeatus*, se busca contribuir a la conservación de la biodiversidad del Bosque Atlántico.

### Objetivos específicos

1. Determinar los requerimientos de forrajeo (**capítulo III**), nidificación (**capítulo IV**) y pernocte (**capítulo V**) de las tres especies de pájaros carpinteros, para determinar las razones de la delicada situación poblacional de *Celeus galeatus*.
2. Comparar el área de acción (**Capítulo VI**) y uso del paisaje (**Capítulo VII**) del carpintero cara canela (*Celeus galeatus*), el carpintero garganta estriada (*Dryocopus lineatus*) y el carpintero grande (*Campephilus robustus*) en cuatro sitios del Bosque Atlántico de Argentina.
3. Analizar los mecanismos de coexistencia y competencia interespecífica entre las tres especies de carpinteros comparando los sitios de forrajeo y nidificación (**Capítulo VIII**), y el uso del hábitat de cada especie en áreas de bosque maduro sin intervención y áreas con manejo forestal.
4. Desarrollar lineamientos y recomendaciones de manejo forestal destinados a emprendimientos forestales e instituciones gubernamentales, para promover la conservación de la biodiversidad del Bosque Atlántico (**Capítulo VIII**).

### Justificación

La información obtenida de esta tesis sobre los requerimientos de nidificación, pernocte, forrajeo, y área de acción de tres especies de carpinteros del Bosque Atlántico del Alto Paraná resulta de interés para el aporte al conocimiento de la historia de natural de especies poco conocidas de nuestro país. El

conocimiento previo sobre la ecología de las tres especies es escaso, y esta tesis busca arrojar luz sobre algunos de los aspectos ecológicos desconocidos de estas especies. Además, el carácter de los carpinteros como indicadores de buena calidad de los bosques supone un recurso interesante para tener una aproximación sobre el estado de los diferentes sitios de muestreo de la tesis.

Además, el estudio adquiere relevancia por tener entre sus objetos de estudio una especie globalmente amenazada y poco conocida, y porque los conocimientos que se desprenden de esta tesis pueden sentar bases para proponer estrategias de manejo que ayuden a mantener elementos estructurales de la selva, y que favorezcan a una comunidad que depende de ellos, más allá de la propia especie de estudio.

Finalmente, este es el primer estudio a largo plazo de seguimiento de carpinteros utilizando radiotelemetría en el neotrópico. Una técnica que resulta una opción interesante para estudiar especies que son difíciles de localizar en un ambiente sumamente complejo, por su relieve y vegetación cerrada.

### **Organización de la tesis**

La tesis se encuentra organizada en ocho capítulos. En el capítulo I se desarrolla una introducción sobre el conocimiento general de la especie, y se presentan los objetivos de la tesis. En el capítulo II se describe el área de estudio general y los sitios de estudio en particular, y se detalla la metodología general con la que se obtuvieron los datos de los capítulos subsiguientes. El capítulo III se focaliza en la ecología de forrajeo de las tres especies, comparando los elementos estructurales y los comportamientos más frecuentes utilizados por cada una de ellas. El capítulo IV se centra en la ecología de nidificación de las tres especies, comparando los elementos estructurales más frecuentemente utilizados y las fechas de nidificación. El capítulo V trata sobre el uso de dormideros por parte de *C. galeatus* y su potencial dependencia por ciertos tipos de elementos estructurales. En el capítulo VI se compara el tamaño del área de acción de individuos de cada una de las especies, y en algunos casos de las parejas. Una vez que se estudiaron estos aspectos ecológicos, en el capítulo VII se realizó una correlación de los elementos estructurales de la vegetación que se encontraron eran utilizados por las especies de carpinteros para forrajear, nidificar y pernoctar, con su disponibilidad en los distintos tipos de bosques. Finalmente, en el capítulo VIII se discute sobre el posible mimetismo entre estas especies, y se proveen las conclusiones finales, recomendaciones y propuestas para el manejo de los bosques del Bosque Atlántico de Misiones.

## CAPITULO II

### METODOS GENERALES

#### Área de estudio

##### Bosque Atlántico

El Bosque Atlántico, también conocido como Selva Atlántica y Mata Atlántica en Brasil es un gran complejo de 15 ecorregiones que se desarrollan en condiciones ambientales heterogéneas y que comparten la característica de ser formaciones boscosas continuas. Su distribución original abarca la costa atlántica de Brasil - desde los estados tropicales de Ceará y Rio Grande no Norte hasta las regiones subtropicales en Rio Grande do Sul - este de Paraguay y nordeste de Argentina (provincia de Misiones). El amplio rango de variación en las condiciones de suelo, precipitación, altitud, distancia al océano y clima a lo largo de su distribución ha favorecido el desarrollo de una importante biodiversidad además de una alta proporción de endemismos (Mittermeier et al. 2005), al punto que está incluida dentro de los 25 puntos calientes de biodiversidad o hotspots (Myers et al. 2000), que en conjunto contienen cerca del 50% de la biodiversidad total del planeta. Para el Bosque Atlántico se han descrito más del 7% de las especies del planeta (Myers 2000). Todavía alberga a todos los grandes vertebrados propios de este ecosistema, incluyendo predadores como el yaguararé (*Panthera onca*), puma (*Puma concolor*), grandes águilas (*Harpia harpyja*, *Spizaetus* spp); y herbívoros/omnívoros como el tapir (*Tapirus terrestris*), ciervos y pecaríes. Entre los endemismos se incluyen 200 especies de aves, 286 especies de anfibios, 94 especies de reptiles, 90 especies de mamíferos y 8000 especies de árboles y arbustos (Marini y Garcia 2005; Mittermeier et al. 2005). Alberga la segunda concentración de biodiversidad más alta de América, después del Amazonas, aunque el número de especies por unidad de superficie es mayor en el Bosque Atlántico.

Originalmente cubría una superficie de 150 millones de ha (1.500.000 km<sup>2</sup>), de las cuales el 92% se encontraba en Brasil, 6% en Paraguay y 2% en Argentina (Fundación Vida Silvestre y WWF 2017). En los últimos 100 años la cubierta forestal se ha visto drásticamente reducida. Se estima que para el 2014 la cubierta forestal abarcaba 22.6 millones de ha (226.124 km<sup>2</sup>), lo que representa el 16.8% de la superficie original. El remanente de Bosque Atlántico está representado mayormente por fragmentos pequeños (<100 ha) y medianos de bosques secundarios aislados y dispersos en una

matriz de ambientes antropizados (Ribeiro 2009), combinados con algunas extensiones grandes de bosques sin intervención mejor conservados.

Actualmente unas 150 millones de personas viven y dependen del Bosque Atlántico, incluyendo grandes ciudades como Río de Janeiro y Sao Paulo, con alta actividad comercial y urbanización creciente (Rezende et al. 2018). Entre los servicios ecosistémicos brindados por esta ecorregión se encuentra la prevención de la erosión del suelo, reservorio de agua, producción de electricidad a través de represas hidroeléctricas, protección de cuencas hídricas, regulación y estabilidad del clima, provisión de alimentos y madera, servicios culturales y espirituales, entre otros (WWF 2000).

Diversos son los factores que han llevado a la reducción de la cubierta forestal: la producción de madera, pulpa y papel, soja, carne y caña de azúcar, la transformación de la tierra para la agricultura, ganadería, silvicultura y expansión urbana son las principales causas de la reducción del Bosque Atlántico. De estas actividades, las más importantes actualmente en Argentina son la plantación de especies exóticas (*Pinus* spp. y *Eucalyptus* spp.), la ganadería, la plantación de cultivos anuales como el tabaco y la caña de azúcar, cultivos perennes como la yerba y el té, y la explotación selectiva de bosques para el aprovechamiento de la madera (Izquierdo et al. 2012). Existen otras actividades productivas como el cultivo de soja que son muy importantes en las regiones de Bosque Atlántico de Brasil y Paraguay, pero no en Misiones. Así, la importancia de las actividades antrópicas y el efecto sobre los ecosistemas naturales no es uniforme en esta ecorregión, sino que varía dependiendo de los diferentes factores culturales, socioeconómicos y tecnológicos (Kissinger et al. 2012).

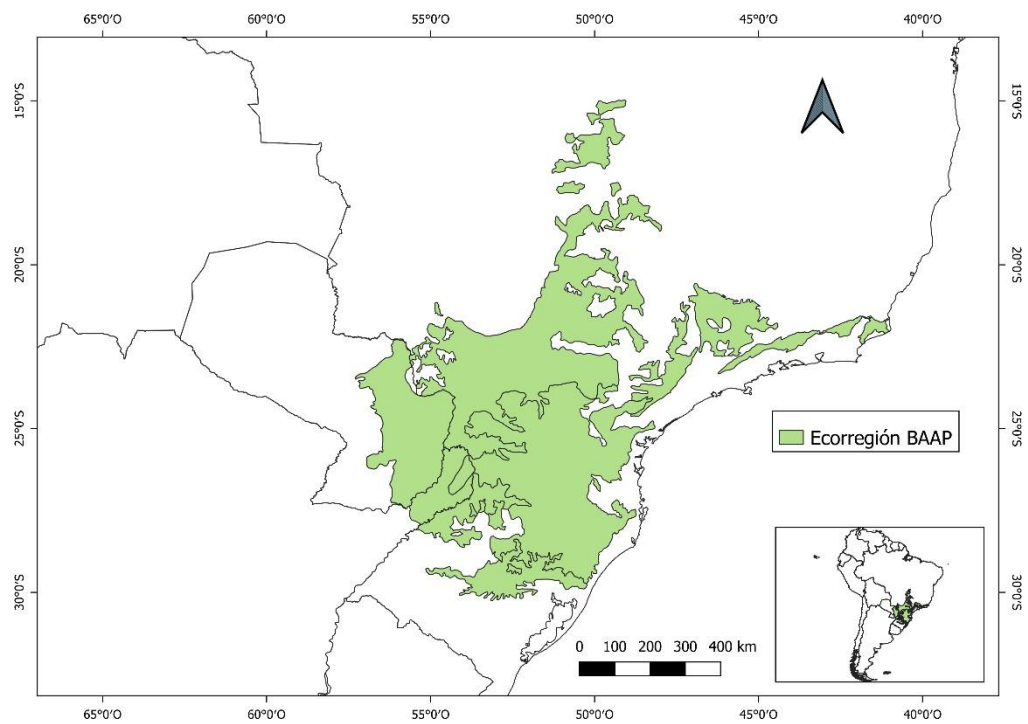
El total de las áreas protegidas en los tres países abarcan una superficie del 8.2% de la superficie total del Bosque Atlántico. Sin embargo, la mayor parte de estas reservas se corresponden con áreas de uso sustentable y solo 2.8 % con reservas estrictas (Carlucci et al. 2021). Las reservas con uso sustentable permiten el desarrollo de ciertas actividades productivas como la producción ganadera, la agricultura, silvicultura e incluso la ocupación urbana; por lo que la protección de la selva en estas reservas no es completa (Fundación Vida Silvestre y WWF 2017). En el caso de Argentina, en la provincia de Misiones existen 63 áreas que protegen alrededor del 31% de la selva remanente, siendo la región donde permanecen los remanentes continuos menos impactados del Bosque Atlántico (Giraud et al. 2003), formando un corredor continuo que cubre una gran parte de la provincia. Además, en la Argentina se mantiene cerca del 50% de la superficie de selva original siendo en proporción el país que mantiene la mayor cantidad de superficie original (Di Bitetti et al. 2003).

## **Clima**

El clima es subtropical sin estación seca marcada, con una variación de temperatura importante dependiendo de la zona. Las heladas son normales en los meses de junio-agosto dependiendo de la altitud. Las precipitaciones también varían por zona y altitud, oscilando entre 1000-2100 mm anuales. Si bien no existe una temporada de lluvias marcada, el invierno suele ser la temporada con menor precipitación, pudiendo pasar varios meses sin lluvias en algunos sectores. La temperatura media es de 20 °C, con mínimas que pueden alcanzar los -5 °C y máximas de más de 40°C (Di Bitetti et al. 2003).

## **Bosque Atlántico del Alto Paraná**

El trabajo de campo se llevó a cabo en el Bosque Atlántico del este de la provincia de Misiones donde coexisten las tres especies de pájaros carpinteros. Las selvas de Misiones se corresponden mayormente a la porción más austral de la ecorregión conocida como Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP, en inglés Upper Paraná Atlantic Forest). En la literatura puede encontrarse con otros nombres como Bosque Atlántico del Interior, Mata Atlântica do Interior o Selva Paranaense (Fig. 1, Fig. 2). De todas las ecorregiones del complejo Bosque Atlántico es la que abarca la mayor superficie (471.204 km<sup>2</sup>). El BAAP limita al este con otra ecorregión denominada Bosque Húmedo de Araucaria que ingresa desde Brasil como una cuña en el noreste de la provincia y que se desarrolla a altitudes mayores cercanas a los 700 msnm. Sin embargo, es difícil determinar sus límites con el BAAP y en ocasiones se las trata como una sola (Di Bitetti et al. 2003). Con excepción de unas pocas especies las dos ecorregiones comparten la mayoría de las especies.



**Fig. 1.** Distribución de la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná en Paraguay, Brasil y Argentina.



**Fig. 2.** Muestra de los tipos de ambientes que se encuentran en el Bosque Atlántico de la provincia de Misiones donde se realizó el muestreo de campo. Fotos: JM Fernández y M. Lammertink

Desde el punto de vista fitogeográfico, Misiones está dentro de la Provincia Subtropical Oriental (Cabrera 1953) que abarca parte del sudeste de Brasil, este de Paraguay y nordeste de Argentina. Según la clasificación fitogeográfica de Cabrera (1976), el área de estudio se encuentra incluida en el Dominio Amazónico, Provincia Paranaense, Distrito de las Selvas Mixtas, que abarca casi toda la provincia, a excepción del sur que se corresponde al Distrito de los Campos. A su vez, dentro del Distrito de las Selvas Mixtas, el área de estudio pertenece a la comunidad de selvas de

laurel, guatambú y pino Paraná (*Araucaria angustifolia*). Cabe resaltar que la distribución del pino Paraná o Araucaria es muy diferente actualmente y son pocos los sitios de Misiones (y de su distribución original) donde todavía se encuentran poblaciones naturales, estando hoy en día críticamente amenazado (IUCN 2021) debido a que es una especie muy valiosa por su madera. Su lenta regeneración sumada a la intensa explotación que sufrió con el desarrollo forestal industrial en Misiones desde 1956 llevó a que en poco más de dos décadas no quedaran ejemplares aptos para su aprovechamiento industrial (Cozzo 1960, 1962). La superficie original que ocupaba la selva de pino Paraná era de 200.000 ha (Cozzo 1960), mientras que para el 2006 se estimaba en no más de 2.500 ha (Ríos 2006).

Se distinguen cinco estratos bien delimitados en la selva, el estrato arbóreo alto, arbóreo medio, arbóreo bajo, arbustivo y herbáceo. Algunas de las especies características del estrato arbóreo de esta región son los laureles (*Nectandra* spp. y *Ocotea*), guatambú (*Balfourodendron riedelianum*), incienso (*Myrcarpus frondosus*), cedro (*Cedrela fissilis*), la cañafístula o yvirá-pytá (*Peltophorum dubium*), el rabo itá (*Lonchocarpus leucanthus*), anchico colorado (*Parapiptadiena rigida*), la yerba (*Ilex paraguariensis*) y la grapia o yvirá-peré (*Apuleia leiocarpa*). El estrato arbóreo medio se caracteriza por la presencia de persiguero (*Prunus subcoriacea*), el peteribí o loro negro (*Cordia trichotoma*) y el aguaí (*Chrysophyllum gonocarpum*). El estrato arbóreo bajo se compone de especies como *Casseearia sylvestris*, el cocú (*Allophylus edulis*), el ñangapiry o pitanga (*Eugenia uniflora*). En ciertos sectores de la selva pueden encontrarse helechos arborescentes agrupados formando chachizales de chachí bravo (*Alsophila setosa*), y cerca de los arroyos y pequeñas lagunas puede encontrarse en bajas densidades al amenazado chachí manso (*Dicksonia sellowiana*). El estrato arbustivo se caracteriza por la presencia de bambúes como el tacuarazú o tacuara brava (*Guadua trinii*), el Tacuarembó (*Chusquea ranzosissima*), la pitingá (*Chusquea uruguayensis*), y el tacuapí o tacuara mansa (*Merostachys clausenii*), además de ortíga brava (*Urera baccifera*). Finalmente, el estrato herbáceo está dominado por gramíneas como *Pharus glaber* y una importante diversidad de helechos.

El suelo es laterítico, rojizo, ácido o ligeramente ácido, arcilloso, formado por partículas finas. En ciertos sectores los suelos son pedregosos, con alto contenido de rocas cerca de la superficie del suelo. El relieve es accidentado con sierras de poca altura (Cabrera 1971). En esta región, la altimetría varía entre 450 a los 650 msnm (Gartland 1984).



### Sitios de estudio

Los muestreos se realizaron en cuatro sitios (dos extensiones de selva madura en buen estado de conservación y dos extensiones de selva con historia de explotación), distribuidos en dos grandes áreas. Cada gran área estuvo compuesta por una extensión de selva madura adyacente con una extensión de selva con historia de explotación. Existe una separación entre las dos grandes áreas de 48-57 km de paisaje en mosaico que incluye zonas urbanas y rurales, parches de bosque, cultivos y forestaciones de plantas exóticas.

Los cuatro sitios de estudio fueron:

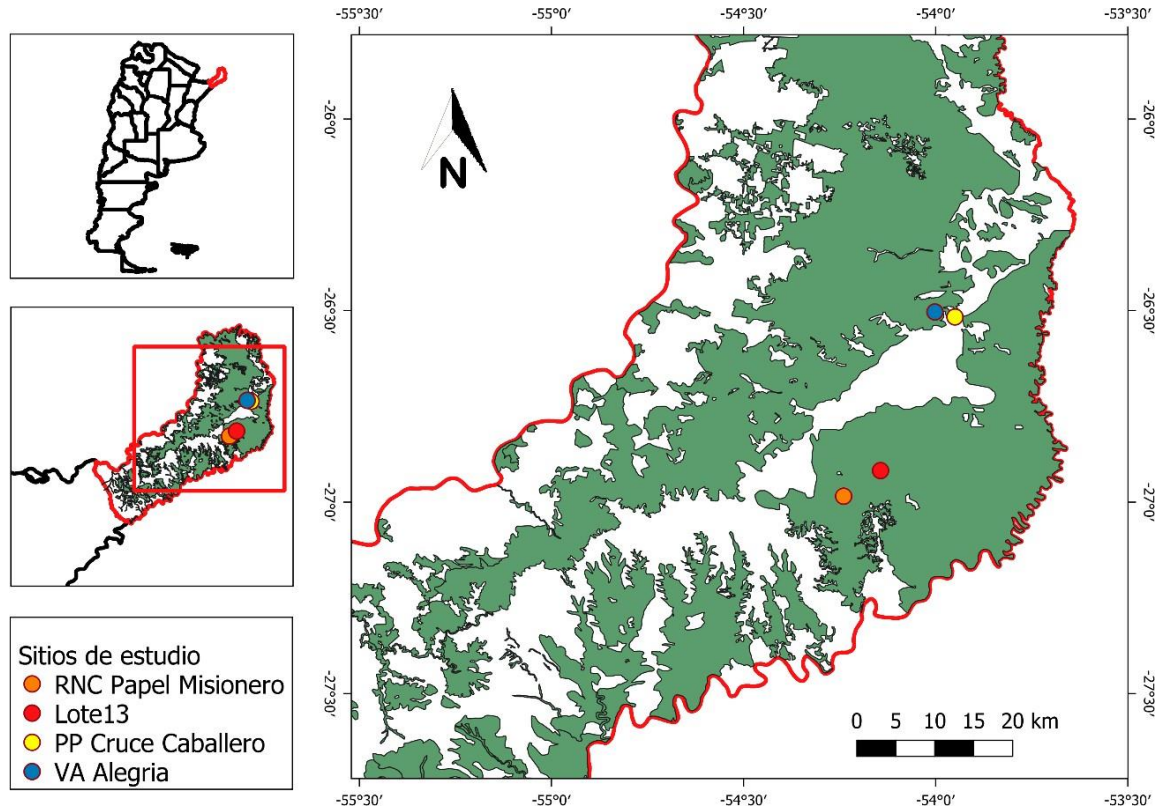
(1) el Parque Provincial (PP) Cruce Caballero (26.4660°S, 53.9671°W) (Fig. 2), un área protegida de 522 ha, que alberga uno de los mayores remanentes de selvas mixtas con Araucarias en una extensión de 405 ha de selva madura sin intervención. Se encuentra ubicado en el departamento de San Pedro, distante a 22 km de la localidad homónima, y a 6 km de la localidad de Cruce Caballero. La altitud promedio es de 600 msnm, con una altitud máxima de 634 msnm y una mínima de 520 msnm. El parque se encuentra ubicado en el distrito morfológico de la Altiplanicie de San Pedro en el límite oeste de la Sierra de Misiones o Central que constituye el divisor entre las aguas del río Paraná y el Uruguay. Dicha Sierra aumenta en altura hasta llegar a la localidad de Bernardo de Irigoyen donde alcanza los 840 msnm, la mayor de Misiones.

(2) El Valle del Arroyo Alegría (26.4999°S, 54.0170°W) (Fig. 2), adyacente al PP Cruce Caballero, es una extensión privada de 8550 ha de selva perteneciente a la empresa forestal Arauco S. A. (previamente perteneciente a Alto Paraná S. A.) en la cual se realizó extracción selectiva de madera hasta el año 1981. Actualmente está cubierto por selva secundaria continua, con vegetación en regeneración y árboles de diámetro menor que en el PP Cruce Caballero, con restos de tocones de árboles, rodales densos de bambú y unos pocos fragmentos de selva ligeramente explotados, generalmente por ser puntos de relieve muy accidentado y difícil acceso. Es una zona más baja que el PP Cruce Caballero (entre 350-580 msnm), con pendientes mayores al 20%.

(3) La Reserva Natural Cultural (RNC) Papel Misionero (26.9764°S, 54.1783°W) (Fig. 2), una reserva privada de 10000 ha dentro de la Reserva de Biosfera Yabotí, de las cuales al menos 9000 ha se corresponde a selva madura sin historia de explotación de madera. Está totalmente prohibido el ingreso de turistas, la extracción de recursos naturales, los asentamientos humanos, la caza, la pesca y el acceso de vehículos. Actualmente en un área adyacente a la selva viven unas 50 familias de etnia Mbya Guaraní (V. Maciel, com pers.), que tienen permitido la práctica de sus técnicas tradicionales de caza y colecta dentro de la selva. La reserva está atravesada por la ruta provincial 15 que va desde

la RN 14 hasta la RP 2 que llega a El Soberbio. Es probablemente una de las extensiones importantes de Bosque Atlántico mejor conservada con árboles de gran diámetro debido a que nunca existió tala selectiva, a diferencia de otras áreas protegidas dentro de la Reserva de Biosfera Yabotí como el PP Esmeralda que antes de transformarse en reserva pertenecía a un obraje de explotación forestal. Adyacente a Papel Misionero se encuentra el Área Experimental Guaraní perteneciente a la Universidad Nacional de Misiones (UNAM) de unas 5300 ha aproximadamente. Además, limita al suroeste con el arroyo El Soberbio, al noreste con el arroyo Paraíso.

(4) Lote 13 (26.9170°S, 54.1347°O) (Fig. 2), adyacente a la RNC Papel Misionero, una extensión privada de 4850 ha de selva dentro de la Reserva de Biosfera Yabotí, perteneciente a la empresa forestal Laharrague S. A, donde se realiza extracción selectiva de madera desde hace más de 40 años. Es un bosque secundario, de cubierta continua, con algunos claros producidos por la extracción de madera y viejos caminos cubiertos por vegetación. Se encuentran tocones de árboles, y quedan pocos remanentes de árboles de gran diámetro, que en general son árboles con alguna deformación que no son aptos para extraer. Limita al sudoeste con el arroyo Paraíso que hace de límite con la RNC Papel Misionero. Poseen un sistema de extracción rotativo cada uno o dos años en los diferentes sectores del lote dependiendo de la disponibilidad y la demanda de madera. Por cada lote trabajan generalmente dos personas conocidas como obrajeros: un maquinista que opera el tractor específico para el manejo y extracción de rollos, conocido como Zanello, y un motosierrista que recorre la selva en busca de las especies que necesitan y realiza la tala del árbol. Los rollos se acumulan en claros desmontados en la selva denominados planchadas para luego ser recogidos por los camiones de carga.



**Fig. 2.** Ubicación de los sitios de estudio dentro del Bosque Atlántico en la provincia de Misiones.

## Métodos

El trabajo de campo correspondiente al tesista se llevó a cabo entre 2015-2019. Durante cada año se instaló un campamento en el área de estudio desde el mes de julio hasta las primeras semanas de diciembre dependiendo de la finalización de la etapa de nidificación de las parejas/individuos que estábamos siguiendo. La fecha de inicio del muestreo se estableció por ser el momento del año con mayor detección de cantos de *C. galeatus*, y a su vez por ser el momento en que la especie responde al playback (ver más adelante), y por lo tanto de mayor probabilidad de captura. Pasado el mes de agosto el éxito en la captura es casi nulo. El trabajo de campo se realizó de los días martes a sábado de cada semana durante los meses mencionados. Los muestreos en los diferentes sitios de estudio se distribuyeron de la siguiente manera:

- ✓ 2015: PP Cruce Caballero y Valle del Arroyo Alegria.
- ✓ 2016 y 2017: Muestreo en Lote 13.
- ✓ 2018 y 2019: Muestreo en La RNC Papel Misionero.

Además de los datos colectados durante la tesis, se utilizaron datos previos correspondientes al inicio del proyecto por parte del Director M. Lammertink, durante los años 2012-2014 en el PP Cruce Caballero y el Valle del Arroyo Alegría. De esta forma se distribuyó el esfuerzo de muestreo de forma equitativa entre las dos condiciones de bosque (cuatro años en cada condición de bosque). Así, el esfuerzo de muestreo entre agosto a diciembre de 2015-2019 (464 días de campo) y entre 2012-2014 (260 días de campo), totalizó en 724 días de campo. En cada año, como primera etapa durante los meses de julio y agosto se realizaron conteos de 85 minutos de duración en puntos al azar separados entre sí por 800 m (tanto la duración del muestreo como la distancia se estimaron según experiencias previas de campo, i.e. rango de tiempo más probable en el que canta *C. galeatus* y distancia máxima a la que puede oírse la vocalización de *C. galeatus* en ese terreno), tratando de cubrir la mayor área posible del sitio de estudio. Los puntos de conteo comenzaron 25 minutos antes del amanecer (hora determinada por GPS) con el fin de asegurar la detección de vocalizaciones de *C. galeatus*, que de las tres especies es la que vocaliza primero. Se realizaron dos conteos por día. En caso de detectar una de las especies de interés se registró la hora, la distancia aproximada y la dirección desde el punto de conteo por medio de una brújula. Debido a la rareza de *C. galeatus* en todos los sitios de muestreo y a lo dificultoso de armar un sitio de captura para cada especie, por cuestiones de logística se dio prioridad a armar los sitios de captura principalmente en aquellos puntos de conteo donde hubo registros de *C. galeatus*, y se intentó capturar allí a las tres especies (aunque no se haya detectado en ese punto a *D. lineatus* y/o *C. robustus*). Al ser las otras dos especies relativamente más abundantes (eBird 2021), la probabilidad de que respondan al playback en un sitio donde en principio no habían sido detectadas, es mucho mayor. Sin embargo, muy raramente hubo respuestas al playback por parte de *C. galeatus* en un sitio donde no se había registrado. No obstante, también se armaron sitios de captura en sitios donde solo se habían registrado *D. lineatus* o *C. robustus*, en función de la necesidad de tener un número de individuos constante para rastrear. Idealmente, el número máximo de individuos con transmisor que podían seguirse eficientemente era de 4-5, dependiendo de lo distante de sus territorios.

Cada sitio de captura constaba de dos redes de niebla de 6x6 m, dispuestas en un ángulo cercano a los 90 grados formando una figura de “L”. Debido a que los carpinteros vuelan por el estrato arbóreo, se armó un sistema de cuerdas para elevar la red a la altura de la copa de los árboles. La red podía subirse y bajarse utilizando unas poleas instaladas en cada extremo de ambas redes. Se construyó un escondite en cada extremo de la red (cuatro en total) utilizando cañas de tacuapí (*Merostachys clausenii*) y hojas de helechos, desde el cuál se controlaban las poleas para subir y bajar la red. Para atraer a los carpinteros se utilizó la técnica de playback y una réplica a escala hecha en madera de una

hembra de la especie que se buscaba capturar. La opción de una hembra como réplica responde a que probablemente un macho hubiera provocado una respuesta más precavida por parte del individuo que se intentaba atraer, que en el peor de los casos evitaría acercarse al muñeco y por ende a la red. El muñeco se colocó expuesto en lo alto de un tronco muerto preferentemente (o rama expuesta), ubicado en el centro de las dos redes. Junto al muñeco, inmediatamente debajo y camuflado con hojas estaba un parlante bluetooth que reproducía las vocalizaciones y tamboreo de la especie de interés. Para *C. robustus* también se imitó el doble golpe con una caja de madera que se golpeaba con dos varas. De esta forma cuando el ave atraída por el playback quería volar cerca del muñeco, impactaba con alguna de las dos redes. En ese momento se bajaba la red con acción de las poleas y se sacaba al carpintero de la red para colocarlo en una bolsa de tela negra para que se mantuviera relativamente calmo. Se procedía a pesar el individuo con una balanza Pesola de 150 g o 300 g. Luego se exponían las plumas timoneras dorsalmente fuera de la bolsa para fijar el transmisor vhf (ver pág. 42) al cálamo de las dos (para *C. galeatus* y *D. lineatus*) o cuatro (para *C. robustus*) plumas centrales de la cola, en función del tamaño y dureza de las timoneras para sostener el transmisor. Para la fijación se utilizó pegamento instantáneo y cuatro precintos plásticos. Finalmente se exponía uno de los tarsos para colocar un anillo de PVC de color. Cada individuo capturado tenía una combinación única de posición y color del anillo. De esta forma, una vez que el individuo mudaba sus plumas y perdía el transmisor, en el caso de ser visto al año siguiente, podía ser identificado por dicha combinación. A su vez, cada transmisor está codificado con una combinación única de rangos de frecuencia, para evitar que la señal del transmisor de un individuo interfiera con la de otro individuo cercano. La vida útil de ese tipo de transmisores es de ca. 3-5 meses, dependiendo del tamaño de la batería. Para *C. galeatus* era de 3-4 meses y para las otras dos especies de 4-5 meses. aproximadamente Una vez fuera de la bolsa se le tomaron fotos de las alas y cabeza y se liberó el carpintero (Fig. 3). Todo este proceso ocurría de la manera más rápida (generalmente 10-15 minutos) y silenciosa posible a fin de minimizar el estrés ocasionado al individuo.

Cuando se detectó la nidificación de un individuo marcado de *C. galeatus*, se realizó el intento de captura de la pareja desde el nido. El sitio de captura se instaló luego de dos semanas de haber eclosionado los pichones, y se activaba la red de niebla una vez que el adulto entraba al nido a alimentar a los pichones. Para saber dónde colocar la red, se observó el nido durante varios días para conocer en qué dirección volaba el adulto de manera más frecuente. Una vez que los pichones eran suficientemente grandes para ser alimentados desde afuera de la cavidad, la captura ya no era posible.

Durante el período de la tesis en el 2015 se realizó un solo intento de captura desde un dormitorio conocido de *C. galeatus* en el PP Cruce Caballero. Esa noche el ejemplar no volvió al dormitorio donde fue capturado, sino que ocupó otra cavidad que no se llegó a identificar esa noche. Esa misma noche hubo una fuerte tormenta con mucho viento. A la siguiente mañana se encontró el

ejemplar muerto en el suelo cerca de donde se había detectado la señal la noche anterior. Probablemente la cavidad nueva se inundó durante la tormenta y al salir fue impactado por una rama. Por esta razón, no se intentaron más capturas desde un dormitorio.



**Fig. 3.** Captura de un macho de *Campephilus robustus* y una hembra de *Celeus galeatus*. Foto tomada previo a la liberación luego de colocar el anillo de color y el transmisor en las plumas timoneras.

El seguimiento de los individuos comenzó luego de 24 o 48 hs de haber sido capturados, dejando un espacio de tiempo para que se acostumbren a los transmisores. Seguir un individuo recién capturado podría no reflejar su comportamiento normal debido al estrés ocasionado por la captura. Asimismo, durante los primeros días de seguimiento evitamos acercarnos demasiado a los individuos con transmisor para evitar sumarles estrés. El seguimiento de cada individuo se produjo en grupos de a dos personas (un investigador y un asistente), y se comenzó a buscar señal del individuo en la cercanía del sitio donde fue capturado (ver detalles de localización en el apartado Toma de datos). El seguimiento comenzó al amanecer y se prolongó todo el día, hasta caída la tarde. Se dio prioridad a coleccionar primero los puntos de localización de *C. galeatus* debido a la dificultad de atrapar a la especie y la posibilidad de que pierda el transmisor. Rastrear los individuos dentro de la selva es complejo,

y es necesario adentrarse selva adentro, lejos de caminos vehiculares y en topografías complejas. Siempre que fue posible se utilizaron senderos existentes hechos por los guardaparques (PP Cruce Caballero), por los obrajeros (Lote 13), por los guaraníes (RNC Papel Misionero) o por cazadores. Sin embargo, la gran mayoría de las veces se abrieron nuevos senderos utilizando machetes. Dichos senderos se reutilizaron en los días siguientes, facilitando el acceso al territorio del carpintero.

**Tabla** .Durante el período de tesis y los años anteriores del proyecto se capturaron y siguieron en total 18 individuos de *C. galeatus*, 13 de *D. lineatus* y 9 de *C. robustus* (Tabla 1).

Especie	Sitio	Tipo bosque	Sexo	Transmisor	Año
<i>C. galeatus</i>	V Alegria	Tala selectiva	macho	A03	2013
<i>C. galeatus</i>	V Alegria	Tala selectiva	hembra	B04	2013
<i>C. galeatus</i>	PP Cruce Caballero	Sin intervención	hembra	A08	2014
<i>C. galeatus</i>	PP Cruce Caballero	Sin intervención	macho	B01	2014
<i>C. galeatus</i>	PP Cruce Caballero	Sin intervención	macho	A11	2015
<i>C. galeatus</i>	V Alegria	Tala selectiva	macho	A14	2015
<i>C. galeatus</i>	Lote 13	Tala selectiva	hembra	A08	2016
<i>C. galeatus</i>	Lote 13	Tala selectiva	macho	B09	2016
<i>C. galeatus</i>	Lote 13	Tala selectiva	macho	B09	2017
<i>C. galeatus</i>	Lote 13	Tala selectiva	hembra	B01	2017
<i>C. galeatus</i>	Lote 13	Tala selectiva	hembra	A10	2017
<i>C. galeatus</i>	Lote 13	Tala selectiva	macho	A14	2017
<i>C. galeatus</i>	RNC Papel Misionero	Sin intervención	hembra	A06	2018
<i>C. galeatus</i>	RNC Papel Misionero	Sin intervención	macho	B02	2018
<i>C. galeatus</i>	RNC Papel Misionero	Sin intervención	hembra	A14	2018
<i>C. galeatus</i>	RNC Papel Misionero	Sin intervención	macho	B04	2018
<i>C. galeatus</i>	RNC Papel Misionero	Sin intervención	macho	B14	2019
<i>C. galeatus</i>	RNC Papel Misionero	Sin intervención	hembra	C09	2019
<i>D. lineatus</i>	PP Cruce Caballero	Sin intervención	hembra	B06	2013
<i>D. lineatus</i>	PP Cruce Caballero	Sin intervención	macho	B16	2013
<i>D. lineatus</i>	V Alegria	Tala selectiva	macho	A05	2014
<i>D. lineatus</i>	PP Cruce Caballero	Sin intervención	hembra	C12	2015
<i>D. lineatus</i>	V Alegria	Tala selectiva	macho	B07	2015
<i>D. lineatus</i>	Lote 13	Tala selectiva	macho	C04	2016
<i>D. lineatus</i>	Lote 13	Tala selectiva	macho	B06	2016
<i>D. lineatus</i>	Lote 13	Tala selectiva	hembra	C09	2017
<i>D. lineatus</i>	Lote 13	Tala selectiva	macho	B14	2017
<i>D. lineatus</i>	RNC Papel Misionero	Sin intervención	macho	B06	2018
<i>D. lineatus</i>	RNC Papel Misionero	Sin intervención	hembra	B05	2019
<i>D. lineatus</i>	RNC Papel Misionero	Sin intervención	macho	A03	2019
<i>D. lineatus</i>	RNC Papel Misionero	Sin intervención	macho	B04	2019

C. robustus	V Alegria	Tala selectiva	macho	C02	2014
C. robustus	PP Cruce Caballero	Sin intervención	hembra	A08	2015
C. robustus	PP Cruce Caballero	Sin intervención	macho	B11	2015
C. robustus	Lote 13	Tala selectiva	macho	C15	2017
C. robustus	Lote 13	Tala selectiva	macho	C04	2017
C. robustus	RNC Papel Misionero	Sin intervención	macho	C13	2018
C. robustus	RNC Papel Misionero	Sin intervención	hembra	C02	2018
C. robustus	RNC Papel Misionero	Sin intervención	macho	C16	2018
C. robustus	RNC Papel Misionero	Sin intervención	macho	C02	2019

## Toma de datos

### Puntos de localización

Para obtener el área de acción se colectaron al menos 30 puntos de localización por individuo con transmisor. Los receptores utilizados poseen dos modos de recibir la señal del transmisor, uno “Normal” y otro “Atenuador”. El modo Normal se utiliza para detectar la señal a varios cientos de metros (300-600 m dependiendo del tamaño del transmisor y la topografía del terreno), y se utiliza para detectar la ubicación general del individuo. Luego del acercamiento, cuando el transmisor está cerca (< 90 m), la señal invade el receptor llegando por igual desde todas direcciones. En ese momento se activa el interruptor “Atenuador” del receptor que atenúa el alcance de la señal y hace que la señal llegue con fuerza desde una sola dirección, donde se encuentra el portador del transmisor, y permite detectar cambios muy sutiles en la intensidad de la señal. Esa fue la distancia mínima que se tomó para marcar un punto de localización, que varió entre 60 m (*C. galeatus*) a 80 m (*C. robustus* y *D. lineatus*) dependiendo de la potencia del transmisor. Posteriormente se intentó un acercamiento al individuo para determinar el punto exacto de localización y obtener observaciones de forrajeo. Sin embargo, muchas veces recorrer esos 60-80 m requería mucho tiempo por lo cerrado del sotobosque, y había que utilizar tijeras en lugar de machetes para no espantar al carpintero. Por eso la mayoría de los puntos corresponden a estimaciones a distancia con la señal atenuada. Con la ayuda de una brújula se obtuvo la dirección de la señal, la distancia se estimó por la intensidad de la señal y el punto se geolocalizó con GPS. En el caso de una confirmación visual o de ruido de forrajeo o de vocalización del árbol donde estaba el carpintero, se tomaba el punto exacto del árbol con GPS después de que el carpintero se movía. Con estos datos desde el programa Google Earth se georreferenció el punto de localización del carpintero. Cada nuevo punto de localización de un carpintero se marcó con dos horas de diferencia del punto anterior o con una distancia mínima de 200 m, con el objetivo de mantener la



independencia entre puntos. En el caso de que dos individuos con transmisor tengan territorios cercanos, se podía alternar el seguimiento de los mismos. Cuando era un individuo aislado (sin otro individuo con transmisor cerca), se lo seguía durante todo el día. Si bien en estudios con radiotelemetría de carpinteros en bosques templados se utilizaron triangulaciones para localizar los individuos, no se consideró una metodología apropiada para esta área de estudio debido a que el tiempo que tomaba abrir un sendero alrededor de la señal para tomar un segundo y tercer punto de localización tomaba horas, y era probable que el individuo cambie su posición en ese tiempo.

### **Observaciones de forrajeo**

En bosques con sotobosque cerrado el acercamiento hasta unos 150 m ca. se hizo utilizando machetes. Una vez que la señal del transmisor estaba cerca se realizó un acercamiento silencioso hacia el ave, utilizando tijeras de podar, o en el caso de vegetación leñosa, buscando el espacio por donde atravesar la vegetación, con el fin de que no modifique su conducta natural. Estos senderos fueron reutilizados en los sucesivos días de seguimiento. Una vez avistado se tomaron observaciones de comportamiento de forrajeo de un mínimo de 15 s y un máximo de 60 s, donde se registraron las variables de interés (ver capítulo forrajeo). En el caso de que al aproximarse el ave se percató de la presencia humana y cambió su comportamiento, no se realizó la observación. Las medidas del árbol y georreferenciación se tomaron una vez que el individuo se alejó del sitio.

### **Nidos**

La búsqueda de nidos activos de los carpinteros capturados se realizó durante el rastreo para obtener los puntos de localización. Además, se encontraron nidos accidentalmente durante recorridas en el campo, y se utilizaron datos de nidos registrados en los años 2012-2015 en el PP Cruce Caballero y el VA Alegría, en el marco del proyecto a cargo de K. Cockle sobre especies de aves que nidifican en cavidades en la provincia de Misiones, y en muestreos previos del Director de la tesis Martjan Lammertink. En la mayoría de las ocasiones fue posible observar directamente al carpintero excavando un hueco o bien ya dentro de la cavidad. También, cuando hubo una captura tarde en la temporada (i.e. mediados de septiembre/octubre) se observaron individuos con comida en la boca, signo de que ya tenían pichones. De cada nido se registraron las variables de diámetro a la altura del pecho (DAP), altura de la cavidad, diámetro del tronco a la altura de la cavidad y especie de árbol. Los nidos se registraron utilizando una cámara montada en un poste extensible de fibra de vidrio (15 m) para confirmar la presencia de huevos o pichones. Para los nidos de mayor altura pudimos confirmar la presencia de pichones cuando el adulto llegaba con comida en el pico.

### **Dormideros**

Se realizó una búsqueda activa de dormideros únicamente de *C. galeatus*, principalmente por la particularidad de que se la registró en el 2010 utilizando cavidades naturales para pernoctar (Cockle 2010) diferencia de los huecos excavados que generalmente utilizan las otras dos especies de carpinteros (*C. Cockle Com. Pers.*). Para encontrar los dormideros, se rastreó la señal del individuo después del atardecer para obtener una idea estimada de la ubicación del dormidero. Al día siguiente, se armó una picada hacia el punto estimado para volver a escuchar la señal después del atardecer. Este proceso se repitió varias veces hasta dar con una cavidad natural probable de ser ocupada por un carpintero. Para confirmar la cavidad se observó el hueco al atardecer para observar la llegada y entrada del carpintero. Una vez confirmado el árbol se tomaron las medidas de DAP, orientación de la cavidad, diámetro del tronco a la altura de la cavidad, altura del árbol, alto y ancho de la cavidad.

### **Equipo**

Para capturar, marcar, rastrear y monitorear los carpinteros durante el muestreo se utilizó el siguiente equipamiento:

- ✓ Redes de niebla 6x6 m, Ecotone de 6 bolsillos. Malla de Nylon de 38 y 60 mm. (Fig. 4).
- ✓ Muñecos de cada especie (Fig. 4).
- ✓ Bolsas de retención de algodón para aves.
- ✓ Balanza de resorte PESOLA 150g y 300g.
- ✓ Anillos plásticos de PVC de colores, cerrados con pegamiento para PVC.
- ✓ Transmisores vhf Holohil (<3% del peso corporal del carpintero). Modelo PD-2 de 3.8 g para *C. galeatus*, 3-4 meses de vida útil. Modelo RI-2C de 5.6 g, para *C. robustus* y *D. lineatus*, 4-5 meses de vida útil. (Fig. 3).
- ✓ Receptor de telemetría Wildlife TRX-48 Antena direccional Yagi plegable de tres elementos. (Fig. 4, Fig. 5).
- ✓ GPS Garmin eTrex 20 y 10 y brujulas.
- ✓ Binoculares 8 x 42, 8 x 30 y 7 x 32.
- ✓ Cámaras trampa PlotWatcher PRO Model TLC-200-C.
- ✓ Cámara de inspección hecha a medida con piezas compradas en 3rd Eye Electronics Co. y que transmiten a un grabador de video digital (cámaras MC901A con dos LED montadas dentro de tubos rígidos de policarbonato de 30 cm). con poste telescópico de fibra de vidrio

de 15 m y pantalla de TV portátil Casio TV 770 LCD Color. (Fig. 4).

- ✓ Escalera 10 m (equipo de K. Cockle).
- ✓ Arnés Buckingham y cuerdas dinámicas Mammut de 9.5 mm, de 50 m de largo (equipo de K. Cockle).



**Fig. 4.** Muestra de los equipos utilizados en la captura y seguimiento de los carpinteros. Se muestran las redes de niebla desactivadas (a) y activadas (b), el muñeco de la especie *C. galeatus* (c), un macho de *C. galeatus* capturado (e), los transmisores vhf (f,g) y la antena (h), y la pantalla de la cámara de inspección de nidos donde se ve un pichón de *C. robustus* (i).



**Fig. 5.** Seguimiento de carpinteros con transmisor.

### **Paquetes de R**

Para la exploración de datos, resúmenes de datos, chequeo de normalidad, plots de resultados, visualización de distribución de las variables, correlaciones, y curvas predichas por los modelos, en general para todos los capítulos, se utilizaron los paquetes: broom, corrplot, dplyr, stats, fitdistrplus, FSA, GGally, ggeffects, ggplot2, Hmisc, sjPlot, nortest, tidyr.



## CAPITULO III

### FORRAJEO

#### Introducción

La coexistencia de especies ecológicamente similares en la misma comunidad es una de las cuestiones más complejas que los ecólogos han tratado de comprender (Schoener 1974). Una teoría clásica en ecología propone la idea de que dos especies no pueden ocupar el mismo nicho en un mismo hábitat y coexistir de forma estable (Gauze 1934). La separación en el uso de los recursos reduce la superposición de nicho entre especies potencialmente competidoras, aunque los mecanismos que conducen a esta diferenciación aún son discutidos (Wiens 1989; Dhondt 2012). Una de las dimensiones ecológicas en la que las especies podrían superponerse, y que ha sido ampliamente abordada es la ecología de forrajeo. Se ha encontrado que especies sintópicas que pertenecen a un mismo gremio y comparten recursos y técnicas de forrajeo, muestran segregación ecológica. Este el caso, por ejemplo, de las reinitas (Warblers en inglés) (MacArthur 1958; Power 1971; Martin y Martin 2001) y los pájaros carpinteros (Williams 1975; Villard 1994) que forrajean en estratos diferentes y utilizan diámetros de árboles diferentes.

Un aspecto adicional interesante de la coexistencia en pájaros carpinteros es la convergencia de plumajes. La similitud fenotípica se ha explicado por diferentes mecanismos, incluyendo la ascendencia compartida (Short 1982), evolución paralela debido a presiones evolutivas comunes (Winkler et al. 1994), convergencia entre taxones distantes (Shakya et al. 2017) y la evolución adyergente que incluye diferentes tipos de mimetismo (Brower y Brower 1972). Miller et al. (2019) concluyeron que muchos pájaros carpinteros forman complejos de mimetismo. Esto está basado en el alto número de casos, en muchas partes del mundo, de simpatría entre especies de pájaros carpinteros distantes filogenéticamente que comparten los mismos patrones de coloración de plumaje. Varias hipótesis fueron planteadas para explicar estos complejos, entre ellas como estrategias para evitar predadores (Ruxton et al. 2005), para evitar interacciones competitivas interespecíficas (Diamond 1982) o para ganar acceso a recursos en presencia de una especie modelo dominante (Prum y Samuelson 2012).

Un caso particularmente llamativo de convergencia de plumajes en pájaros carpinteros es el que incluye a las tres especies de la tesis. A pesar de ser especies distantes filogenéticamente muestran un sorprendente grado de similitud en el plumaje (Fig. 1). Las tres especies tienen las alas plegadas negras, el ventral barrado de blanco y negro, una notable cresta roja, con una fina diferenciación en las marcas de la cara y el cuello y detalles en las plumas primarias y secundarias. En vuelo, *C. galeatus* y *C. robustus* exhiben manchas canela en las plumas primarias y secundarias y el dorsal blanco (en *C. galeatus* la parte dorsal baja y rabadilla). En general existe una notable similitud en el aspecto de las especies del género *Campephilus* y las especies de *Dryocopus* del nuevo mundo, dado por el gran tamaño, la coloración general negra y el notable rojo en la cabeza. Sin embargo, a excepción de *C. galeatus*, ninguna especie del género *Celeus* recuerda en su plumaje a un *Campephilus* o *Dryocopus*.



**Fig. 1** Forrajeo de tres especies similares de carpinteros del Bosque Atlántico. De izquierda a derecho: *Campephilus robustus* extrayendo una larva de coleóptero de un tronco muerto de Pino Paraná (*Araucaria angustifolia*). *Dryocopus lineatus* sondeando en una excavación de forrajeo en una rama recientemente muerta. *Celeus galeatus* extrayendo hormigas con la lengua de una rama muerta.

No existen estudios que traten sobre la diferenciación en la ecología de forrajeo entre estas tres especies similares de carpinteros, por lo que examinar esta diferenciación puede arrojar luz sobre los

mecanismos de convergencia propuestos por diferentes autores. Una hipótesis novedosa de Prum y Samuelson (2012, 2016) y Prum (2014), sugiere que la convergencia de plumaje resulta de un tipo de mimetismo denominado mimetismo de dominancia social interespecífico (ISDM por sus siglas en inglés *interestpecific social dominance mimicry*), donde una especie subordinada evoluciona para imitar a un competidor dominante para evitar ser atacada por esta. Los supuestos de esta teoría incluyen (1) que las especies del complejo son competidoras ecológicas, (2) que las especies de mayor tamaño son socialmente dominantes, (3) las especies subordinadas deberían existir en mayor frecuencia que la especie modelo, y que (4) las especies dominantes tienen más en juego que las especies subordinadas. Basado en el tamaño de las especies en este estudio se propone a *C. galeatus* y *D. lineatus* como especies imitadoras, y al *C. robustus* como la especie dominante.

Además de los mecanismos que operan en el posible mimetismo, otro aspecto interesante es determinar si la ecología de forrajeo está relacionada a la dependencia de *C. galeatus* por los bosques bien conservados, tal y como ocurre con otros carpinteros especialistas de bosques en buen estado de conservación (Tanner 1942; Czeszczewik, 2009; Lammertink et al. 2009; Tremblay et al. 2010). La comparación con las otras dos especies menos dependientes de bosques primarios, ya que son más frecuentes de encontrar en bosques secundarios (Krauczuk 2008; Bodrati et al. 2010) puede ayudar a comprender si *C. galeatus* es particularmente dependiente de ciertos recursos que son poco frecuentes en bosques degradados.

El objetivo de este capítulo es estudiar la ecología de forrajeo de tres especies similares que coexisten en el Bosque Atlántico de Misiones, Argentina, y determinar cómo estas especies se diferencian o se superponen en diferentes aspectos de sus requerimientos de sustratos de forrajeo, y los comportamientos de forrajeo, en diferentes tipos de manejos del Bosque Atlántico. Además, exploramos si algún sustrato en particular ayuda a explicar la asociación de *C. galeatus* con los bosques sin intervención. Por otro lado, registramos el número de ocasiones en las que individuos de cada una de las especies forrajeo en proximidades de individuos de otra de las especies, y reportamos interacciones agresivas o asociativas (o falta de ellas). Si la convergencia de plumaje está sostenida por la teoría del ISDM, esperamos registrar interacciones competitivas entre especies, ya sea por explotación (i.e. superposición significativa en la dieta o sustratos de forrajeo) o por interferencia (i.e. comportamiento agresivo).

## Métodos

Los detalles de la captura de los carpinteros y el acercamiento para hacer las observaciones se encuentran en el Capítulo 2. Luego de la captura se siguió a los carpinteros durante todo el día desde 1 h después del amanecer hasta una 1 h antes del atardecer (según GPS) para registrar las actividades de forrajeo. Además de los datos obtenidos entre 2015-2019 (464 días de campo) se utilizaron datos provistos por el Director M. Lammertink que corresponden a observaciones del 2012-2014 (260 días de campo), totalizando 724 días de campo.

## Variables muestreadas

Se tomaron medidas correspondientes al sustrato de forrajeo utilizado por los carpinteros (Tabla 1), y a los comportamientos (técnicas) de forrajeo (Tabla 2). Las técnicas de forrajeo se asignaron a categorías adaptadas de Remsen y Robinson (1990). Del total de cada observación (15 – 60 s), se calculó la proporción de tiempo que duro cada comportamiento (e.g. 30 s martillando, 20 s picoteando y 10 s sondeando). Además, estimamos la cobertura de follaje en un radio imaginario de 3 m alrededor del carpintero, asignando las categorías (1) desnudo; sin cobertura; (2) abierto: entre 1-30 % de cobertura; (3) medio: 30–60 % de cobertura; (4) medio-denso: 60–90 % de cobertura; (5) denso: > 90 % de cobertura. Finalmente, tomamos observaciones *ad libitum* de ocurrencias de forrajeo en proximidad < 30 m con otra de las especies, e interacciones (o falta de interacciones) entre cualquier combinación de dos de las tres especies, como indicador de competencia por interferencia.



**Tabla 1.** Descripción de las variables registradas durante las observaciones de forrajeo, correspondientes al sustrato de forrajeo.

Variables	Detalle
DAP	Diámetro a la altura del pecho
Diámetro de sustrato	Diámetro del sustrato donde el carpintero forrajeaba (tronco o rama)
Especie de planta	Especie de árbol, arbusto, bambúes o liana.
Altura de la planta (m)	Altura total del árbol o arbusto (no se consideraron lianas y bambúes)
Estado de decaimiento del árbol	(1) Vivo: con hojas verdes; (2) Enfermo: con presencia de hongos u hojas muertas; (3) Recientemente muerto: Casi completo de corteza (>90%), con ramas muertas ; (4) Muerto hace tiempo intermedio: Entre el 80-90% de la corteza; (5) Muerto hace largo tiempo: < 80% de corteza.
Estado de decaimiento del sustrato	1) Vivo: con hojas verdes; (2) Enfermo: con presencia de hongos u hojas muertas; (3) Recientemente muerto: Casi completo de corteza (>90%), con ramas muertas ; (4) Muerto hace tiempo intermedio: Entre el 80-90% de la corteza; (5) Muerto hace largo tiempo: < 80% de corteza.
Superficie de forrajeo	(1) Suave: con grietas de < 0.1 cm de ancho; (2) Medio: con grietas de 0.1-0.5 cm de ancho; (3) Rugoso: con grietas de > 0.5 cm de ancho.

**Tabla 2.** Descripción de las variables de comportamiento registradas durante las observaciones de forrajeo.

Técnicas de forrajeo	Detalle
Picoteando	Picoteando la madera intermitentemente para remover corteza, maderao líquenes. Menos de 4 picotazos consecutivos.
Cincelando	Removiendo corteza o madera con picotazos en ángulo oblicuo.
Martillando	Picotazos sostenidos, cavando hoyos, más de 4 picotazos consecutivos
Sondeando	Inserta la lengua en grieta u hoyos.
Trepando y buscando	Trepa y busca por presas.
Comiendo	Consumiendo una presa.

### Tratamiento de los datos y análisis

El 80% de las observaciones corresponden a individuos con radiotransmisor (Tabla 1), incluyendo 17 *C. galeatus*, 8 *D. lineatus* y 12 *C. robustus*. Eventualmente se tomaron observaciones de individuos sin transmisor. Se realizaron test preliminares de Levene para variables contínuas y Chi cuadrado para variables categorías, y no hubo variación entre observaciones de individuos con y sin transmisor ( $p > 0.05$ ) para ninguna de las variables, por lo que los datos fueron agrupados. Típicamente, en un mismo día, un ejemplar fue observado una única vez forrajeando, por lo que se

consideraron observaciones independientes. La mayoría de las observaciones (59%) tuvieron una duración de 60 s, mientras el resto tuvo un rango de 15–58 s, luego de lo cual el carpintero desapareció de la vista.

Las diferencias en el DAP, diámetro de sustrato, altura de forrajeo y altura del árbol se examinaron con el test Kruskal-Wallis ( $\alpha$  level = 0.05); y las diferencias en la cobertura de follaje, la superficie de forrajeo, el estado de decaimiento del árbol y del sustrato, con test Chi cuadrado. Para examinar la diferencia en la diversidad de especies de plantas utilizadas para forrajear, calculamos el índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ). Finalmente, para testear las diferencias en la frecuencia de uso de las diferentes técnicas de forrajeo empleamos modelos lineales generalizados (GLMs), con distribución de error binomial y función de enlace logit. Los análisis estadísticos se realizaron en el software R 3.3.3 (R Core Team 2017). Se utilizó el paquete agricolae, la función glm del paquete stats. Para chequear el ajuste del modelo, se comprobó la normalidad de los residuos y la homocedasticidad. Las medidas se detallan como media  $\pm$  desvío estándar (DE). Los gráficos se hicieron utilizando el paquete ggplot2

## Resultados

### Árboles y sustratos de forrajeo

#### Comparación entre especies

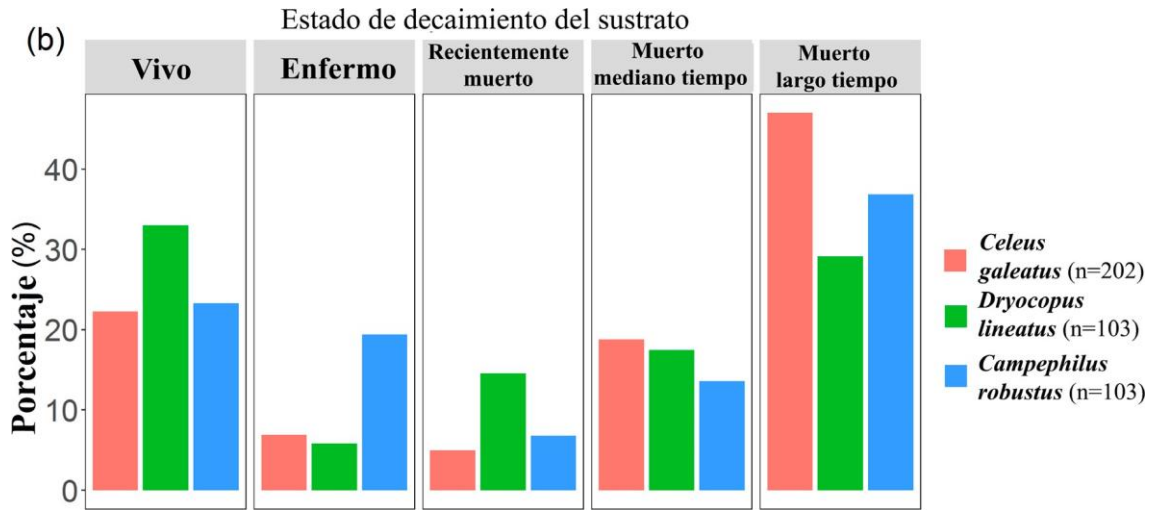
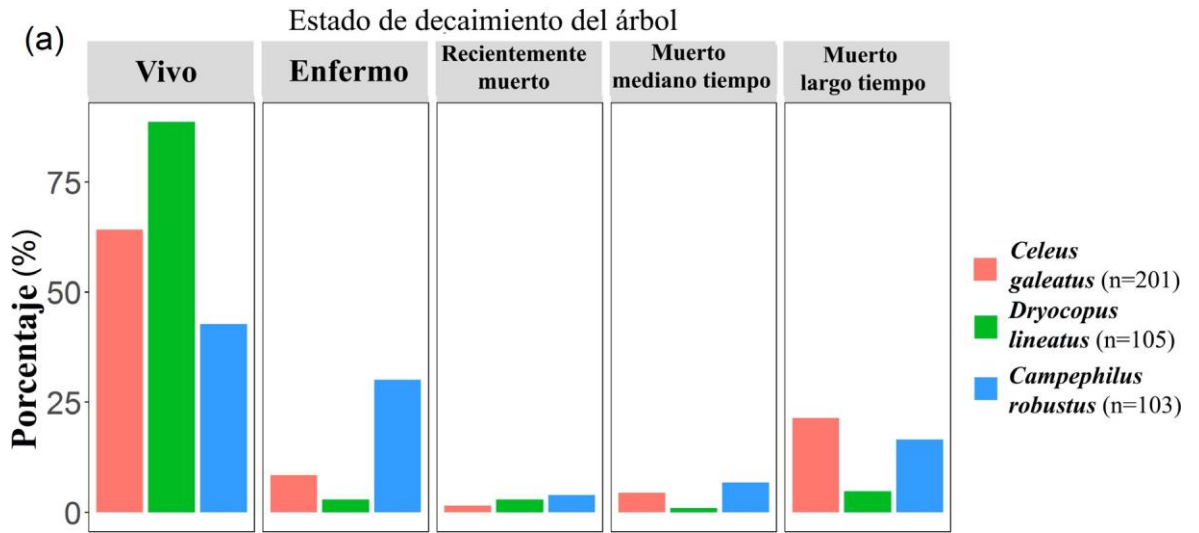
El diámetro a la altura del pecho (DAP) de los árboles usados para forrajear difirieron entre las tres especies de carpinteros ( $\chi^2 = 64.4$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ). *Campephilus robustus* forrajearon en árboles de mayor diámetro, seguido por *D. lineatus* y *C. galeatus*. El diámetro de sustratos mostró un patrón diferente, donde *C. robustus* forrajearon en sustratos más grandes, y *D. lineatus* y *C. galeatus* utilizaron sustratos de diámetros similares ( $\chi^2 = 46.4$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ). La altura media de las plantas utilizadas para forrajear fue mayor en *D. lineatus* y *C. robustus*, y significativamente menor para *C. galeatus*.

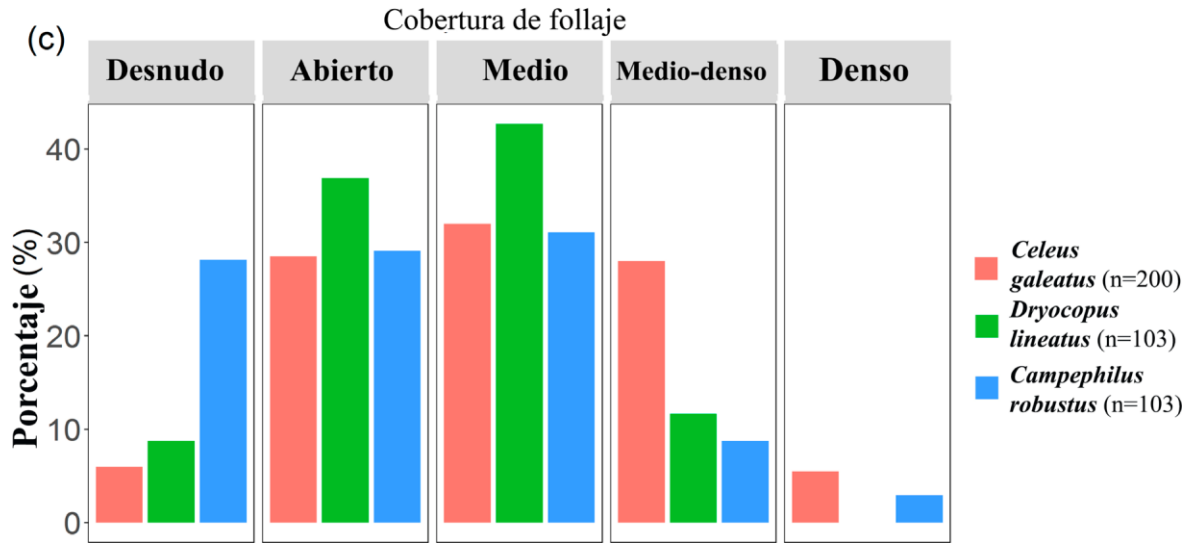
La frecuencia del uso de las diferentes especies de árboles varió entre las tres especies de carpinteros ( $\chi^2 = 62.9$ ,  $df = 12$ ,  $P < 0.001$ ). *Campephilus robustus* forrajearon frecuentemente en *A. angustifolia*. *Dryocopus lineatus* mostró un uso relativamente frecuente de cancharana. *Celeus galeatus* utilizó frecuentemente laureles del género *Nectandra* (Tabla 3), y fue la única especie

registrada forrajeando en cañas de bambú, lo que representó un 10% del total de observaciones de forrajeo (11 registros en *Guadua trinii* y 6 en *Merostachys clausenii*). *Celeus galeatus* forrajeó en una diversidad de árboles mayor ( $H' = 3.3$ ), seguido por el *C. robustus* ( $H' = 3.0$ ) y *D. lineatus* ( $H' = 2.9$ ). Las tres especies difirieron en cuanto al estado de decaimiento del árbol ( $\chi^2 = 70.8$ ,  $df = 8$ ,  $P < 0.01$ ). *Celeus galeatus* utilizó frecuentemente árboles vivos (64%,  $n = 129$ ), seguido por árboles muertos hace largo tiempo (22%,  $n = 43$ ). *Dryocopus lineatus* forrajeó mayormente árboles vivos (90%,  $n = 93$ ). *Campephilus robustus* también forrajeó principalmente en árboles vivos (43%,  $n = 44$ ), y utilizó árboles enfermos en mayor proporción con respecto a las otras dos especies (Fig. 2a). También existieron diferencias en el estado de decaimiento del sustrato ( $\chi^2 = 34.6$ ,  $df = 8$ ,  $P < 0.01$ ). *Celeus galeatus* utilizó sustratos muertos hace largo tiempo, *D. lineatus* utilizó sustratos vivos y recientemente muertos, y *C. robustus* utilizó sustratos enfermos en mayor proporción que las otras dos especies (Fig. 2b). No hubo diferencias en cuanto a la superficie de forrajeo ( $\chi^2 = 14.9$ ,  $df = 10$ ,  $P = 0.13$ ). La cobertura de follaje varió entre especies ( $\chi^2 = 53.3$ ,  $df = 8$ ,  $P < 0.001$ ). *Dryocopus lineatus* forrajeó mayormente bajo una cubierta media y nunca bajo una cubierta densa. *Celeus galeatus* forrajeó en mayor proporción en sitios con cubierta de follaje media a densa, comparado con las otras dos especies (Fig. 2c). *Campephilus robustus* forrajeó en sitios con cobertura de follaje media a desnuda (Fig. 2c).

**Tabla 3.** Porcentajes (%) y frecuencia (n) de uso de las especies vegetales más utilizadas por *C. galeatus*, *D. lineatus* y *C. robustus* para forrajear.

Especie	Nombre común	<i>C. galeatus</i>	n	<i>D. lineatus</i>	n	<i>C. robustus</i>	n
<i>Araucaria angustifolia</i>	Pino paraná	0.6	1	5.6	5	19.5	17
<i>Balfourodendron riedelianum</i>	Guatambú	1.8	3	4.4	4	10.3	9
<i>Cabralea canjerana</i>	Cancharana	1.2	2	11.1	10	0	0
<i>Guadua trinii</i>	Yatevó	6.5	11	0	0	0	0
<i>Merostachys clausenii</i>	Takuapí	3.6	6	0	0	0	0
<i>Nectandra lanceolata</i>	Laurel amarillo	12.4	21	10	9	7	6
<i>Nectandra megapotamica</i>	Laurel negro	13.6	23	12.2	11	5.7	5
<i>Prunus subcoriacea</i>	Persiguero	5.9	10	6.7	6	5.8	5
	Liana	4.7	8	2.2	2	4.6	4
	Otros	49.7	117	47.8	58	47.1	57
Total			202		105		103





**Fig. 2.** Comparaciones entre (a) estado de decaimiento del árbol, (b) estado de decaimiento del sustrato y c cobertura de follaje entre *C. galeatus*, *C. robustus* y *D. lineatus*.

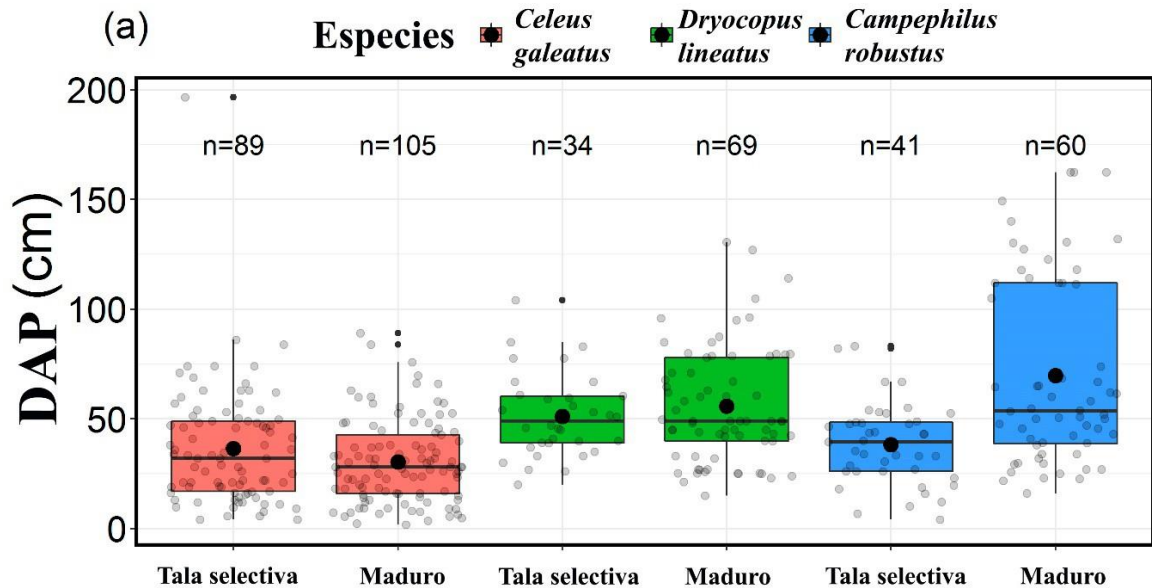
#### Comparaciones entre bosque sin intervención vs. bosque con tala selectiva

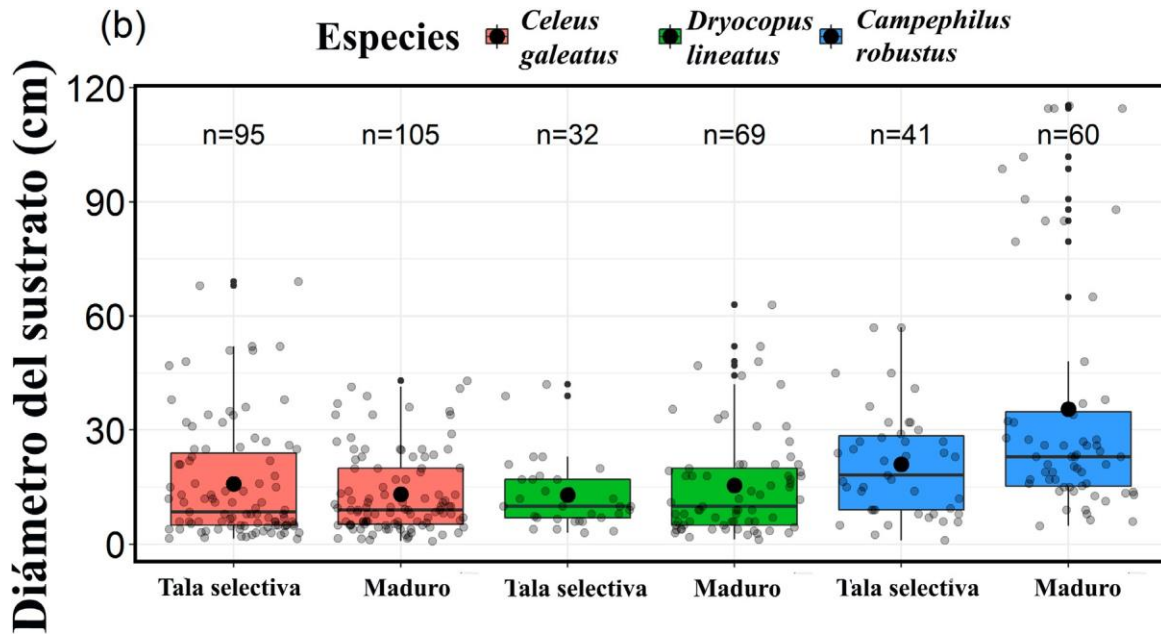
Para *C. galeatus* y *D. lineatus*, el diámetro a la altura del pecho (DAP) no estuvo relacionado a los tipos de bosque ( $\chi^2 = 2.6$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.1$  y  $\chi^2 = 0.3$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.6$ , respectivamente). Sin embargo *C. robustus* utilizó DAP mayores en el bosque sin intervención comparado con el talado ( $\chi^2 = 13.9$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ ) (Fig. 3a). El diámetro del sustrato fue estadísticamente igual entre los tipos de bosque para *C. galeatus* ( $\chi^2 = 0.02$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.8$ ), *D. lineatus* ( $\chi^2 = 2.87$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.09$ ) y *C. robustus* ( $\chi^2 = 1.8$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.1$ ) (Fig. 3a). *Campephilus robustus* forrajó en árboles de mayor altura en bosques sin intervención ( $\chi^2 = 15.9$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ ), mientras que *C. galeatus* ( $\chi^2 = 0.5$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.5$ ) y *D. lineatus* ( $\chi^2 = 1.8$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.4$ ) forrajearon en árboles de altura similar entre los dos tipos de bosques.

El estado de decaimiento de los sustratos ( $\chi^2 = 1.6$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.8$ ) y la superficie de forrajeo ( $\chi^2 = 4.2$ ,  $df = 5$ ,  $p = 0.5$ ) seleccionada por *C. galeatus* no difirió entre el bosque sin intervención y el bosque bajo tala selectiva. El estado de decaimiento de los árboles, por otra parte, alcanzó un nivel cercano a la significancia ( $\chi^2 = 10.6$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.06$ ), con un uso mayor de árboles enfermos en los bosques con tala selectiva, y árboles muertos hace tiempo intermedio en bosques sin intervención.

*Campephilus*

*robustus* no utilizó diferentes superficies de forrajeo ( $\chi^2 = 5.2$ ,  $df = 5$ ,  $P = 0.4$ ), estado de decaimiento de los árboles ni estado de decaimiento de sustratos ( $\chi^2 = 3.2$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.5$ ) entre los dos tipos de bosque. Finalmente, *D. lineatus* no difirió en el estado de decaimiento de sustratos ( $\chi^2 = 8.8$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.07$ ) ni de árboles ( $\chi^2 = 2.6$ ,  $df = 5$ ,  $P = 0.6$ ), pero usó diferentes superficies de forrajeo entre tipos de bosque ( $\chi^2 = 11.8$ ,  $df = 5$ ,  $P = 0.03$ ). Forrajó mayormente en corteza media y rugosa en bosques sin intervención, y en cortezas suaves en bosques bajo tala selectiva. La selección de cobertura de follaje para *C. galeatus* fue similar entre ambos tipos de bosques ( $\chi^2 = 6$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.2$ ), pero difirió para las otras dos especies. *Campephilus robustus* forrajó mayormente en sitios sin cobertura de follaje en bosques sin intervención ( $\chi^2 = 10.3$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.03$ ), mientras que forrajó en sitios con cobertura de follaje media en los bosques bajo tala selectiva. *Dryocopus lineatus* forrajó mayormente en sitios con cobertura de follaje media en bosques sin intervención ( $\chi^2 = 11.8$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.007$ ), mientras que forrajó en sitios sin cobertura de follaje en bosque bajo tala selectiva.





**Fig. 3.** Comparación entre el **a** DAP y el **b** diámetro del sustrato, entre *C. galeatus*, *C. robustus* y *D. lineatus*, comparando bosques sin intervención y bajo tala selectiva. La caja representa el 50% de los datos (Q1-Q3), la línea horizontal representa la mediana, el punto negro grande representa la media, y los valores se muestran en los puntos translúcidos. El bigote inferior se extiende hasta el punto de la muestra más bajo que no sea más de  $1.5 \times \text{IQR}$  ( $Q3-Q1$ ) por debajo de Q1. El bigote superior se extiende hasta el punto de la muestra más grande que no esté más de  $1.5 \times \text{IQR}$  por encima de Q3. Los puntos negros por fuera de los bigotes representan los outliers.

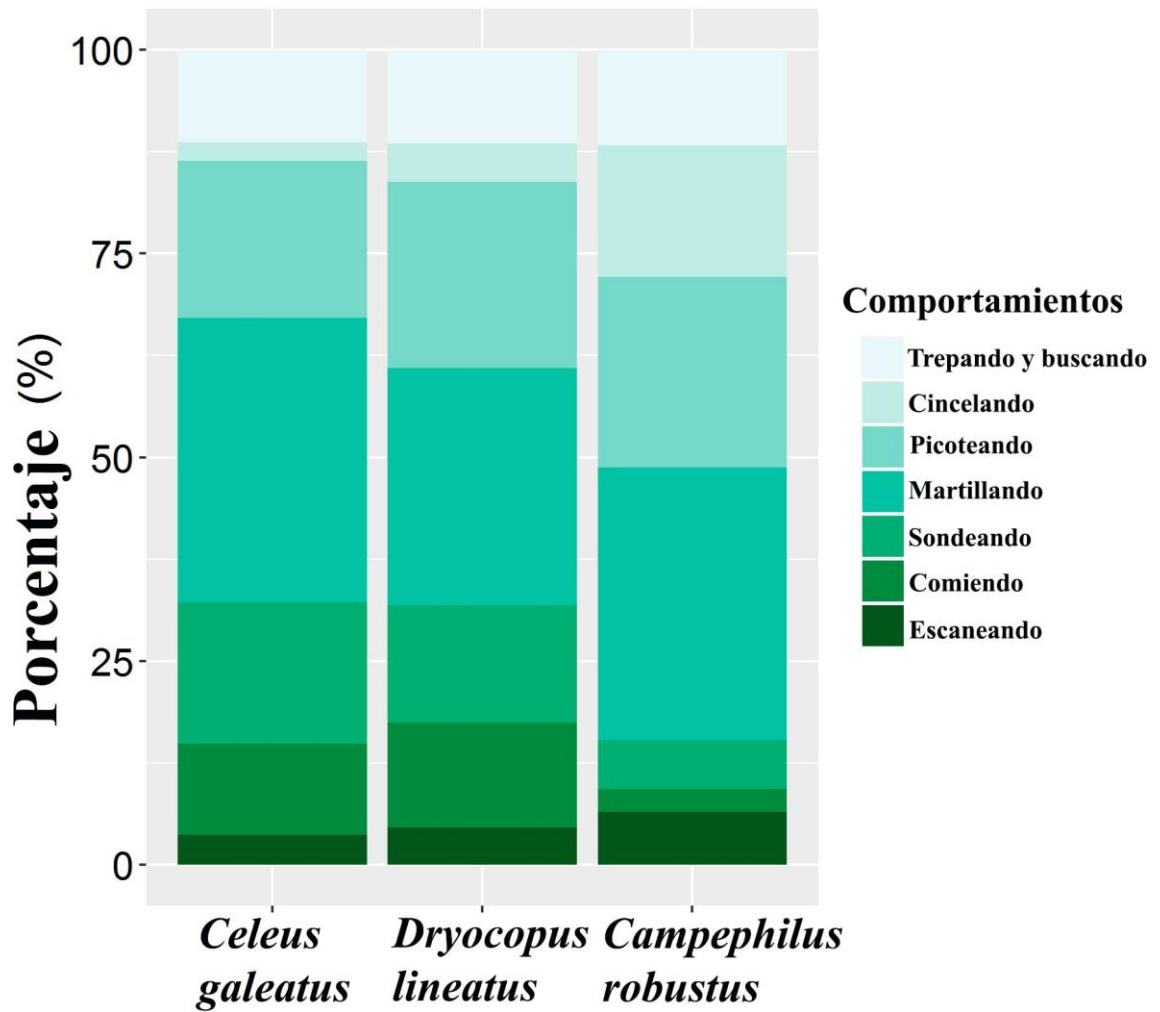
## Comportamientos de forrajeo

### Comparación entre especies

El patrón de comportamientos de forrajeo mostró algunas similitudes entre especies de carpinteros. *Celeus galeatus* pasó la mayor proporción de su tiempo forrajeando con martilleo (35%), usualmente suave y poco audible, seguido de picoteo intermitente (19%) y sondeo (17%). *Dryocopus lineatus* pasó la mayor parte del tiempo forrajeando con martilleo (29%), usualmente fuerte y audible

a gran distancia, seguido de picoteo intermitente (23%) y sondeo (14%). Finalmente, la técnica de forrajeo más común para *C. robustus* fue el martilleo (33%), seguido del picoteo intermitente (23%), ambos audibles a gran distancia, y el cinceleo en tercer lugar (16%). Tres técnicas de forrajeo difirieron entre las especies. El cinceleo fue más utilizado por *C. robustus* y *D. lineatus* que por *C. galeatus* (Fig. 4)(*C. robustus*: 2.1, SE: 0.3, Z = 6.7, P < 0.001; *D. lineatus*: 1.6, SE: 0.3, Z = 5.5, P < 0.001). El sondeo fue más utilizado por *C. galeatus* que por *C. robustus* (*C. robustus*: -0.9, SE: 0.2, Z = -3.5, P < 0.001; *D. lineatus*: -0.2, SE: 0.2, Z = -1.1, P = 0.3). Por último, el martilleo fue más utilizado por *D. lineatus* que por *C. galeatus* (*C. robustus*: 0.1, SE: 0.2, Z = 0.2, P = 0.8, *D. lineatus*: 0.6, SE: 0.3, Z = 2.4, P = 0.01).





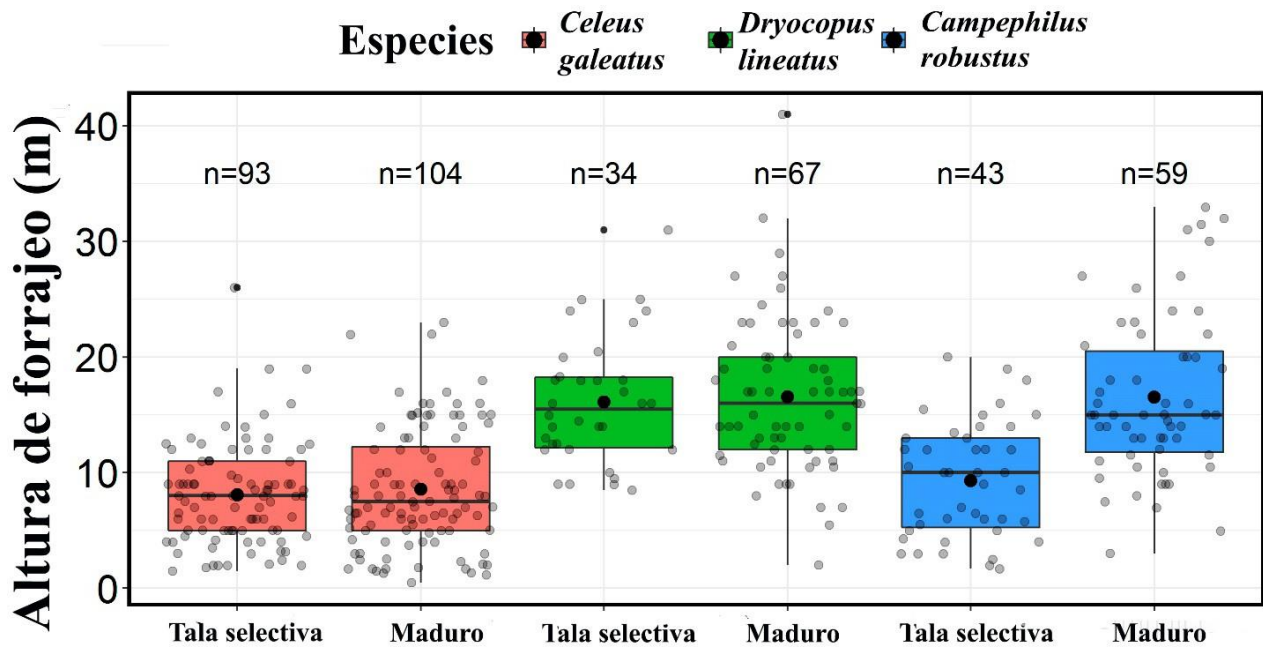
**Fig. 4.** Comportamientos de forrajeo de *C. galeatus*, *D. lineatus* y *Campephilus robustus*, considerando ambas condiciones de bosques.

Las observaciones de presas fueron incidentales, debido a que los carpinteros usualmente forrajeaban en lo alto de árboles y con los picos dentro de la madera. Para *C. galeatus* se registraron 18 eventos de forrajeo de hormigas del género *Crematogaster* y uno de un gusano de aproximadamente 4 cm de largo. Dos eventos de forrajeo de hormigas no identificadas por parte de *B. lineatus*, y cinco eventos de consumo de larvas de madera de coleóptero más un evento de consumo de hormigas por *C. robustus*.

El análisis de la altura de forrajeo mostró diferencias claras entre las tres especies de carpinteros ( $\chi^2 = 107.8$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ). *Dryocopus lineatus* ( $16.4 \pm 6.3$  m,  $n = 101$ ) forrajó a mayor altura, seguido por *C. robustus* ( $13.4 \pm 7.1$  m,  $n = 102$ ) y *C. galeatus* ( $8.3 \pm 4.8$  m,  $n = 196$ ). La distancia de trepado ( $\chi^2 = 2.0$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.2$ ) y la distancia de vuelo ( $\chi^2 = 0.6$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.2$ ) entre sustratos de forrajeo fue similar entre los tres carpinteros.

### Comparaciones entre bosque sin intervención y bajo tala selectiva

No se encontró diferencias significativas en la altura de forrajeo para *C. galeatus* ( $\chi^2 = 0.12$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.8$ ) ni *D. lineatus* ( $\chi^2 = 0.12$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.7$ ), entre bosques sin intervención y bosques bajo talaselectiva. Por otra parte, *C. robustus* forrajó a mayor altura en el bosque sin intervención ( $\chi^2 = 27.4$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ ) (Fig. 5).



**Fig. 5.** Comparación de la altura de forrajeo de *C. galeatus*, *D. lineatus* y *Campepphilus robustus*, en bosques sin intervención y bajo tala selectiva. Las propiedades del gráfico se detallan en la leyenda de laFig. 2.

### **Falta de interacciones competitivas**

No se registraron vocalizaciones, display, o desplazamientos agresivos en las 8 ocasiones donde al menos dos de los tres carpinteros fueron vistos forrajeando a menos de 30 m de distancia. Estas ocasiones incluyeron dos casos de *D. lineatus* forrajeando próximo a *C. robustus*, cuatro eventos de *D. lineatus* forrajeando próximo a *C. galeatus*, y dos casos de *C. galeatus* forrajeando cercano a *C. robustus*. En varias ocasiones, individuos de dos especies se encontraban forrajeando en el mismo árbol, a menos de tres metros de distancia, sin interacciones notables. Considerando la baja frecuencia de individuos forrajeando en proximidad de individuos de otra especie, no hay indicio de que las tres especies formen bandadas mixtas.

### **Discusión**

Se encontró una diferencia notable en la ecología de forrajeo de las tres especies de carpinteros más grandes del Bosque Atlántico. Estas diferencias fueron aparentes tanto en los bosques sin intervención como bajo tala selectiva. Excepto en la superficie de forrajeo, todas las otras variables medidas fueron seleccionadas de forma diferente por al menos una de las especies. Se encontró una marcada separación de nicho y ausencia de interacciones, hallazgos que no concuerdan con las predicciones si estas especies conformaran un complejo de mimetismo bajo la hipótesis del ISDM. En su lugar, las predicciones de hipótesis alternativas encajarían mejor con los resultados aquí obtenidos, como se discute a continuación.

### **Sustratos y árboles de forrajeo**

#### **Comparación entre especies**

Los resultados muestran una clara diferenciación entre las tres especies de carpinteros en el uso de recursos en relación al diámetro y estado de decaimiento de árboles y sustratos. *Celeus galeatus* forrajeó en árboles con DAP y diámetros de sustratos menores, y a menudo utilizó ramas muertas en árboles vivos. Forrajeó en árboles completamente muertos solo un 26% del tiempo. En este sentido, una posible reducción de los árboles muertos en pie puede no afectar los recursos de forrajeo tanto

como afecta a otras especies de carpinteros con problemas de conservación que habitan en bosques bajo algún tipo de manejo y que dependen de árboles muertos en pie para encontrar alimento (Czeszczewik 2009; Imbeau et al. 2001; Tingley et al. 2020).

*C. galeatus* utilizó madera muerta y blanda que es comparativamente más fácil de excavar, probablemente debido a que su pico es relativamente débil (Brooks et al. 1993). *Campephilus robustus* forrajó en diámetros de árboles y sustratos grandes, y mostró un uso frecuente de sustratos muertos en árboles vivos y árboles enfermos, resultados consistentes con lo reportado para la especie congénérica *C. magellanicus* (Vergara y Schlatter 2004; Chazarreta et al 2012). Finalmente, *D. lineatus* forrajó en diámetros de sustratos similares a los de *C. galeatus*, pero en diámetros de árboles mayores y utilizó árboles vivos, y tanto sustratos vivos como muertos. Estos resultados son consistentes con estudios de *D. lineatus* y de congéneres en otras regiones del mundo (Rolstad et al. 1998; Newell et al. 2009; Granada-Ríos y Mancero-Rodríguez 2015; Nappi et al. 2015).

#### **Importancia de los laureles del género *Nectandra* y los bambúes para *C. galeatus***

*C. galeatus* utilizó frecuentemente árboles del género *Nectandra* para forrajear, además de utilizarlo casi exclusivamente para nidificar (Lammertink et al. 2020). A pesar de que el género *Nectandra* comprende especies relativamente abundantes en el Bosque Atlántico (Ríos 2006), y que históricamente no han estado entre las especies maderables más deseadas, la situación actual es diferente. Debido a que los árboles más buscados, como grapia y guatambú, empezaron a escasear, la presión de explotación sobre árboles del género *Nectandra* se ha incrementado. En este sentido, la relevancia de los árboles de *Nectandra* para *C. galeatus*, para satisfacer importantes requerimientos ecológicos, convierte a estos árboles en un factor muy importante para entender su ecología.

*C. galeatus* forrajó en bambúes en una proporción relativamente alta (10% de las observaciones), y además utilizó sustratos arbóreos dentro de rodales densos de bambú. A diferencia de *D. lineatus* y *C. robustus*, que raramente se aventuraron en rodales de bambú. Debido a la dificultad de moverse silenciosamente dentro de un rodal de bambú, hubo varios eventos donde el individuo de *C. galeatus* que se encontraba forrajando a baja altura, voló antes de llegar a tomar una observación de forrajeo. Así, la frecuencia real de eventos de forrajeo en bambúes probablemente ronde entre un 12-15% de las observaciones totales. El uso de bambú como sustrato de forrajeo está bien registrado

en otras dos especies del género *Celeus*: el carpintero de Kaempfer (*C. obrieni*, Leite et al. 2013), endémico de Brasil, que habita en el Cerrado, y es considerado un especialista de bambúes, al igual que el carpintero de cabeza rufa (*C. spectabilis*, Kratter 1997), que habita en el oeste de la Amazonia. Sin embargo, *C. galeatus* no es un especialista de bambúes en el mismo grado que las especies mencionadas, ya que utiliza en gran medida sustratos arbóreos para alimentarse. Esto podría ser ventajoso para evitar ciertos riesgos a los que los verdaderos especialistas de bambú están expuestos (Areta et al. 2009; Cockle y Areta 2013). Por ejemplo, una muerte masiva de los bambúes después de la floración podría tener un impacto importante en aquellas aves especialistas de bambúes (Socolaret al. 2013). *Celeus galeatus* utilizó bambúes para alimentarse de las colonias de hormigas (*Crematogaster* spp.) que viven dentro de las cañas, y no hubo registros de forrajeo sobre semillas de bambúes. En este sentido, el caso de una muerte masiva de bambúes, que lleve a una fluctuación en la disponibilidad de este recurso y cambios concomitantes en la cobertura de vegetación, podría tener un impacto en la selección de microhábitats de forrajeo para *C. galeatus*.

#### **Comparación entre bosques sin intervención y bajo tala selectiva**

*C. robustus* exhibió los cambios más claros entre tipos de bosques, ya que difirió en cuatro de las variables medidas: forrajeó a mayor altura, utilizó árboles con mayor diámetro, forrajeó en árboles más altos y utilizó sitios de forrajeo con cobertura de follaje más abierto en los bosques sin intervención. El hecho de que *C. robustus* utilice árboles de mayor diámetro y altura en bosques sin intervención puede responder a la mayor densidad que existe de este tipo de árboles, y que son escasos en los bosques bajo tala selectiva. La tala selectiva en Misiones se concentra en árboles que superan un DAP mínimo de entre 35 y 55 cm, según la especie, incluyendo la mayoría de las especies arbóreas utilizadas para forrajear por los tres carpinteros (Ministerio de Ecología y Recursos Naturales Renovables 1987). Por consiguiente, hay menos disponibilidad de árboles grandes en los bosques con explotación selectiva de madera.

Nuestros resultados sobre el uso de árboles y sustratos están sesgados por su frecuente uso de grandes árboles de pino Paraná en el PPCC, que alberga un importante remanente de esta especie de árbol. Es de notar que a pesar de que las tres especies tuvieron el mismo acceso al pino Paraná, solo

*C. robustus* lo utilizó en gran proporción. Esto sugiere, que, en otras superficies de bosque con disponibilidad de árboles de gran diámetro, este puede ser un importante recurso de forrajeo para *C. robustus*, relevante en la segregación ecológica entre especies. Los resultados aquí obtenidos también indican que la caracterización de los hábitos de forrajeo de los carpinteros requieren un muestreo geográfico extenso. Las características locales pueden llevar a usos de recursos diferentes por parte de cada especie. La segregación ecológica puede diferir de sitio en sitio para el mismo set de especies dependiendo de la disponibilidad local de los recursos.

Todas las otras variables relacionadas al uso de árboles y sustratos (i.e. estado de decaimiento del árbol, estado de decaimiento del sustrato y superficie de forrajeo) no difirieron entre las condiciones de bosque para ninguna de las especies de carpinteros. La distribución de las presas está relacionada a características de los árboles y sustratos (Tavakilian et al. 1997). Así, si los carpinteros están buscando determinados ítems presa, es esperable que las especies utilicen condiciones de sustrato similares en diferentes tipos de bosque. La única excepción fue *D. lineatus* que forrajó en mayormente en cortezas rugosas en bosques sin intervención. Una posible explicación para esta diferencia, es que *D. lineatus* forrajó en gran proporción en árboles de cancharana, un árbol de corteza gruesa y áspera, que es altamente demandado en los bosques explotados y que se encuentra en menor frecuencia en los sitios Lote 13 y Valle del Arroyo Alegría.

### **Comportamientos de forrajeo**

*C. galeatus* forrajó casi exclusivamente a alturas bajas y medias. Al contrario de *C. robustus* y *D. lineatus* que utilizaron estratos más altos en la selva, aunque *D. lineatus* no mostró una preferencia por ninguna altura en particular. *Celeus galeatus* forrajó mayormente en sitios con cobertura de follaje media-alta, y raramente forrajó en sitios expuestos. Esta selección de sitios puede corresponder a una estrategia antipredatoria. *Celeus galeatus*, al ser la especie más pequeña de las tres y forrajear en solitario, puede correr el riesgo de ser predado por parte de una gama más amplia de predadores, y por eso evita forrajear en sitios expuestos o en la copa de los árboles. Sumado a esto, hay que destacar que *C. galeatus* se mantuvo silencioso durante la mayor parte del día, lo que dificulta detectar su presencia. Por otro lado, *C. robustus* fue visto casi siempre forrajeando en pareja, lo que podría impartir una ventaja en la detección de potenciales predadores (Lima 1990).

Aunque las técnicas de forrajeo más comunes de los tres carpinteros fue el martilleo, la fuerza con la que utilizaron esta técnica difirió especialmente entre *C. galeatus* y las especies más grandes. *Campephilus robustus* cinceló con más frecuencia que las otras dos especies. Un patrón similar en cuanto a las técnicas de forrajeo (martilleo seguido por cinceleo) fue registrado en el carpintero gigante *Campephilus magellanicus* (Vergara y Schlatter 2004) y el carpintero pico de marfil *Campephilus principalis*. Por otro lado, *C. galeatus* y *D. lineatus* se alimentaron sondeando en una proporción considerable. Estas diferencias en las técnicas de forrajeo obedecen al tipo de recurso que explotan las especies. Las especies del género *Celeus* y *Dryocopus* son conocidas por alimentarse principalmente de hormigas (Winkler y Christie 2002; Newell et al. 2009; Leite et al. 2012), que alcanzan insertando la lengua en pequeños orificios en los sustratos, mientras que los *Campephilus* extraen la corteza para acceder a las larvas que habitan en la madera. La variabilidad en la dieta y en la forma en que los carpinteros capturan a sus presas también juegan un rol en la diferenciación de la ecología de forrajeo entre las especies de carpinteros.

### Conclusiones

Los resultados demuestran una importante separación en la ecología de forrajeo de las tres especies simpátricas de carpinteros. Si bien el rango general que ocupó cada especie en cada variable medida es amplio y existe superposición en los comportamientos de forrajeo y el uso de sustratos, al tener en cuenta todas las variables en conjunto, podemos afirmar que las especies ocupan diferentes nichos dentro de la selva, por lo que no estarían compitiendo por los recursos. Estas diferencias están mayormente marcadas por la altura de forrajeo, el diámetro de troncos y sustratos de forrajeo, y el estado de decaimiento de los mismos. Si bien hay que resaltar la importancia de los bambúes y los árboles del género *Nectandra* como sustrato de forrajeo de *C. galeatus*, la relación no es tan fuerte como para considerar que estos sustratos de forrajeo expliquen la dependencia de *C. galeatus* con los bosques en buen estado de conservación, ya que ambos tipos de sustratos son comunes también en bosques bajo explotación.

CAPITULO IV

NIDIFICACIÓN

Introducción

Una dimensión de nicho en la que los tres carpinteros de esta tesis podrían superponerse o evitar la superposición mediante una selección diferencial de recursos, es la de los sustratos de nidos (Fig. 1). Las tres especies de carpinteros excavan sus cavidades en madera muerta o en descomposición, y todos requieren, debido a su tamaño corporal grande, árboles o ramas de diámetros importantes para poder formar cavidades de tamaño suficiente. Como el acceso a sitios de nidificación es a menudo un factor determinante en el éxito reproductivo (Dhondt 2012), la ecología de nidificación de estas tres especies coexistentes del Bosque Atlántico se convierte en un aspecto importante a ser estudiado. Un tema adicional que motiva el estudio de la nidificación, es que los tres carpinteros tienen respuesta diferencial en cuanto a su tolerancia a bosques bajo explotación o fragmentados. Por una parte, tanto *C. robustus* como *D. lineatus* son relativamente abundantes y toleran bien los bosques secundarios y fragmentados (Krauczuk y Baldo 2004, Krauczuk 2008), mientras que *C. galeatus* si bien accidentalmente puede encontrarse en ese tipo de bosques, lo normal es encontrarlo fuertemente asociado a bosques en buen estado de conservación (Lammertink et al. 2012).

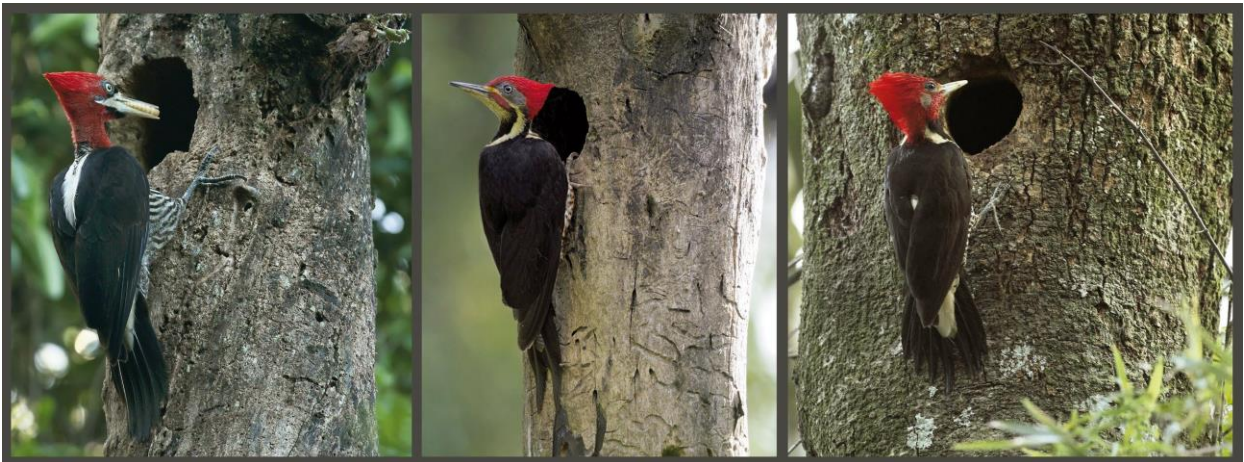


Fig. 1. *Campephilus robustus* (izquierda), *Dryocopus lineatus* (centro) y *Celeus galeatus* (derecha)



afuera de sus cavidades nido en el PP Cruce Caballero, Misiones, mostrando los sustratos de nidificación muertos para las dos primeras especies y vivo para la tercera. Fotos: M. Lammertink

Para evaluar las diferencias y superposición en la ecología de nidificación y para determinar si algún aspecto de la nidificación puede ser un factor que explique la asociación de *C. galeatus* con los bosques bien conservados, se examinaron las especies de árboles con nidos, el sustrato de los nidos y el tiempo de nidificación de *C. galeatus*, *C. robustus* y *D. lineatus* en bosques sin intervención y bosques bajo tala selectiva, donde coexisten, en el Bosque Atlántico de la provincia de Misiones.

### **Métodos**

Además de los datos de individuos con radiotransmisor obtenidos durante el período de muestreo de esta Tesis, se recopilaron datos de nidificación de los carpinteros desde 2006, que fueron obtenidos por un proyecto de largo plazo que estudia aves que nidifican en cavidades principalmente en el PP Cruce Caballero, a cargo de K. Cockle. Una vez confirmada la presencia de nidos se midió la altura de los nidos gracias a postes extensibles (15 o 22 m), cintas métricas o telémetro laser. El ancho de la rama y el tronco a la altura de la cavidad se midió con cinta métrica de 1.5m o utilizando el software Photoshop CS3, utilizando el ala plegada del carpintero como referencia de tamaño, para aquellas cavidades fuera de alcance. Se midió el DAP con cintas métricas.

La densidad de la madera de las diferentes especies de árboles (Tabla 1) siguen a Mello et al. 2013 para *Prunus subcoriacea*, Richter y Dallwitz (2019) para *Lonchocarpus leucanthus* y *Erythrina falcata*, y Cockle et al. (2017) para el resto de los árboles. Para aquellos nidos encontrados luego de la puesta de los huevos, estimamos el inicio de la puesta utilizando los tiempos medios de puesta, incubación y crianza derivados de registros de nidificación completos.

Para analizar los efectos de las especies de carpinteros y el hábitat en las características del nido, se utilizó la función glm del paquete stats en el software R 3.5.3 (R Core Team 2019) para ajustar modelos lineales generalizados (familia Gamma, enlace identidad), para predecir el diámetro a la altura del pecho (DAP), la altura de la cavidad y el diámetro a la altura de la cavidad, a partir de las variables predictoras especie de carpintero (*C. galeatus*, *D. lineatus* y *C. robustus*), condición de bosque (bosque sin intervención y bosque bajo tala selectiva), y su interacción doble. Para seleccionar el modelo final para describir los datos se realizó una selección de modelos utilizando el criterio de información de Akaike, utilizando el paquete DHARMA (Harting 2019). Los gráficos se hicieron utilizando el paquete ggplot2

---

**Resultados**

Se realizó un seguimiento de 60 intentos de nidificación (15 de *C. robustus*, 26 de *D. lineatus* y 19 de *C. galeatus*), en 56 cavidades, de los cuáles 21 se encontraron por seguimiento con radiotelemetría y 35 se encontraron por búsqueda activa de cavidades o de manera incidental. Se pudieron identificar 45 árboles a nivel de especie, mientras que el resto se encontraba en un estado de decaimiento muy avanzado como para lograr identificarlo. *Dryocopus lineatus* y *C. robustus* excavaron cavidades nido en árboles de ocho y nueve especies diferente, respectivamente. Por otra parte, *C. galeatus* utilizó solamente cuatro especies diferentes, de las cuales el 88% se corresponden a especies del género *Nectandra* (Tabla 1).

La densidad media de la madera de las especies identificadas utilizadas para excavar los nidos fue menor para *C. galeatus* y mayor para *C. robustus*, aunque no hubo diferencias estadísticamente significativas (Mann-Whitney  $U = 770$ ,  $Z = -0.2$ ,  $p = 0.78$  para *C. galeatus* vs *D. lineatus*;  $U = 542$ ,  $Z = 0.87$ ,  $p = 0.38$  para *C. galeatus* vs *C. robustus*;  $U = 868$ ,  $Z = 1.17$ ,  $p = 0.24$  para *D. lineatus* vs *C. robustus*). *Celeus galeatus* fue la especie que más excavó en árboles vivos (69%), comparado con *D. lineatus* (28%) y *C. robustus* (20%). En cuanto al uso de sustratos, la diferencia fue más notoria. *Celeus galeatus* usó sustratos (troncos o ramas primarias) vivos en mayor proporción (31%), seguido por *D. lineatus* (7%). Ningún nido de *C. robustus* fue registrado en sustratos vivos. *Celeus galeatus* reutilizó cavidades nido de años anteriores en un 32% de los registros, mientras que *D. lineatus* lo hizo en un 4%, y *C. robustus* no reutilizó cavidades de años anteriores. Se registró un nido de *C. galeatus* en un árbol de *N. megapotamica* que fue utilizado exitosamente durante tres años consecutivos.

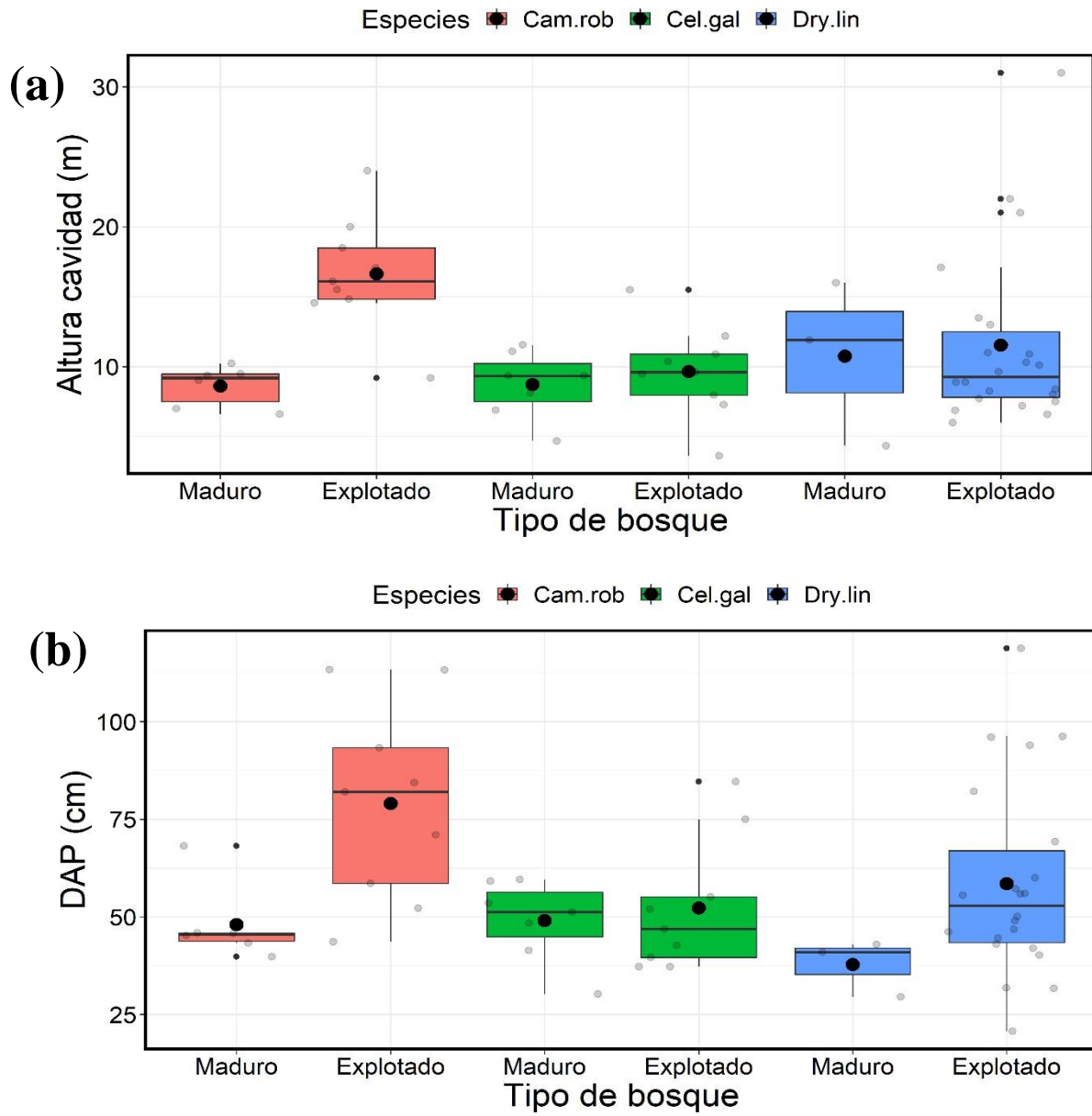
**Tabla 1.** Diversidad de especies y densidad de la madera de los árboles nido de *Campephilus robustus*, *Dryocopus lineatus* y *Celeus galeatus*.

Árboles nido		Densidad (g/cm <sup>3</sup> )	Campephilus robustus	Dryocopus lineatus	Celeus galeatus
Nombre común	Especie				
Laurel negro	<i>Nectandra megapotamica</i>	0.52		3	10
Laurel amarillo	<i>Nectandra lanceolata</i>	0.48	2		4
Laurel ayui	<i>Ocotea diospyrifolia</i>	0.54	2		1
Grapia	<i>Apuleia leiocarpa</i>	0.83	2	3	
Araucaria	<i>Araucaria angustifolia</i>	0.46	3		
Persiguero	<i>Prunus subcoriacea</i>		1	1	1
Mora blanca	<i>Alchornea triplinervia</i>	0.49	1	2	
Cedro	<i>Cedrela fissilis</i>	0.50		2	
Fumo bravo	<i>Solanum granulosum- leprosum</i>	0.40		2	
Maria preta	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	0.74	1		
Guaica	<i>Ocotea puberula</i>	0.42	1		
Rabo itá	<i>Lonchocarpus leucanthus</i>		1		
Ceibo	<i>Erythrina falcata</i>			1	
Cambará	<i>Gochnatia polymorpha</i>	0.76		1	
desconocido			1	10	
n total árboles			15	25	16
n árboles identificados			14	15	16
n especies de árboles			9	8	4
Índice de diversidad Shannon-Weaver H'			8.22	7.33	2.68
% en árboles de <i>Nectandra</i>			14	20	88

La selección de modelos mostró un mayor soporte empírico para la variable predictora especie x tipo de bosque y las variables respuesta DAP y altura de la cavidad (Tabla 2). Para la variable respuesta diámetro a la altura de la cavidad el modelo nulo presentó el mejor soporte, por lo que no fue considerada en el posterior análisis GLM (Tabla 2). *Celeus galeatus* excavó sus nidos a alturas similares y en árboles de diámetros similares, en ambos tipos de bosques (Fig. 2a, b; y Tabla 3). En contraste, *D. lineatus* y *C. robustus* excavaron en árboles de menor diámetro y *D. robustus* excavó a menor altura, en bosques bajo tala selectiva, comparado con los bosques sin intervención (Fig. 2a,b).

**Tabla 2.** Tamaño de la muestra (n) y comparación de modelos para predecir el diámetro a la altura del pecho (DAP), altura de la cavidad, y diámetro a la altura de la cavidad, para tres especies del Bosque Atlántico. Para cada modelo se indica el número de parámetros (k), el diferencial de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc), y el peso de Akaike (wi).

Variable respuesta	n	Modelo	Variabes	k	$\Delta AICc$	wi
DBH	56	1	Especie x Tipo de bosque	7	0	0.986
		2	Especie	4	10	0.007
		Nulo	-	2	10	0.007
Altura cavidad	56	1	Especie x Tipo de bosque	7	0	0.814
		2	Especie	4	3.6	0.134
		Nulo	-	2	5.5	0.053
Diámetro altura decavidad	53	Nulo	-	2	0	0.585
		2	Especie	4	1.36	0.297
		3	Especie x Tipo de bosque	7	3.19	0.119

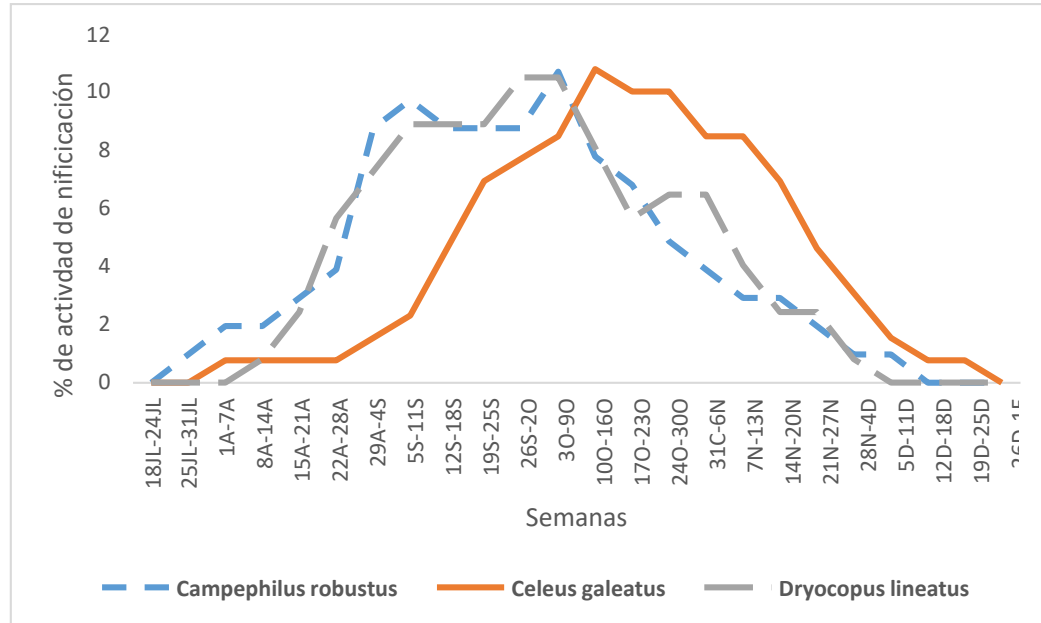


**Fig. 2.** (a) Altura de la cavidad nido y (b) DAP del árbol nido de *Campephilus robustus* (Cam.rob), *Dryocopus lineatus* (Dry.lin) y *C. galeatus* (Cel.gal), en el Bosque Atlántico de Misiones.

**Tabla 3.** Estimador (b) ± error estándar (ES), test estadístico (t) y p-valor, para los modelos lineales generalizados, utilizando como variables respuesta el diámetro a la altura del pecho (DAP, cm) y la altura de la cavidad (m) para tres especies de carpinteros del Bosque Atlántico. Los valores de referencia para las comparaciones fueron: tipo de bosque: con tala selectiva; especie: *Celeus galeatus*.

Variable respuesta	Variables predictoras		b ± ES	t	p-valor
<b>DAP</b>	Especies	Dryocopus lineatus	-15.9 ± 8.1	-1.98	0.054
		Campephilus robustus	-1.4 ± 8.7	-0.2	0.87
	Tipo de bosque	Sin intervención	2.9 ± 8.5	0.34	0.73
	Dryocopus lineatus x Sin intervención		23.8 ± 11	2.16	0.03
	Campephilus robustus x Sin intervención		28.1 ± 13.8	2.03	0.047
	<b>Altura cavidad</b>	Especies	Dryocopus lineatus	0.96 ± 2.4	0.40
Campephilus robustus			-0.2 ± 1.9	-0.11	0.91
Tipo de bosque		Sin intervención	0.8 ± 1.9	0.44	0.662
Dryocopus lineatus x Sin intervención		1.1 ± 3	0.38	0.706	
Campephilus robustus x Sin intervención		7.2 ± 3.3	2.18	0.034	

La temporada de nidificación fue similar para *C. robustus* y *D. lineatus* (Fig. 3), llegando a los picos de actividad entre las semanas del 29 de agosto al 9 de octubre para *C. robustus* y 5 de septiembre al 9 de octubre para *D. lineatus*. La actividad reproductiva de *C. galeatus* fue similar en forma y extensión que la de las especies de mayor tamaño, pero más tardía en el tiempo, con los picos de actividad entre el 3 de octubre y el 6 de noviembre. La actividad reproductiva se extendió por 20 semanas para *C. robustus*, 17 semanas para *D. lineatus* y 21 semanas para *C. galeatus*.



**Fig. 3.** Porcentaje de actividad de nidificación de *Campephilus robustus*, *Celeus galeatus* y *Dryocopus lineatus* a lo largo del año, categorizado semanalmente entre el 18 de julio y el 1 de enero.

La distancia más cercana entre nidos activos de *C. galeatus* y *C. robustus* fue de 230 m, entre nidos de *C. galeatus* y *D. lineatus*, de 115 m, y de 91 m entre *C. robustus* y *D. lineatus*. Estas distancias entre nidos corresponden a los nidos registrados, y esta información debe ser tomada de manera cautelosa, ya que probablemente existieron nidos que no fueron registrados.

### Discusión

El nicho de nidificación de *C. galeatus* fue más restringido que el de las otras dos especies, que además mostró menos flexibilidad en cuanto al uso de sustratos para nidificar. Mientras que *C. robustus* utilizó al menos ocho especies de árboles y *D. lineatus* al menos nueve especies de árboles para excavar sus nidos, *C. galeatus* nidificó especialmente en dos especies de árboles del género *Nectandra* (laurel negro *N. megapotamica* con el 63% de las cavidades y laurel amarillo *N. lanceolata* con el 25% de las cavidades). Por otra parte, *C. robustus* y *D. lineatus* mostraron un ajuste en el uso de los sustratos de nidificación, utilizando diámetros menores y excavando a menor altura

en bosques bajo tala selectiva. Sin embargo, *C. galeatus* no mostró tal plasticidad entre tipos de bosques.

### Importancia del género *Nectandra* para nidificar en *C. galeatus*

Los árboles de *Nectandra* más grandes y antiguos ( $52 \pm 14$  cm DAP) a menudo tenían presencia de hongos xilófagos que aceleran el proceso de descomposición de la madera, haciéndola menos densa, por lo que podrían haber facilitado la excavación de la misma por parte de los carpinteros. La densidad de la madera de los árboles del género *Nectandra* es intermedia comparada con las otras especies utilizadas para excavar nidos por las tres especies de carpinteros. Entonces, podría suponer un balance entre una madera relativamente fácil de excavar y a su vez una estructura sólida para nidificar. Si bien los registros de nidos de *C. galeatus* son escasos, la selección de especies del género *Nectandra* se registró en otros sitios del Bosque Atlántico. En el departamento de Iguazú, Misiones, 120 km al noreste de nuestro sitio de estudio se encontró un nido en una *N. angustifolia*, mientras que en el Parque Estadual Intervales en São Paulo, Brasil, se encontraron dos nidos en *N. megapotamica* (Lammertink et al. 2012). Los únicos dos nidos que no fueron excavados en especies del género *Nectandra*, corresponden a un laurel ayuí *Ocotea diospyrifolia*, también miembro de la familia Lauraceae, de aspecto y estructura de la madera similar a los árboles de *Nectandra*, y un nido en un persigüero *Prunus subcoriacea*, árbol que también fue utilizado por las otras dos especies de carpinteros para nidificar.

A diferencia de los dos carpinteros de mayor tamaño, *C. galeatus* parece ser un excavador relativamente débil. Cuando forrajea no golpea la madera y la corteza con fuerza, sino que lo hace de manera suave y poco audible (Obs Pers), además su pico es ligeramente curvado y angosto (Brooks et al. 1993). En concordancia con lo anterior, *C. galeatus* excavó sus nidos en especies de árboles cuya madera, en promedio, tiene menor densidad que los árboles utilizados por *C. robustus* y *D. lineatus*, que tienen un pico más grande y fuerte. Es llamativo el hecho de que *C. galeatus* nidificó en mayor proporción en árboles y sustratos vivos comparado con *C. robustus* y *D. lineatus*, lo que en principio parece ir en contra de su capacidad como excavador. Sin embargo, al excavar principalmente en árboles vivos, las cavidades tienen una mayor vida útil que si se hicieran en árboles en descomposición (Cockle et al. 2017). Esto se ve reflejado en el hecho de que *C. galeatus* frecuentemente reutilizó nidos de años anteriores. Un comportamiento similar ocurre con el carpintero verde *Picus viridis* de Europa, que raramente excava, de manera débil, la madera para forrajear, pero frecuentemente excava sus cavidades nido en árboles vivos, incluyendo robles



(*Quercus sp.*), con una densidad de madera elevada, y también reutiliza cavidades nido de años anteriores (Blume 1996, Gorman 2004).

### Separación de nicho de nidificación entre las tres especies de carpinteros

Una de las diferencias más notables en cuanto al uso de sustratos para nidificar se corresponde a las especies de árboles utilizadas. Si bien *C. galeatus* excavó el 88% de sus nidos en árboles del género *Nectandra*, *C. robustus* y *D. lineatus* utilizaron árboles de este género solo para excavar el 14% y 20% de sus nidos, respectivamente. Así, la preferencia de *C. galeatus* en árboles de *Nectandra*, la selección de árboles y sustratos vivos y la nidificación más tarde en el año explican en gran medida la separación ecológica en la ecología de nidificación entre esta especie y los carpinteros sintópicos más grandes. A nivel de tipos de bosque, en el bosque sin intervención, *C. galeatus* nidificó a menor altura y en árboles de menor diámetro comparado con *C. robustus*, y en el bosque bajo tala selectiva *C. galeatus* nidificó en árboles de mayor diámetro que *D. lineatus*. Por otra parte, *D. lineatus* y *C. robustus* mostraron pocas diferencias entre sí en cuanto al sitio de nidificación. Si bien *C. robustus* nidificó en árboles de mayor diámetro en ambos tipos de bosque las diferencias no fueron estadísticamente significativas. En cuanto al uso de especies de árboles, tanto *C. robustus* como *D. lineatus* seleccionaron varias especies únicas, que no fueron seleccionadas por la otra especie. Sin embargo, como el número de muestras por especie de árbol es muy pequeño no es posible evaluar estadísticamente estas diferencias. Una de las dimensiones ecológicas donde sí existe una diferencia marcada, y que puede ayudar a facilitar su coexistencia, es la dieta de los pichones. *Campephilus robustus* alimenta a sus pichones con presas grandes, generalmente larvas de coleópteros que extrae de la madera, y las traslada en el pico en visitas frecuentes al nido. *Dryocopus lineatus* (al igual que *C. galeatus*) se alimenta principalmente de varias especies de hormigas y termitas y sus huevos, que luego regurgita para los pichones en el nido (Manegold y Töpfer 2012).

La fecha media de inicio de la actividad reproductiva de *C. galeatus* fue 23 días posterior a la de *C. robustus*, y 20 días más tarde que la de *D. lineatus*. Sin embargo, debido a que la nidificación se extiende a lo largo de 17-21 semanas en cada especie, existe un solapamiento considerable entre las tres especies. Es posible que al comenzar su actividad reproductiva más tarde en el año, *C. galeatus* puede excavar sus nidos lejos de nidos activos de *D. lineatus* o *D. robustus*. De esta forma, la posibilidad de encuentros entre las especies de aspecto similar se reduce. Existen casos registrados en Europa y la Patagonia de eventos de predación de nidos por parte de pájaros carpinteros, de esta manera, al nidificar lejos de los carpinteros de mayor tamaño, se reduce la posibilidad de predación

del nido de *C. galeatus* por parte de uno de estos carpinteros (Wiktander et al. 2001, Ojeda y Chazarreta 2006, Charman et al. 2012). Una explicación alternativa a considerar para la tardía actividad reproductiva de *C. galeatus* podría ser la disponibilidad de alimento para los pichones. Sin embargo, la dieta de *C. galeatus* es similar a la de *D. lineatus* (Winkler et al. 1995), por lo que esta no parece una causa probable de la separación temporal en la actividad reproductiva.

### **Impacto de la tala selectiva en la nidificación de *C. galeatus***

En concordancia con la disponibilidad reducida de árboles grandes en los bosques bajo tala selectiva, *C. robustus* y *D. lineatus* utilizaron árboles de menor diámetro para nidificar, y *C. robustus* excavó a menor altura en los bosques bajo tala selectiva. Por otra parte, *C. galeatus* no mostró la misma flexibilidad, y utilizó árboles y sustratos similares en bosques sin intervención y bajo tala selectiva. La especialización de *C. galeatus* de nidificar en árboles de gran diámetro, en principio de descomposición, de principalmente dos especies del género *Nectandra*, puede ser un factor que contribuya a explicar la reducida abundancia de esta especie de carpintero en bosques degradados (Lammertink et al. 2012). Si lo comparamos con las especies de mayor tamaño, tanto *C. robustus* como *D. lineatus* tienen densidades poblacionales similares en ambos tipos de bosque, por lo que los sustratos de nidificación no serían una limitante para el éxito reproductivo de estas especies.

Los árboles del género *Nectandra* son muy comunes en el Bosque Atlántico. En el PP Cruce Caballero se ha estimado que representan el 3.4%, 1.1% y 5.4% de los árboles en tres diferentes tipos de suelo, de una comunidad de 116 especies en total (Ríos 2006). Históricamente, los árboles del género *Nectandra*, han sido poco demandados en la extracción de madera, ya que se preferían árboles de madera dura como la grapia, o árboles de madera ligera y resistente de primera clase como el cedro y el Pino Paraná. Sin embargo, la situación cambió en los últimos años debido a que las maderas de primera calidad se volvieron escasas. De esta forma, la presión sobre los árboles del género *Nectandra* ha ido en aumento, principalmente para utilizarse en laminado (Gérard et al. 2011). El diámetro mínimo permitido para extracción de madera es de 35 cm para *N. lanceolata* y 40 cm para *N. megapotamica* (Ministerio de Ecología y Recursos Naturales Renovables 1987), lo que implica un diámetro bastante menor que el utilizado por *C. galeatus* para nidificar. Las medidas de conservación que se tomen para *C. galeatus* deben considerar mantener una densidad suficiente de árboles grandes de laurel en los bosques bajo explotación, que puedan proveer de árboles adecuados para nidificar.

Teniendo en cuenta estos resultados, una estrategia de manejo que podrían realizarse en las extensiones de bosque bajo explotación para aumentar la disponibilidad de sustratos de nidificación

de *C. galeatus* sería disminuir la extracción de ejemplares grandes de *Nectandra*, e identificar las áreas más afectadas para proponer su restauración y enriquecimiento con plantación de árboles nativos. De esta forma, no solo se incrementará la superficie de selva con disponibilidad de sustratos de nidificación, sino también mejorarán las condiciones para una comunidad diversa de animales que utilizan o nidifican cavidades (Cockle et al. 2011, 2019).

## CAPITULO V

### DORMIDEROS DE *C. galeatus*

#### Introducción

Con pocas excepciones, los carpinteros pernoctan durante todo el año en cavidades excavadas, incluyendo cavidades nido de años anteriores o cavidades excavadas exclusivamente para pernoctar. Debido a esto, los requerimientos de cavidades para nidificar y pernoctar usualmente se superponen, por lo que las cavidades de pernocte no requieren una consideración especial a la hora de evaluar los aspectos de conservación de los carpinteros. Por ejemplo, *Dryobates borealis*, un carpintero categorizado “Cercano a la amenaza” (IUCN 2021), y que vive exclusivamente en bosques de pino del sudoeste de los Estados Unidos, construye cavidades de pernocte exclusivamente en árboles grandes y vivos de pino, las cuales han sido tenidos en cuenta en gestiones de conservación de esta especie de carpintero. Sin embargo, esas mismas cavidades que usan para pernoctar son las que luego utilizan para nidificar (Conner et al. 2001).

El caso del carpintero cara canela (*Celeus galeatus*), podría constituir una excepción rara a este patrón en el que los requerimientos de sustratos de forrajeo y nidificación explican la dependencia de las especies a los bosques sin intervención. Este carpintero de tamaño medio-grande es endémico del sudeste del Bosque Atlántico del este de Paraguay, sudeste de Brasil y el nordeste de Argentina (BirdLife International 2020). El Bosque Atlántico, uno de los ecosistemas más biodiversos y más amenazados en el mundo, ha perdido aproximadamente el 90% de su superficie de bosque original, y la extracción selectiva de madera a removido los grandes árboles de la mayoría de los remanentes de bosque (Ribeiro et al. 2011; Da Ponte et al. 2017). De las 12 especies de carpinteros simpátricas,

*C. galeatus* es la más fuertemente asociada a las superficies de bosques bien preservados (Winkler y Christie 2002; Bodrati y Cockle 2006; Lammertink et al. 2012). De acuerdo a BirdLife International (2020), las poblaciones de esta especie están declinando rápidamente debido principalmente a la pérdida de hábitat. Sin embargo, las razones de su asociación a los bosques sin intervención no están bien estudiadas. Se ha observado a individuos de *C. galeatus* forrajeando en ramas muertas pequeñas y ocasionalmente en bambúes, y nidificando en cavidades hechas en árboles de laurel (*Nectandra* spp.) de 55-66 cm de diámetro (Chebez 1994; Santos 2008). Como estos sustratos no parecen estar fuertemente afectados por la extracción selectiva de madera, es poco posible que puedan explicar la asociación de *C. galeatus* a los bosques bien conservados. Sorpresivamente, en los bosques sin intervención del PP Cruce Caballero en Misiones, *C. galeatus* fue registrado pernoctando en una cavidad formada por descomposición, junto a una pareja de

---

*Psittacara leucophthalmus* que anidaba allí (Cockle 2010). Si *C. galeatus* requiere de cavidades en árboles formadas por descomposición, la disponibilidad de cavidades podría limitar su capacidad de utilizar bosques bajo explotación.

Examinamos las características de las cavidades y los árboles usados por *C. galeatus* para pernoctar, a fin de determinar si sus requerimientos de pernocte son una posible explicación para explicar su asociación con el bosque sin intervención. También cuantificamos el solapamiento entre el uso de cavidades por *C. galeatus* y otros animales, lo que podría revelar una mayor competencia por estas cavidades. Finalmente, testeamos si *C. galeatus* utiliza cajas de pernocte artificiales, lo que podría aliviar la presión sobre la disponibilidad de cavidades naturales en los bosques con manejo.

## **Métodos**

### **Área de estudio**

El estudio del uso de las cavidades dormidero por *C. galeatus* se llevó a cabo en los cuatro sitios descritos en el capítulo 2.

### **Seguimiento de carpinteros y búsqueda de cavidades dormidero**

La mayoría de las cavidades dormidero se encontraron mediante el seguimiento de individuos con transmisor (detalles en el capítulo 2). Para encontrar cada cavidad, seguimos la señal del individuo luego del atardecer utilizando senderos preexistentes; al siguiente día realizamos un trillo hacia el punto estimado la noche anterior. Repetimos este acercamiento durante 2-3 días hasta detectar una cavidad natural probable, la cual confirmamos haciendo observaciones al atardecer y esperando la llegada del carpintero. Además, monitoreamos tres cavidades de pernocte encontradas en el PP Cruce Caballero, de carpinteros sin transmisor.

### **Observación y medidas de cavidades dormidero**

Observamos las cavidades dormidero de *C. galeatus* desde escondites. El monitoreo a largo plazo se realizó con cámaras trampa Plotwatcher Pro que fotografiaron en intervalos de 5 segundos durante 165 minutos alrededor del atardecer, a lo largo de 152 días. Monitoreamos la actividad de las cavidades dormidero durante 34 períodos de  $27.2 \pm 35.1$  días (rango: 1-140 días), con  $110.4 \pm 17.5$  días de observación (rango= 1-88 días de observación) por período. El periodo indica el número total de días entre la fecha más temprana y la más tardía con ocupación de la cavidad, y los días de observación indica el número de días, durante un determinado período, en que la cavidad fue monitoreada directamente o por cámara trampa. Medimos la altura de la cavidad con un poste extensible de 15 m, e inspeccionamos el espacio por encima y por debajo

de la cavidad con una cámara de video colocada en el poste. Las dimensiones de la entrada de la cavidad y el ancho de la rama o el tronco a la altura de la cavidad se midieron con una cinta métrica de 1.5m ascendiendo por medio de la técnica de cuerda simple, o a través del software Photoshop CS3 a partir de fotos que mostraban el ala plegada del carpintero como referencia de tamaño (17 cm; Winkler et al. 1995). Medimos el diámetro del árbol a la altura del pecho (DAP) utilizando una cinta métrica de 1.5m y estimamos la distancia desde la cavidad hasta la parte superior del árbol. En los años siguientes, utilizamos cámaras trampa y observaciones para monitorear 11 cavidades dormidero para su verificación de su reutilización por *C. galeatus* u otras especies.

### **Cajas dormidero**

Para testear la viabilidad de las cajas dormidero para el uso de *C. galeatus*, colocamos en noviembre del 2013, cinco cajas en el bosque bajo tala selectiva del Valle de la Alegría y cuatro cajas en el bosque sin intervención adyacente al PP Cruce Caballero. Las cajas dormidero fueron construidas con madera de grapia (*Apuleia leiocarpa*) con medidas de 80x40x22 cm (alto x ancho x profundidad) y 80x22x22. Cada caja tenía una hendidura vertical en la entrada (simulando una entrada natural) de 7x26 cm con bordes redondeados y 32 cm de espacio por encima de la entrada con ranuras horizontales para perchar. Las cajas se fijaron a árboles vivos a una altura de 5-6 m (dentro del rango de distribución de los huecos dormideros conocidos). Todas las cajas fueron observadas al menos durante un atardecer entre julio-agosto de 2014 y julio-agosto de 2015. Durante 2016 y 2017 se monitorearon ocasionalmente mediante ruidos de aplausos o golpes al árbol después del atardecer.

### **Análisis estadísticos**

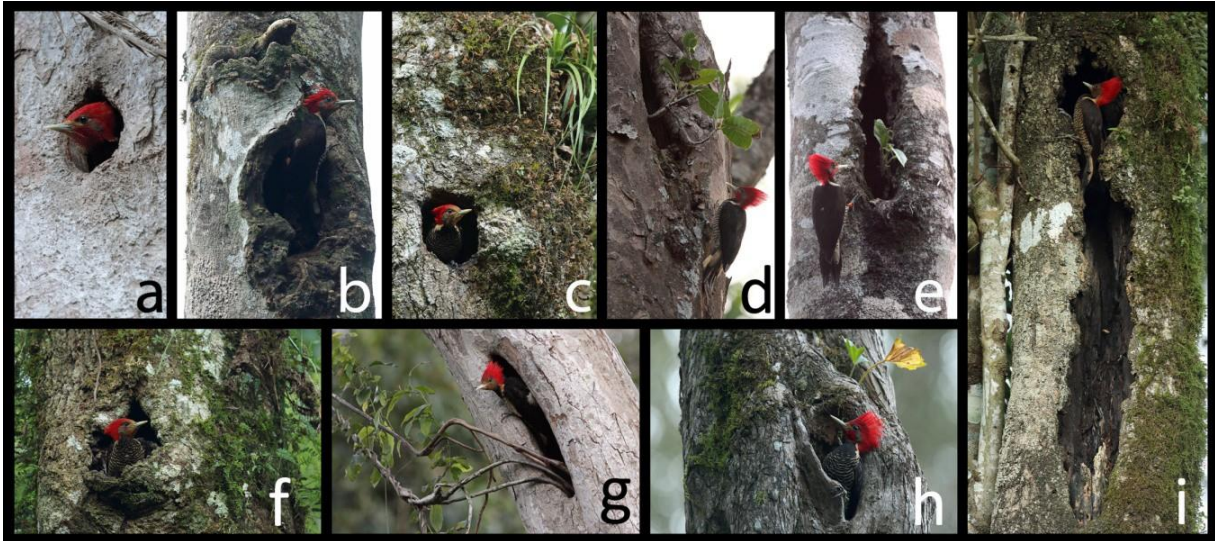
Todos los análisis estadísticos se realizaron en el software R 3.3.3 (R Core Team 2017). Las medidas se presentan como media  $\pm$  desvío estándar (DE).

### **Resultados**

#### **Características de árboles y cavidades dormidero**

Registramos mediante observación o cámara trampa 267 eventos de pernocte de al menos 15 adultos diferentes de *C. galeatus* en 28 cavidades (Tabla 1). Todos los eventos de pernocte ocurrieron en cavidades

naturales formadas por descomposición, que variaron en cuanto a formas y tamaño de las entradas. Las entradas de la cavidad 3 (Fig. 1a) y la cavidad 21 puede haber sido agrandada o redondeada por carpinteros. Veinticinco (89.2%) se encontraron en partes de árboles vivos. La cavidad 7 (Fig. 1c) estaba en un árbol vivo durante dos años registrados de uso, y luego muerto en los 2 años siguientes. La cavidad 2 estaba en un árbol muerto, pero fue ocupada por un individuo que abandonó una cavidad en un árbol vivo luego de ser capturado allí. Las cavidades dormidero no se orientaron hacia una dirección cardinal particular ( $\chi^2 = 2.9$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.39$ ).



**Fig. 1.** Nueve ejemplos de cavidades dormidero formados por descomposición natural en árboles vivos y grandes, que muestran la variación en la forma y tamaño de la entrada, posición de la cavidad y especie de árbol. (a) un macho en la cavidad 3, (b) un macho en la cavidad 5, (c) una hembra en la cavidad 19, (d) un macho en la cavidad 9, (e) un macho en la cavidad 11, (f) una hembra en la cavidad 14, (g) una hembra en la cavidad 1, (h) un macho en la cavidad 15, (i) una hembra en la cavidad 13. Los números de las cavidades se refieren a la Tabla 1.

Las cavidades no se orientaron de manera diferencial en los dos tipos de bosques ( $\chi^2 = 2.81$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.42$ ). Las cavidades dormidero ocurrieron en un estrecho rango de altura de  $10.6 \pm 2.9$  m, en árboles grandes con un DAP de  $49.2 \pm 11.7$  cm y con un diámetro a la altura de la cavidad de  $36.7 \pm 7.8$  cm. Seis de 28 cavidades tenían una planta epífita creciendo desde la entrada. Las dimensiones de los árboles y las cavidades dormidero en bosques sin intervención fueron similares a



las de los bosques bajo tala selectiva (Tabla 1). Si bien el DAP medio de los árboles dormidero fue menor en bosques bajo tala selectiva, y la altura de la entrada de la cavidad fue mayor en este tipo de bosque, las diferencias no fueron significativas (DBH:  $t_{26} = 1.1$ ,  $P = 0.27$ ; altura de la cavidad:  $t_{26} = 0.7$ ,  $P = 0.47$ ). Se encontraron diferencias en las especies de árboles utilizadas como dormidero entre tipos de bosque. En el bosque sin intervención, las cavidades estuvieron mayormente en grapia (n=4), guatambú (n=3) y *Lonchocarpus* spp. (n=4) (Tabla 1). En el bosque explotado hubo tres cavidades en guatambú, y el resto en una variedad de especies (Tabla 1).



**Fig. 2.** Tres ejemplos de cavidades dormidero compartidas entre un adulto y un juvenil de

*Celeus galeatus*. (a) Macho y juvenil pernoctan en la cavidad dormitorio 20 en noviembre del 2017, nueve días después de abandonar el nido. (b) Macho y juvenil macho pernoctando en la cavidad 12 en diciembre del 2017, 12 días después de abandonar el nido. (c) Hembra y juvenil en la cavidad 7, en noviembre de 2014, un día después de volar. Los números de cavidades se refieren a la Tabla 1.

Se observó que los individuos de *C. galeatus* treparon hacia arriba al entrar a la cavidad dormitorio, y al salir descendieron desde arriba de la entrada, por lo que aparentemente pernoctaron aferrándose a la pared de la cavidad por encima de la entrada (Fig. 3). Las 10 cavidades que inspeccionamos con cámaras de video mostraron un amplio espacio irregular por encima de la entrada (espacio que no se observó en las cavidades nido).



**Fig. 3.** Ilustración que muestra la sección transversal de los árboles de dormitorio de: (a la izquierda) un pájaro carpintero típico pernoctando debajo de la entrada de una cavidad excavada, y (a la derecha) *Celeus galeatus* pernoctando por encima de la entrada de la cavidad formada por descomposición natural. Ilustraciones de E. Hernández y M. Lammertink.

#### **Duración en el uso de cavidades dormitorio**

De los 34 períodos de monitoreo de cavidades dormitorio activas, 29 períodos mostraron ocupación por *C. galeatus* durante cada día de observación (100% ocupación, Tabla 2). En el resto de períodos con uso intermitente, las cavidades fueron usadas durante  $58 \pm 25\%$  de los días de observación (Tabla 2). Cuatro de los 5 períodos de uso intermitente ocurrieron en los tres meses luego

de la nidificación. El período de monitoreo más extenso tuvo un rango de duración de 140 días, en una cavidad utilizada por una hembra anillada que ocupó la cavidad durante los 34 días de observación. En contraste, una hembra con radiotransmisor en el bosque bajo tala selectiva utilizó 4 cavidades diferentes espaciadas entre 250-2050 m, en un período de 83 días. De 11 cavidades que monitoreamos durante varios años, cinco cavidades fueron utilizadas en algún momento a lo largo de 2-4 años. Al menos dos cavidades fueron usadas por dos adultos diferentes (Tabla 2).

#### **Uso compartido de las cavidades dormitorio por adulto y volantón/juvenil de *C. galeatus***

Durante la temporada de anidación, la hembra de *C. galeatus* continúa pernoctando en cavidades naturales a  $629 \pm 193$  m de sus nidos (rango = 427 - 941 m, n=9). Como ocurre con otras especies de carpinteros, el macho pernocta dentro del nido, incubando o empollando las crías, invariablemente en cavidades excavadas (n=14). Los nidos exitosos producen 1 (n=2) o 2 (n=6) volantones entre finales octubre y finales de noviembre. En el caso de ser dos volantones, cada adulto lleva a uno de los jóvenes a pernoctar en cavidades naturales independientes. Luego de esto, no se observó que los parentales y las crías vuelvan a reunirse. Durante este período, el par adulto-juvenil (n=8) pernocta en la misma cavidad natural, con ambos individuos perchando en el espacio superior a la entrada. En el caso de las cavidades dormitorio de machos conocidas antes de la nidificación (n=4), los adultos regresaron a dichas cavidades con sus crías. Las crías pernoctaron en las cavidades de los adultos desde la primera noche después de abandonar el nido (n=4). Para 7 pares juveniles-adultos, nuestro monitoreo terminó antes de que se separen. Su asociación duró al menos  $32 \pm 21$  días (rango: 9-64 días). Uno de los pares adulto-juvenil pasó 67 noches consecutivas utilizando 2 cavidades. Posteriormente, solo uno de los individuos continuó utilizando la cavidad, pero la imagen de la cámara trampa no tenía resolución suficiente para distinguir cuál. Una hembra en bosque sin intervención nidificó de manera exitosa durante 4 años consecutivos (2014-2017. Estos datos de biología reproductiva pertenecen a observaciones fuera del objetivo de la tesis y serán analizados detalladamente en una etapa futura al doctorado) y llevó a su cría a la misma cavidad dormitorio durante cada año.

Se monitoreó otra cavidad utilizada por un adulto y su cría en el año siguiente durante la temporada post nidificación, pero esta cavidad no fue reusada. Las cavidades utilizadas por las parejas reproductivas de adultos estuvieron ampliamente espaciadas ( $1071 \pm 427$  m, rango: 236-1473 m, n=8) y distantes del nido ( $749 \pm 353$  m, rango: 452-1482 m, n=10).

**Tabla 1.** Especies y medidas (D = diametro) de los árboles y las cavidades dormidero utilizadas por el carpintero cara canela (*Celeus galeatus*) en diferentes tipos de bosques de la región del Bosque Atlántico de Misiones, Argentina.

N° cavidad	Tipo de bosque	Sitio	Nombre común	Nombre científico	Orientación	DA P (cm)	D altura cavidad (cm)	Altura cavidad (m)	Altura árbol (m)	Largo entrada (cm)	Ancho entrada (cm)
1	Bosque maduro	PP Cruce Caballero	Grapia	<i>Apuleia leiocarpa</i>	225	87	37	12.4	30	38	6
2	Bosque maduro	PP Cruce Caballero	Grapia	<i>Apuleia leiocarpa</i>	338	42	31	7.53	15	25	15
3	Bosque maduro	PP Cruce Caballero	Grapia	<i>Apuleia leiocarpa</i>	10	47.9	35	14	32	6	6
4	Bosque maduro	PP Cruce Caballero	Grapia	<i>Apuleia leiocarpa</i>	165	56.1	59	12.5	30.5	12	6
5	Bosque maduro	PP Cruce Caballero	Guatambú	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	20	39.5	32	11	25	23	15
6	Bosque maduro	PP Cruce Caballero	Guatambú	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	295	36.9	36	7	27	14	8
7	Bosque maduro	PP Cruce Caballero	Guatambú	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	205	44.3	38	12.5	31.5	14	5
8	Bosque maduro	PP Cruce Caballero	Maria preta	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	198	77.0	35	15.3	24	14	6
9	Explotado	Valle de la	Palo de canga	<i>Synplocos uniflora</i>	78	62.1	57	11	41	10	5

Alegría											
10	Explotado	Valle de la Alegría	Guatambú	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	22	42.0	19	15.5	25.5	12	6
11	Explotado	Valle de la Alegría	Guatambú	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	65	39.5	36	8.05	17	30	11
12	Explotado	Lote 13	Guatambú	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	37	36.3	34.7	12.1	26	7.6	26.7
13	Explotado	Lote 13	Laurel	<i>Nectandra lanceolata</i>	258	47.8	31	11.0	22	87	13
14	Explotado	Lote 13	Laurel amarillo	<i>Nectandra lanceolata</i>	242	51.9	44	10.2	17.7	10	11.4
15	Explotado	Lote 13	Canela breyo	<i>Machaerium stipitatum</i>	222	52.2	35	12	33	14	10
16	Explotado	Lote 13	Persiguer	<i>Prunus subcoriacea</i>	321	37.9	35	4.6	12.1	9	5.5
17	Explotado	Lote 13	Rabo duro	<i>Lonchocarpus leucanthus</i>	231	43.0	31	8.9	31	44	6.5
18	Explotado	Lote 13	Rabo blando	<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i>	355	42.4	39	8.9	25.9	11	6
19	Explotado	Lote 13	Camboatá blanco	<i>Matayba elaeagnoides</i>	145	57.6	29	10	29	19	15
20	Explotado	Lote 13	Timbó de campo	<i>Ateleia glazioveana</i>	271	45.2	36	9.5	30.5	46	10
21	Explotado	PP Cruce Caballero	Angico colorado	<i>Parapiptadenia rigida</i>	229	58.7	42.9	12.0	24	6	6
22	Bosque maduro	Papel Misionero	Rabo ita = rabo duro	<i>Lonchocarpus leucanthus</i>	59	48.4	33	9.5	28.5	8	11
23	Bosque maduro	Papel Misionero	Guaica	<i>Ocotea puberula</i>	85	51.0	42	10.1	26	26	9

24	Bosque maduro	Papel Misioner o	Rabo ita = rabo duro	<i>Lonchocarpus leucanthus</i>	125	45. 9	42	11.4	17.4	85	12
25	Bosque maduro	Papel Misioner o	Palo de canga	<i>Synplocos uniflora</i>	220	47	30	6.34	16.3	25	9
26	Bosque maduro	Papel Misioner o	Laurel negro	<i>Nectandra megapotamica</i>	318	46	37	6.1	23	151	21
27	Bosque maduro	Papel Misioner o	Rabo blando	<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i>	17	58	38.3	17.5	29.2	16.2	10
28	Bosque maduro	Papel Misioner o	Camboatá blanco	<i>Matayba elaeagnoides</i>	135	38	33	10.5	26	25	16
				<i>Media bosque sin intervención</i>		51. 0	37.2	10.9	25.4	32.1	10.3
				<i>Media bosque explotado</i>		47. 4	36.1	10.3	25.7	23.5	10.2
				<i>Media total</i>		49. 3	36.7	10.6	25.6	28.1	10.3



**Tabla 2.** Registro de uso de cavidades dormidero por *Celeus galeatus*. Los números de cavidades se refieren a la Tabla 1. Los números en los sexos se refieren a individuos con transmisor. El período total refiere al número total de días que la cavidad fue usada por el individuo. Los días verificados indican el número de días, a lo largo de este periodo, en los que se observó el uso de la cavidad, ya sea por observación directa o por cámara trampa.

Cavidad	Individuo	Fecha más temprana	Fecha más tardía	Período total(días)	Días verificados(n)	Días con ocupación (n)	% de ocupación
1	hembra	3 Dic 2009	4 Dic 2009	2	2	2	100
1	hembra	13 Agos 2010	20 Agos 2010	8	8	8	100
1	hembra	5 Oct 2010	15 Nov 2010	42	10	10	100
1	hembra 1	9 Julio 2013	9 Sep 2013	63	20	20	100
1	hembra	25 Junio 2016	1 Julio 2016	3	3	3	100
2	hembra 1	10 Sep 2013	4 Nov 2013	56	3	3	100
3	macho 2	2 Agos 2014	18 Agos 2014	17	14	14	100
3	hembra	14 Junio 2016	5 Agos 2016	53	8	7	88
4	macho 4	3 Dic 2015	28 Feb 2016	88	88	20	23
5	macho 4	30 Oct 2015	25 Nov 2015	27	8	8	100



---

6	macho 2	18 Sep 2014	23 Sep 2014	6	6	6	10 0
6	macho 2	2 Oct 2014	14 Oct 2014	13	13	13	10 0
6	macho 2	3 Dic 2014	10 Dic 2014	8	4	3	75
7	hembra 2	27 Nov 2014	5 Dic 2014	9	4	4	10 0
7	hembra 2	23 Sep 2015	26 Nov 2015	65	2	2	10 0
7	hembra 2	31 Dic 2016	31 Dic 2016	1	1	1	10 0
7	hembra 2	11 Julio 2017	5 Nov 2017	118	3	3	10 0
8	hembra 2	28 Nov 2017	29 Nov 2017	2	2	1	50
9	macho 3	25 Agos 2015	10 Sep 2015	17	15	15	10 0
9	macho 3	5 Oct 2015	6 Oct 2015	2	2	2	10 0
9	macho	11 Julio 2017	23 Julio 2017	13	13	13	10 0
10	macho 1	18 Agos 2013	1 Oct 2013	61	4	4	10 0
10	macho 1	8 Agos 2104	8 Agos 2014	1	1	1	10 0
11	macho 3	14 Oct 2015	15 Oct 2015	2	2	2	10 0

---

---

12	macho 6	26 Sep 2017	27 Sep 2017	2	2	2	10 0
12	macho 6	24 Nov 2017	24 Dic 2017	31	23	23	10 0
13	hembra 5	18 Oct 2017	1 Nov 2017	15	3	3	10 0

---

14	hembra 4	21 Nov 2018	28 Nov 2017	8	3	3	1 0 0
15	macho 5	25 Agos 2016	9 Sep 2016	16	3	3	1 0 0
16	hembra 5	7 Sep 2017	7 Sep 2017	1	1	1	1 0 0
17	hembra 5	5 Oct 2017	5 Oct 2017	1	1	1	1 0 0
18	hembra 5	29 Nov 2017	29 Nov 2017	1	1	1	1 0 0
19	hembra 3	13 Oct 2016	1 March 2017	140	34	34	1 0 0
20	macho 7	24 Nov 2017	22 Jan 2018	6 0	56	30	5 4
21	sexo desconocido	May 2005	May 2005	1	1	1	1 0 0

Total de eventos de pernocte (n) 267

Promedio de ocupación (media  $\pm$  DE) 94  $\pm$  17.2

### Uso de cavidades dormitorio por otras especies de aves, e insectos

Teniendo en cuenta registros previos y observaciones nuevas, se encontraron 8 especies de aves y al menos 2 especies de insectos sociales ocupando las cavidades dormitorio de *C. galeatus*. La cavidad 1 fue utilizada para nidificar por *Psittacara leucophthalmus* (Cockle 2010), *Xiphocolaptes albicollis* (Lammertink et al. 2012), *Glaucidium brasilianum*, *Dendrocolaptes platyrostris*, y por avispas (Vespidae). La cavidad 3 fue utilizada por un tucán *Ramphastos toco*; la cavidad 8 fue utilizada para nidificar por *P. leucophthalmus*, *Pionus maximiliani* y *X. albicollis*; y para pernoctar por *P. leucophthalmus*; la cavidad 19 fue usada para nidificar por *P. maximiliani*; la cavidad 20 fue usada para pernoctar por *R. dicolorus* y por *Pteroglossus bailloni*; la cavidad 21 fue usada para pernoctar por *D. lineatus* y para nidificar por abejas (Apidae) y por *P. maximiliani* (Cockle 2010). Entre las 4 cavidades dormitorio que fueron monitoreados sistemáticamente en el PP Cruce Caballero durante 4-11 temporadas de nidificación (considerando datos propios, observaciones previas del Director M. Lammertink y K. Cockle Com. Pers.), la ocupación por nidificadores de cavidades fue excepcionalmente alta: 27 ocupantes en 28 cavidades-años, o 33 ocupantes durante 29 cavidades-años cuando se incluyó a *C. galeatus* (vs. un promedio de 520 ocupantes en 929 cavidades-años para otras cavidades ocupadas al menos una vez por algún ave: K. Cockle Com. Pers.) Si bien *C. galeatus* no ingresa a las cavidades que están ocupadas por avispas o abejas, eventualmente puede ingresar a cavidades ocupadas por otras aves. Se observaron interacciones agresivas en 7 de 11 noches donde *C. galeatus* coincidió con otra especie que intentaba pernoctar en la misma cavidad. En 2 de estas ocasiones, *C. galeatus* logró repeler a la otra especie (en ambos casos fue un *X. albicollis*), y logró ocupar la cavidad junto a su cría. En otro caso, dos *P. leucophthalmus* atacaron a una hembra de *C. galeatus* y su cría forzándolos a salir de la cavidad por la noche. Los restantes 8 encuentros se corresponden a una hembra de *C. galeatus* que pernoctó al menos 2 noches con una pareja de *P. leucophthalmus* que nidificaba en dicha cavidad (Cockle 2010); y 6 noches donde pernoctó con una pareja de *X. albicollis* y sus huevos en el 2010 (Lammertink et al. 2012). Luego de 4 noches de encuentro agresivos con *X. albicollis*, el individuo de *C. galeatus* dejó de pernoctar en dicha cavidad.

### Uso de cajas dormitorio

No se detectó ningún uso de las cajas dormitorio por parte de *C. galeatus*. Se vio a *X. albicollis* y

---

*Dendrocolaptes platyrostris* explorando las cajas al atardecer, pero no ingresaron.

## Discusión

### Dimensiones de las cavidades dormitorio de *C. galeatus*

Se encontró que *C. galeatus*, consistentemente, bajo tratamientos forestales diferentes y en dos poblaciones independiente, siempre pernoctó en cavidades naturales formadas por descomposición en árboles maduros, grandes y vivos. *Celeus galeatus* puede excavar cavidades, lo que hace siempre que construye sus nidos, sin embargo, a excepción de los machos durante la nidificación, solo pasan la noche en cavidades naturales. El pernocte en otras especies del género *Celeus* es poco conocido, pero se encontraron 6 observaciones no publicadas, incluyendo de *C. flavescens* pernoctando en solitario en (1) una cavidad excavada en un poste de luz en Misiones (entrando y saliendo por una grieta en lugar de la entrada de la cavidad), (2) en una cavidad nido excavada, también en Misiones, en una rama en descomposición en un laurel vivo (*Ocotea* sp.) seis días después de que los pichones abandonaron el nido, y (3) en una cavidad excavada en Sao Paulo, Brazil (<https://www.wikiaves.com/383738>). Por otra parte, *C. lugubris* en el Parque Nacional Chaco (Chaco, Argentina) fue observado (1) en solitario en una grieta natural en un *Eucalyptus* sp (Bodrati Com. Pers.); (2) también en solitario en una cavidad excavada en *Melia azedarach* (Bodrati Com. Pers.); y (3) una hembra y un juvenil en su cavidad nido, una semana después de que el juvenil abandonó el nido. (di Sallo Com. Pers). Los carpinteros de otros géneros según bibliografía pernoctan exclusivamente o predominantemente en cavidades excavadas o no pernoctan en cavidades (Short 1982, Winkler et al. 1995, Winkler y Christie 2002). En este sentido, *C. galeatus* puede ser la única especie de carpintero que pernocta exclusivamente en cavidades naturales formadas por descomposición, con implicancias potenciales importantes en su conservación.

Si bien el muestreo terminó antes de que los juveniles se separen de sus padres y no es posible establecer con exactitud el período de dependencia posterior a la salida del nido, se pudo registrar al menos un caso donde el adulto y el juvenil compartieron su cavidad dormitorio por hasta 67 días, ampliamente separado del territorio de la pareja (y su otra cría). es excepcional en la familia Picidae. Este cuidado parental implica que las cavidades dormitorio deben ser lo suficientemente grandes

como para que pernoctendos individuos. Aunque la mayoría de los carpinteros pernoctan en solitario, algunas especies como las del género *Campephilus* o *Picumnus* pernoctan en pares o grupos familiares, o en clusters de cavidades cercanas en un árbol como en *Chrysocolaptes lucidus*, *Hemicircus concretus* y *Picoides borealis* (Lamb 1957, Short 1973, Conner et al. 2001, Chazarreta y Ojeda 2011, Lammertink 2011, Bodrati et al. 2015).

Los volantones sufren una mortalidad relativamente alta en la etapa postnidificación (Newton 2013) y las cavidades dormidero compartidas son posiblemente un recurso esencial para que los juveniles de *C. galeatus* superen esta etapa. Es importante destacar que el momento en que los adultos y los jóvenes comparten el dormidero (de finales de octubre a principios de febrero, según los registros de cámara trampa) coincide con el periodo de anidación de los loros *P. leucophthalmus*, con los que parecen competir por las cavidades (Bonaparte y Cockle 2017).

En general, las cavidades dormidero usadas por *C. galeatus* son altamente específicas en tamaño, estructura interior y origen natural, por lo que las cavidades que combinan estas características probablemente son escasas en cualquier ambiente. Al perchar contra la pared sobre la entrada (Fig. 3), *C. galeatus* podría estar evitando la acumulación de agua por lluvia, desechos o parásitos de aves que nidifican en el fondo. *Celeus galeatus* es capaz de compartir la cavidad con otras especies, sin embargo, pueden ocurrir interacciones interespecíficas agresivas, con el correspondiente gasto de energía y riesgo de perder un refugio durante la noche. Las largas distancias recorridas entre los nidos y los dormideros, el uso de las mismas cavidades durante múltiples años (y en ocasiones por individuos sucesivos), la alta ocupación de las cavidades por otros animales, y las interacciones agresivas, constituyen evidencia de que las cavidades apropiadas son un recurso escaso.

**¿Puede la disponibilidad de cavidades ser uno de los factores que explique la asociación de *C. galeatus* a bosques sin intervención?**

La extracción selectiva de madera tiene posiblemente un impacto negativo importante en la disponibilidad de cavidades dormidero para *C. galeatus*. La ocurrencia de cavidades dormidero en árboles grandes refleja tanto el tiempo necesario para que se formen las cavidades por descomposición, como la necesidad de un diámetro lo suficientemente grande a la altura de la cavidad que ofrezca un espacio interior amplio. Desafortunadamente, las políticas forestales actuales de la provincia de Misiones permiten la extracción de árboles con DAP > 55 cm, con la consecuente declinación en sitios con explotación de madera, y la reducción de la oferta total de cavidades (Cockle et al. 2010). Casi con seguridad, la oferta de cavidades dormidero potenciales también se ve afectada negativamente.

La dependencia de *C. galeatus* por cavidades en árboles vivos grandes, lo vuelve una especie más sensitiva a la tala selectiva que otras especies de carpinteros del Bosque Atlántico que pernoctan predominantemente en cavidades excavadas en troncos muertos o directamente sobre ramas. El 88% de los dormideros en sitios con bosque sin intervención estuvieron en árboles de grapia y guatambú, y 2 de 3 dormideros en el bosque con historia de explotación (cesó hace 33 años) estuvieron en guatambú. Porcontraparte, solo 1 de 9 dormideros en el sitio actualmente bajo explotación, lo que coincide con la fuerte presión de extracción sobre esta especie (Ruschel et al 2003, Lima et al. 2013). La aparente preferencia por grapia y gatambú como árbol dormidero se evalúa en el capítulo sobre análisis de disponibilidad de sustratos.

### **Gestión y manejo de sitios dormidero**

Se comprobó que el uso de cajas dormidero en bosques con explotación no es una solución factible para aumentar la disponibilidad de sitios dormidero para *C. galeatus*. Durante 4 años de monitoreo no se observó ningún uso de las cajas por parte de *C. galeatus*. Tampoco existen registros

de uso de cajas nido de un estudio de 4 años sobre aves que nidifican en cavidades, llevado a cabo en el PP Cruce Caballero (Cockle et al. 2010). Pasado los 5 años, el 60% de las cajas quedaron inutilizables (Cockle Com. Pers.). Considerando su período de vida, costo y falta de uso, las cajas dormidero no parecen una solución plausible en la gestión de conservación de *C. galeatus* en bosques degradados. En cambio, se recomiendan medidas para mantener e incrementar la frecuencia de árboles grandes vivos que potencialmente pueden formar cavidades naturales. Estas medidas incluyen la regeneración de sectores de bosque degradados con implantación de especies criadas en viveros, principalmente de grapia y guatambú, evitar la tala en ciertos sectores de los lotes donde se realiza extracción, no talar árboles grandes de dichas especies con presencia de cavidades dormidero potenciales.

El uso de cavidades naturales de *C. galeatus* en árboles vivos y maduros coincide con el patrón general de las aves nidificadoras secundarias (especies que aprovechan cavidades naturales o abandonadas), donde las cavidades en árboles vivos son un recurso importante a largo término, comparado a las cavidades excavadas por carpinteros en árboles o ramas muertas, que se deterioran con mayor rapidez (Cockle et al. 2011, 2012, 2017). Es interesante que al proteger las cavidades dormidero también se protegen sitios de nidificación potenciales para especies nidificadoras secundarias, lo que supone una estrategia de conservación compartida. Considerando la ocupación de cavidades dormidero por otras especies, su protección resultaría en un beneficio para una diversidad de animales que utilizan cavidades para nidificar o pernoctar.



## CAPITULO VI

### AREA DE ACCIÓN

#### Introducción

Un aspecto importante para implementar estrategias de manejo y conservación de especies amenazadas, es conocer el uso del espacio de esa especie en su ambiente, y cuáles son los elementos que determinan dicha distribución. En este sentido, dos términos se han utilizado. El término territorio que se define en su forma más simple como “cualquier área defendida” (Noble 1939). Es decir, la protección del territorio implica comportamientos agresivos. Por otro lado, el término área de acción (home-range en inglés) se define como el área recorrida por un individuo en sus actividades normales de búsqueda de alimento, cortejo y cuidado de las crías (Burt 1943), y en general no está asociado a comportamientos agresivos, aunque pueden ocurrir eventualmente. Otra definición interesante establece que el área de acción es el área más pequeña que contiene todos los recursos requeridos por un individuo (Harestad y Bunnell 1979). Por lo tanto, determinar el área de acción es una herramienta importante para estudiar el vínculo entre una especie y los elementos estructurales que requiere.

Existen múltiples factores que pueden determinar el tamaño del área de acción de una especie. Entre los carpinteros, alguno de los elementos que se considera que influyen en el área de acción son los árboles de gran diámetro y la densidad de árboles muertos en pie (“snags” en inglés) (Virkkala et al. 1993; Pasinelli 2000; Ojeda 2014). La mayor parte de los estudios de seguimiento de carpinteros para determinar su área de acción se han llevado a cabo en áreas templadas de Europa y América del Norte, con algunas excepciones (e.g. Corrêa 2012; Da Silva et al. 2012). El área de acción requerida por las tres especies estudiadas en esta tesis es desconocida. Existen algunos estudios sobre otras especies de cada género. Por ejemplo, para *Campephilus* podemos citar a Ojeda et al. 2014 que estudió el área de acción de *C. magellanicus* en la Patagonia argentina. Para *Celeus*, se ha estudiado el área de acción de *C. obrieni* (Correa 2012) en el cerrado de Brasil. Para *Dryocopus*, hay estudios sobre *D. pileatus* de Norteamérica (Tomasevic y Marzluff 2018) y *D. martius* de Europa (Bocca et al. 2007). A pesar de la información valiosa que puede proporcionar, en ningún estudio se realizó un rastreo de múltiples especies. Dadas las características de las especies foco de este estudio, y el diferente grado de conservación de sus hábitats, un estudio sobre el uso del espacio que realizan es importante para comprender cómo varía el tamaño de área de acción de estas especies en diferentes condiciones de bosque.

---

Al ser *C. galeatus* una especie con dependencia de bosques bien conservados, es esperable que los hábitats de mejor “calidad” (e.g. mayor abundancia de recursos de forrajeo, nidificación, refugio, etc.), puedan albergar individuos con áreas de acción de menor tamaño, ya que, en principio, no necesitarían viajar grandes distancias para cumplir sus requerimientos diarios. Asimismo, dichas áreas también podrían albergar una mayor densidad de individuos que un hábitat degradado, donde los individuos necesitarían áreas de acción de mayor tamaño (Anich et al. 2010; Tingley et al. 2014).

Por otra parte, si *D. lineatus* y *C. robustus* son especies cuyos requerimientos no son específicos de un bosque bien conservado, entonces, la diferencia en el área de acción no debería variar considerablemente entre bosques con diferente grado de conservación. Entender como varían los requerimientos espaciales en diferentes tipos de bosques en especies diferentes puede arrojar luz sobre qué factores conducen a esta diferenciación, y de esta manera sería posible discriminar los elementos claves para cada especie en particular, en especial para aquellas amenazadas.

Se mapeó el área de acción de *C. galeatus*, *D. lineatus* y *C. robustus* en bosques sin intervención y bajo tala selectiva del Bosque Atlántico de Misiones, Argentina. Considerando que en esta tesis se asume que el área de acción más pequeña refleja un hábitat de mejor calidad con mayor disponibilidad de recursos, los objetivos fueron (1) evaluar si la asociación de *C. galeatus* con los bosques sin intervención se refleja en una mayor área de acción en los bosques bajo tala selectiva, comparado a las otras dos especies, (2) determinar si las especies difieren en el rango de solapamiento o separación de las áreas de acción entre machos y hembras de la pareja, para comparar los requerimientos de territorio de individuos vs. parejas entre las diferentes especies.

## Métodos

### Seguimiento con radiotelemetría

Se evaluó el área de acción de cada individuo y de las parejas durante la nidificación, ya que es el período con mayor demanda de alimentos y de búsqueda de sitios para excavar sus cavidades nido. El seguimiento para cada individuo duró entre dos y tres semanas. De esta manera, se espera que el área de acción de los carpinteros refleje la selección de los territorios de mejor calidad. Los puntos de localización se tomaron cada dos horas o con una distancia de 200 m entre puntos, a fin de asegurar una independencia de los datos. Se tomaron un máximo de cinco puntos de localización por

---

día, y las localizaciones del nido y del dormitorio se registraron una sola vez.

En estudios de telemetría con aves, una muestra de 30 puntos de localización generalmente muestra un tamaño de área de acción estabilizado (Kenward 2001), y en estudios de carpinteros se han utilizado entre 25-30 puntos de localización (e.g. Camprodon et al. 2015, Pasinelli et al. 2001, Renken y Wiggers 1989, Rolstad y Rolstad 1995, Tremblay et al. 2020, Wiktander et al. 2001). En esta tesis se utilizó una muestra de 27 puntos de localización para hacer las comparaciones ya que fue el mínimo de puntos logrados para 35 individuos. Para otros cinco individuos con 22-25 puntos de localización durante la temporada reproductiva, se completaron los 27 puntos con localizaciones hechas durante la etapa post-reproductiva. De un total de 45 carpinteros con radiotransmisor, se descartaron para los análisis estadísticos a cinco con 6-18 puntos durante la nidificación, debido a que el número de muestras no fue suficiente. Los cinco individuos se incluyen con sus curvas de acumulación parciales en la Fig. 1. Para testear si los tamaños del área de acción en los diferentes individuos llegaban a una asíntota seguimos el criterio de Gupta et al. (2020), que estima que se llega a la asíntota si el 20% de las localizaciones finales (i.e. localizaciones 22 a 27, para este estudio), suman < 10% del home range calculado con los 27 puntos de localización.

En el inicio de este proyecto se notó que el macho y la hembra de la pareja de *C. galeatus* ocupan territorios marcadamente separados. A fin de mapear correctamente el área de acción de una pareja reproductiva se intentó siempre capturar a ambos miembros de la pareja. Una vez que se capturó el primer individuo, utilizando playback; su pareja se capturó cerca del nido, en el momento en que alimentaba a los pichones. Se capturaron siete parejas utilizando esta técnica. Para otras tres parejas donde solo se capturó a uno de los miembros, se estimó el tamaño del área de acción de la pareja calculando la diferencia promedio entre el tamaño de área de acción de las siete parejas capturadas vs. el tamaño de acción de cada miembro de dichas parejas (Tabla 2). Para *D. lineatus* capturamos una pareja y para *C. robustus* dos parejas. La razón se debe a que -a excepción de la etapa de incubación- los miembros de la pareja suelen encontrarse juntos (especialmente en *C. robustus*) y existe un marcado solapamiento entre ellos. Por razones logísticas, se decidió solo capturar y seguir a un miembro de la pareja. De la misma manera que para *C. galeatus*, a fin de realizar comparaciones interespecíficas, se estimó el tamaño del área de acción de las parejas donde solo un miembro fue capturado, utilizando los datos de las parejas capturadas.

## Análisis

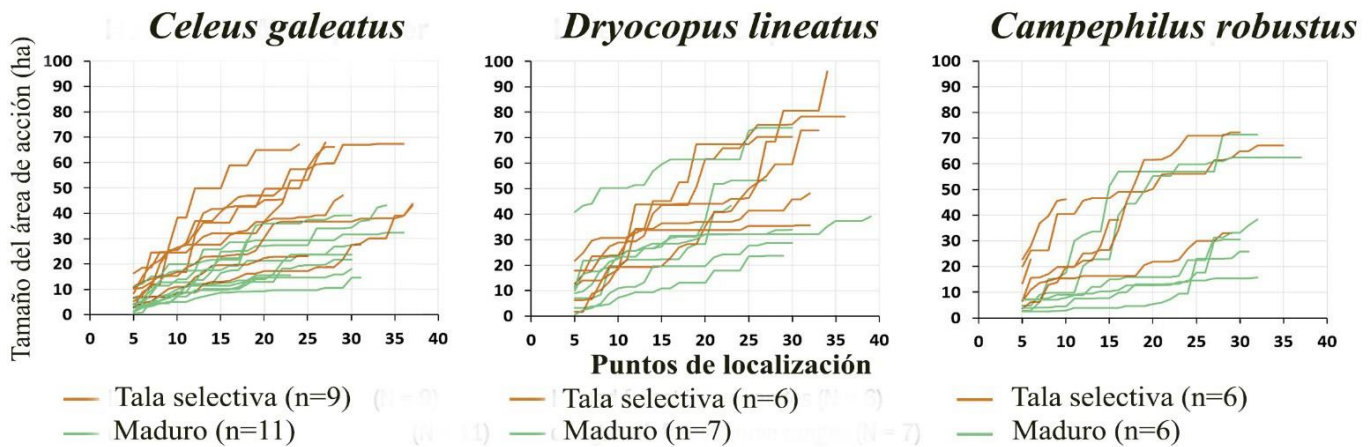
Se calculó el tamaño del área de acción de los carpinteros utilizando el método de polígono convexo mínimo (PCM, 100%), que es uno de los métodos más clásicos para estimar el área de acción (Burt 1943), y es aún es usado ampliamente (e.g. Harris et al. 1990; Pasinelli 2001, Tingley et al. 2014; Tomasevic y Marzluff 2018; Pedroza Guimaraes y Guilherme 2021). EL PCM 100% se construye como el polígono convexo más pequeño posible que une los puntos de localización de un animal, pareja o grupo, y se lo considera una medida fiable para representar el área real total utilizada por los individuos, a diferencia de otros métodos como el de Kernel, que excluye puntos de localización perimetrales. Por otra parte, el tamaño de la muestra de cada carpintero no es tan grande como para permitirse excluir puntos. Otra ventaja del método PCM es que, al ser la técnica más tradicional, permite eventualmente realizar comparaciones directas con muchos otros estudios de telemetría (Harris et al. 1990). Se calculó la media, el desvío estándar, y el rango de tamaños para cada especie de carpintero. Cinco individuos ocuparon territorios tanto en el sitio PP Cruce Caballero como en el adyacente Valle Alegría. En dichos casos, para los análisis se consideró el sitio donde ocupó un área de acción predominante (> 88% del territorio). Para medir el solapamiento entre los miembros de la pareja, se mapeó el área de solapamiento entre los PCM de cada individuo, y se obtuvo un porcentaje de solapamiento. Para contrastar el tamaño del área de acción entre los dos tipos de bosque se hizo un t-test de varianza desigual (test Welch) para cada una de las tres especies de carpinteros. Además, se hizo un test ANOVA de una vía para contrastar el área de acción entre las tres especies de carpinteros para cada tipo de bosque. Los análisis estadísticos se realizaron con el software R 3.5.3 (R Core Team 2019), y se utilizaron los paquetes *adehabitatHR*, *sp* y *scales*. El nivel de significancia utilizado fue de 0.05.

## Resultados

### Área de acción de los carpinteros

La curva de acumulación de los tamaños del área de acción para *D. lineatus* y *C. robustus* no mostró diferencias importantes entre tipos de bosque sin intervención y bajo tala selectiva (Fig. 1). Para *C. galeatus*, por otro lado, las curvas de acumulación formaron dos grupos diferentes, con áreas de acción mayores en el bosque bajo tala selectiva (Fig. 1). El área de acción basado en la muestra de

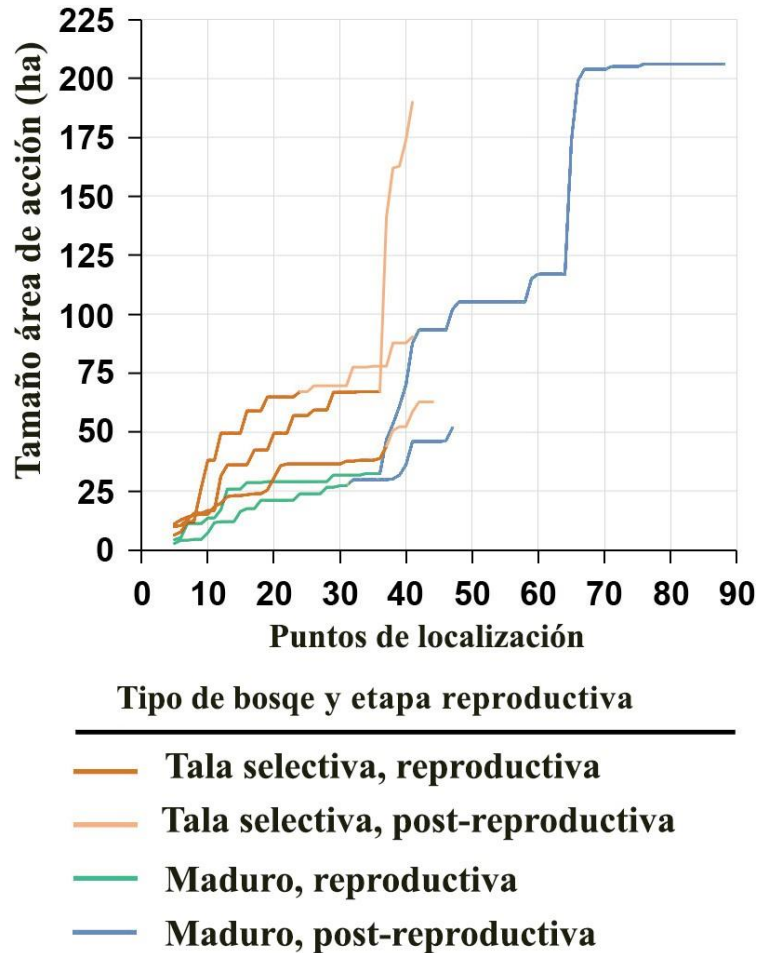
27 puntos no difirió entre los tipos de bosque para *D. lineatus* ( $t_{10.9} = -1.7, p = 0.12$ ) ni para *C. robustus* ( $t_{3.6} = -1.2, p = 0.29$ ). Para *C. galeatus* hubo diferencias significativas entre los tipos de bosque ( $t_{11.8} = -4.3, p = 0.001$ ). La media del tamaño del área de acción en bosques bajo tala selectiva fue más del doble que en bosques sin intervención. Por otra parte, si bien son esperables áreas de acción mayores para individuos de mayor masa corporal, no se encontraron diferencias entre las tres especies en bosques sin intervención (ANOVA,  $F_{2,15} = 0.2, p = 0.80$ ) o bajo tala selectiva (ANOVA,  $F_{2,19} = 3.1, p = 0.06$ ) (Fig.1).



**Fig. 1.** Curva de acumulación (100% PCM) de individuos de tres especies de carpinteros del Bosque Atlántico vs. el número de puntos de localización, durante la etapa reproductiva, en bosques sin intervención y bajo tala selectiva.

Cinco individuos de *C. galeatus* fueron rastreados durante períodos más largos, acumulando entre 41-88 puntos de localización, durante las etapas de reproducción y post-reproducción. Para estos individuos, el área de acción durante la etapa post reproductiva aumentó bastante en comparación a la etapa de nidificación. En bosques bajo tala selectiva un individuo ocupó un área de acción de 190 ha con 41 puntos de localización, y seguía incrementando de tamaño (Fig. 2). En el bosque sin intervención, un individuo ocupó un área de acción de 206 ha con 88 puntos de localización, y otro individuo que fuerastreado en dos años consecutivos ocupó un territorio de 27 ha (31 puntos), que se extendió a 52 ha (47 puntos) en el primer año; y 27 ha (20 puntos) que se extendió a 29 ha (29 puntos)

en el segundo año. El área de acción total en esos dos años fue de 71 ha. Para *C. robustus*, un individuo con un área de acción de 33 ha (29 puntos) aumentó a 83 ha (47 puntos); y otro del cual solo se obtuvieron seis puntos durante la nidificación ocupó 112 ha en la etapa post nidificación (30 puntos). Si bien son pocos individuos con un monitoreo extenso, se ve reflejado que el área de acción en el período reproductivo solo es una porción del área total que ocupa un individuo.

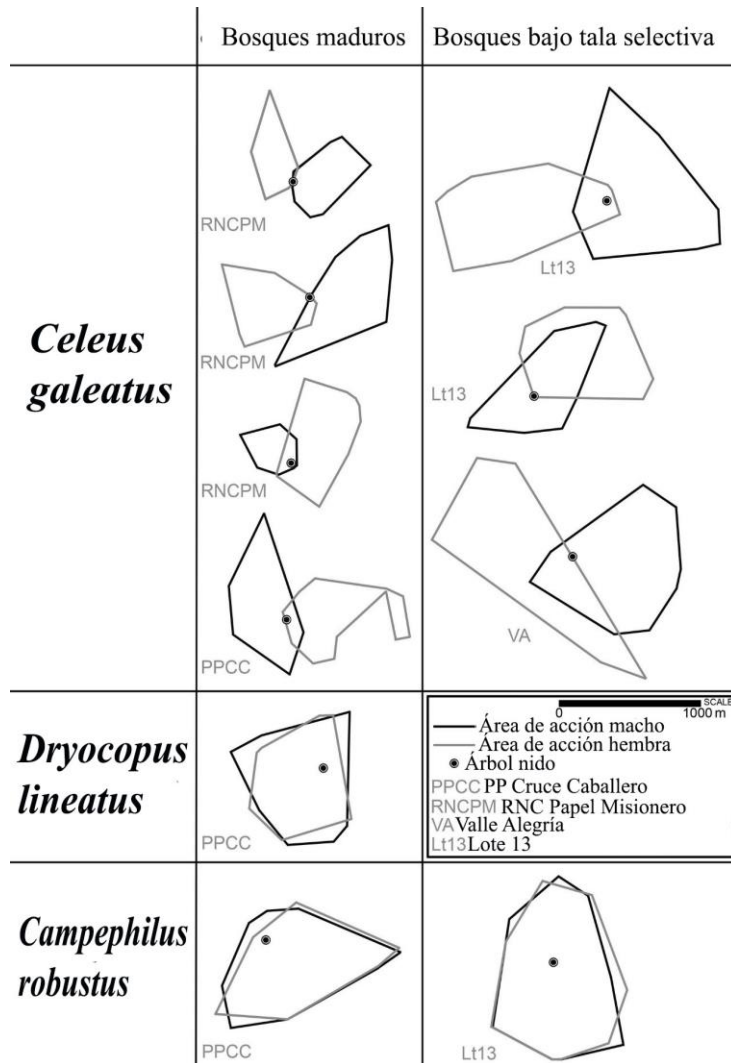


**Fig. 2.** Curva de acumulación (100% PCM) de cinco individuos de *Celeus galeatus* vs. el número de puntos de localización, durante la etapa reproductiva, en bosques sin intervención y bajo tala selectiva.

### Área de acción de las parejas de carpinteros

Cómo se encontró para los individuos, el área de acción de las parejas de *C. galeatus* fue mucho mayor en bosques bajo tala selectiva que en bosques sin intervención ( $n_1 = 6$ ,  $n_2 = 5$ ,  $t_{6.1} = -2.7$ ,  $p = 0.03$ ). Un resultado interesante es el poco solapamiento registrado entre los miembros de la pareja de *C. galeatus*: 8-9% (rango: 0.3-26%,  $n=7$ ) del territorio total de la pareja, en general alrededor del nido (Fig. 3). El porcentaje de solapamiento no se diferenció entre tipos de bosque ( $n_1 = 4$ ,  $n_2 = 3$ ,  $t_{2.1} = -2.1$ ,  $p = 0.16$ ). Este poco solapamiento explica que el territorio de las parejas sea mucho mayor al de cada individuo por separado (Tabla 1 y 2). Así, en bosques sin intervención, el área de acción media de las parejas fue de 60 ha vs. 24 ha de los individuos, y en bosques bajo tala selectiva para las parejas fue de 105 ha vs. 51 ha de los individuos.

Contrariamente, los territorios de las parejas *D. lineatus* y *C. robustus* fueron solo un poco mayores a los de los individuos de por separado. Estas dos especies mostraron un marcado solapamiento entre miembros de la pareja. Para *D. lineatus*, el solapamiento fue del 72% para la única pareja rastreada, y para *C. robustus* fue entre 83-87% en relación al territorio total de dos parejas rastreadas.



**Fig. 3.** Área de acción de las parejas de tres especies carpinteros del Bosque Atlántico. Se muestran las áreas de acción de estimadas con el método PCM basados en una muestra de 27 puntos de localización por individuo durante la temporada reproductiva, excepto para la pareja de *C. robustus* que fue seguida principalmente durante la temporada post-reproductiva. El área de acción de un individuo de *C. galeatus* en PP Cruce Caballero no tiene forma convexa porque se descartó una pradera que era la única área no boscosa ocupada por el individuo.



**Tabla 1.** Tamaño del área de acción de los individuos de tres especies de carpinteros del Bosque Atlántico durante la etapa reproductiva, basado en 27 puntos por individuo.

<i>Celeus galeatus</i>				
Sitio de estudio	Tipo de bosque	N áreas de acción	Media ± DE(ha)	Rango (ha)
PP Cruce Caballero	Sin intervención	3	24±4.6	20–29
RNC Papel Misionero	Sin intervención	6	23±10.6	11–37
Valle Alegría	Tala selectiva	3	64±5.9	57–68
Lote 13	Tala selectiva	6	45±18.1	19–70
Bosques maduros combinados		9	24±8.7	11–37
Tala selectiva combinados		9	51±17.3	19–70
<i>Dryocopus lineatus</i>				
Sitio de estudio	Tipo de bosque	N áreas de acción	Media ± DE(ha)	Rango (ha)
PP Cruce Caballero	Sin intervención	3	42±16.2	24–53
RNC Papel Misionero	Sin intervención	4	42±21.5	29–74
Valle Alegría	Tala selectiva	2	55±28	35–75
Lote 13	Tala selectiva	4	59±13.4	42–70
Bosques maduros combinados		7	42±17.8	29–74
Tala selectiva combinados		6	58±16.4	35–75
<i>Campephilus robustus</i>				
Sitio de estudio	Tipo de bosque	N áreas de acción	Media ± DE(ha)	Rango (ha)
PP Cruce Caballero	Sin intervención	2	59±2.8	57–61
RNC Papel Misionero	Sin intervención	4	25±7.3	15–30

Valle Alegría	Tala selectiva	1	61	61
Lote 13	Tala selectiva	2	50±29	30–71
Bosques maduros combinados		6	36±18.5	15–61
Tala selectiva combinados		3	54±21.4	30–71

**Tabla 2.** Tamaño del área de acción de las parejas de tres especies de carpinteros del Bosque Atlántico durante la etapa reproductiva, basado en 27 puntos por individuo.

*Celex galeatus*

Sitio de estudio	Tipo de bosque	N áreas de acción	Media ± DE(ha)	Rango (ha)
PP Cruce Caballero	Sin intervención	2(1)	62	55–68
RNC Papel Misionero	Sin intervención	3(0)	59	48–78
Valle Alegría	Tala selectiva	2(1)	133	126–140
Lote 13	Tala selectiva	4(2)	91	53–148
Bosques maduros combinados		5(1)	60	48–78
Tala selectiva combinados		6(3)	105	53–148

*Dryocopus lineatus*

Sitio de estudio	Tipo de bosque	N áreas de acción	Media ± DE(ha)	Rango (ha)
PP Cruce Caballero	Sin intervención	2(1)	42	27–57
RNC Papel Misionero	Sin intervención	4(4)	48	33–85
Valle Alegría	Tala selectiva	2(2)	63	41–86
Lote 13	Tala selectiva	4(4)	68	38–81
Bosques maduros combinados		6(5)	46	27–85

Tala selectiva combinados					
		6(6)	66	38–86	
<i>Campephilus robustus</i>					
	Tipo de bosque	N áreas de acción	Media ± DE(ha)	Rango (ha)	
PP Cruce Caballero	Sin intervención	1(0)	65	65	
RNC Papel Misionero Valle Alegría	Sin intervención	4(4)	27±7.9	17–34	
Lote 13	Tala selectiva	1(1)	66	66	
	Tala selectiva	2(2)	54±31.2	32–76	
Bosques maduros combinados		5(4)	34±18.5	17–65	
Tala selectiva combinados		3(3)	58±23.1	32–76	

Si bien a nivel individual *C. galeatus* ocupó áreas de acción de menor tamaño comparado a las especies más grandes (Tabla 1), lo contrario ocurrió a nivel de parejas, donde las parejas de *C. galeatus* ocuparon las áreas de acción de mayor tamaño en ambos tipos de bosque. (Tabla 2). Sin embargo, a nivel estadístico, estas diferencias no fueron significativas (ANOVA,  $F_{2,13} = 2.5$ ,  $p =$

0.12 en bosques sin intervención, ANOVA,  $F_{2,12} = 3.7$ ,  $p = 0.06$  en bosques bajo tala selectiva).

**Tabla 2.** Tamaño del área de acción de las parejas de tres especies de carpinteros del Bosque Atlántico durante la etapa reproductiva, basado en 27 puntos por individuo.

## Discusión

Según el conocimiento ornitológico general, existe la percepción de que *C. galeatus* está más fuertemente asociado a bosques sin intervención que las especies coexistentes *D. lineatus* y *C. robustus* (BirdLife International 2021). Sin embargo, como ocurre con especies esquivas como *C. galeatus*, una posibilidad es que esté siendo submuestreada. Los resultados de esta tesis sugieren que la asociación de *C. galeatus* con los bosques en buen estado de conservación es real. Todos los individuos y parejas rastreados ocuparon territorios más pequeños en bosques sin intervención. Teniendo en cuenta que el período de nidificación es crítico y requiere de un suministro importante de recursos, *C. galeatus* necesitó menos territorio para pasar el período reproductivo. Esto conlleva aparejado que en un bosque en buen estado de conservación puedan coexistir más parejas sin que exista una presión de competencia tan grande por el uso del hábitat, como ocurriría en una misma área de bosque perturbado. Por otro lado, ni *D. lineatus* ni *C. robustus* variaron en el tamaño del área de acción entre tipos de bosques.

### **Magnitud de la diferencia en el área de acción entre tipos de bosques**

Se encontró que el área de acción de *C. galeatus* a nivel de individuo, durante la temporada reproductiva en el bosque bajo tala selectiva, fue 2.2 veces más grande que en el bosque sin intervención, y 1.8 veces más grande para las parejas. El área de acción más pequeña registrada fue de 11 ha en el bosque sin intervención, mientras que el área de mayor tamaño fue de 70 ha en el bosque bajo tala selectiva, lo que supone una diferencia siete veces mayor. Para las parejas, la menor área de acción fue de 48 ha en el bosque sin intervención y la mayor fue de 148 ha en el bosque bajo tala selectiva, significando una diferencia cinco veces mayor. En trabajos previos de telemetría en carpinteros, Engstrom y Sanders (1997) encontraron para los grupos (clanes) de carpintero de cresta roja *Leuconotopicus borealis* una diferencia de dos veces el tamaño del área de acción en bosques en diferentes estados de conservación. Para el carpintero norteamericano *Dryocopus pileatus*, Bull y Holthausen (1993) encontraron una diferencia de cuatro veces el tamaño del área de acción entre los bosques menos a más conservados. Comparado a estos casos, *C. galeatus* exhibe el mayor aumento del tamaño del área de acción en bosques más degradados. En estudios sobre el efecto de la quema de bosques en el tamaño del área de acción de carpinteros, los territorios más pequeños ocurrieron en áreas recientemente quemadas, y la magnitud de la diferencia fue muy grande: para el carpintero ártico *Picooides arcticus* 13 veces más grande en bosques quemados hace 2-5 años con respecto a estudios previos (Tingley et al. 2014), y para el carpintero vellosa *Leuconotopicus villosus*, territorios

19 veces más grandes para bosques quemados hace 7 años vs. 2 años (Covert-Bratland et al. 2006). Sin embargo, las condiciones favorables que ofrecen bosques quemados recientemente son de relativa corta duración (ca. dos años, Bratland et al. 2006, Murphy y Lehnhausen 1998), mientras que las condiciones favorables en un bosque sin intervención son en principio, permanentes.

### Separación del área de acción de las parejas reproductivas

Uno de los resultados más interesantes es el poco solapamiento entre los territorios del macho y la hembra de cada pareja de *C. galeatus*, lo que implica un hecho único entre otros nueve carpinteros para los que existen datos de solapamiento entre parejas (incluyendo los datos de *D. lineatus* y *C. robustus* de esta tesis). El solapamiento reportado en otras especies ronda entre 37-89% (Mellen et al. 1992; Bull y Holthausen 1993; Bonar 2001; Pasinelli et al. 2001; Höntschi 2004; Pechacek 2004; Mori 2005; Tomasevic y Marzluff 2018; Campion et al. 2020). El único resultado ambiguo que se encontró fue para *Picus viridis*, para el cual se registró solapamiento de solo 3% (Alder y Marsden 2010) en Inglaterra. Sin embargo, Rolstad et al. (2000) reportaron que “el área de distribución del macho y la hembra de *P. viridis* se solapaba extensamente” en Noruega, aunque no fue cuantificado. Por lo que el bajo solapamiento puede no ser universal para la especie.

Una explicación al bajo solapamiento de la pareja de *C. galeatus* puede responder a la escasa disponibilidad de un recurso como los árboles dormidero. El macho y la hembra de la pareja utilizan cavidades para pernoctar que están muy distantes entre sí ( $1071 \pm 427$ m). Se encontró que la densidad de especies de árboles utilizados para dormidero es  $17.9 \pm 8.6$  individuos/ha en bosques sin intervención vs.  $10.5 \pm 4.3$  individuos/ha en bosques bajo tala selectiva (ver capítulo Vegetación). Sin embargo, es virtualmente imposible saber cuántos de estos árboles poseen cavidades aptas para utilizarse como dormidero, por lo que la densidad de árboles dormidero debe ser mucho menor. Puede que esta separación entre cavidades dormidero de lugar a la separación en las áreas de acción de las parejas. Otra explicación podría ser la escasez de recursos de forrajeo en bosques bajo tala selectiva. Sin embargo, no se encontró que *C. galeatus* utilice algún sustrato particularmente escaso., Utiliza mayormente sustratos muertos en árboles vivos de mediano diámetro ( $33 \pm 2$ cm DAP) y suele forrajear en rodales bambúes. Se encontró que la densidad de árboles usados por *C. galeatus* para forrajear fue similar en bosques sin intervención y bosques bajo tala selectiva (ver capítulo Vegetación, Tabla 2) y los rodales de bambú, si bien son más extensos en bosques bajo tala selectiva, no difirieron entre las condiciones de bosque (ver capítulo Vegetación, Tabla 2). Otra explicación puede responder al

comportamiento inconspicuo de *Celeus galeatus*. Raramente vocaliza, y a pesar de su notable copete, es difícil detectarla ya que forrajea en el sotobosque denso, e incluso dentro de tacuapizales y tacuarales. Su estilo de vida solitario puede ser otra forma de mantenerse silencioso y no llamar la atención de predadores. Sin embargo, podrían existir otras causas intrínsecas de la especie, como la baja tasa reproductiva (que no se midió en este estudio), que no obedecen a un recurso en particular, o bien podrían estar actuando varias al mismo tiempo.

Mientras que los individuos de *C. galeatus* tienen, en promedio, áreas de acción más pequeñas que los individuos de las otras dos especies, las parejas de *C. galeatus* tienen áreas de acción más grandes que las parejas de las dos especies de mayor tamaño, a consecuencia del poco solapamiento entre los territorios de cada miembro de la pareja. La media del área de acción de los individuos de *C. galeatus* es de menos del doble que la de *D. lineatus* y *C. robustus* (Tabla 2), lo que sugiere que las diferencias en el tamaño del área de acción no son suficientes para explicar la relativa poca abundancia de *C. galeatus* a escala de paisaje. El marcado espaciamiento, y la ocurrencia dispersa de las áreas de acción también contribuyen a la baja densidad de *C. galeatus*, un tema que debe ser tratado en futuros estudios.

#### Comparación con otros estudios de área de acción

Si se buscan estudios con análisis de áreas de acción alternativos al PCM 100% durante la temporada reproductiva, encontramos una sola especie de *Celeus* (además de *C. galeatus*), *C. obrieni*, especie rara y amenazada, especialista de bambúes del Cerrado del nordeste de Brasil (Corrêa 2012). Se reportaron áreas de acción de  $211 \pm 208$  ha, para cinco individuos, analizados con el método Kernel 95% durante la temporada reproductiva y post-reproductiva, con 10-63 puntos de localización. Este resultado es similar al rango de 200 ha reportados para dos individuos de *C. galeatus* seguidos durante la etapa post-reproductiva (Fig. 2). Con respecto al género *Dryocopus*, el tamaño del área de acción de registrados aquí para *D. lineatus* a una latitud de  $26.5^\circ$  S (Tabla 1) es cercano al registrado para *D. pileatus* a  $34.1^\circ$  N por Noel (2011). Por último, para el género *Campephilus*, Ojeda y Chazarreta (2014) mapearon un área de acción de ocho familias de 2-5 individuos de *C. magellanicus*, utilizando el método Kernel 95% en bosques deciduos de la Patagonia de Argentina, con 39-228 puntos de localización durante un periodo post-reproductivo, y reportaron áreas de acción de  $39 \pm 14$  ha. Sus resultados son similares a los  $34 \pm 19$  ha para hallados *C. robustus* (Tabla 2). Cuando se siguieron los individuos de *C. magellanicus* por múltiples años, el área de acción acumulada se extendió a  $63 \pm 12$  ha (Ojeda y Chazarreta 2014). Otros estudios de radiotelemetría y localizaciones con GPS de *C.*

---

*magellanicus* se centraron en la selección de árboles y el uso de hábitat, pero no reportaron los tamaños del área de acción (Vergara et al. 2016, Soto et al. 2017). Tanner (1942: 38), mapeó el área de acción de 7 individuos de *C. principalis* en los bosques de Singer Tract, en Luisiana, sin definir un método exacto, pero definiendo que “en los tiempos recientes, los carpinteros siempre se han movido en estas áreas”, lo que podría asimilarse a un método PCM 100%, reportando un área de acción de  $1010 \pm 395$  ha, un tamaño extremadamente grande comparado a las especies de América del Sur para las que se reportaron estos datos.

### **Conclusión**

Entre las tres especies coexistentes estudiadas, *C. galeatus* ocupa áreas de acción marcadamente más grandes en bosques bajo tala selectiva que en bosques sin intervención, mientras que *D. lineatus* y *C. robustus* no mostraron diferencias en el tamaño del área de acción entre tipos de bosques. Esto sugiere y afirma la asociación de *C. galeatus* con bosques sin intervención. Esto indica que el impacto que puede recibir *C. galeatus* por la pérdida de los bosques de la región del Bosque Atlántico (Rosa et al. 2021) es mayor que el de otros carpinteros, debido a su asociación con bosques sin intervención.

Para evaluar las áreas de acción de estas especies, es necesario colocar transmisores (receptores de radio) de larga duración (e.g. con carga solar), y con sistema de rastreo por GPS, que permita la descarga de datos si necesidad de capturar al animal. Hasta el momento, esa tecnología no existe para aves con la masa corporal de *C. galeatus*, pero puede ser factible en un futuro (Campion et al. 2020).

## CAPITULO VII

### VEGETACIÓN

#### Introducción

El Bosque Atlántico de Brasil, Argentina y Paraguay es considerado uno de los puntos calientes de biodiversidad más importantes (Myers et al. 2000; Laurance, 2009). Es conocido por albergar cientos de especies endémicas y ofrecer servicios ecosistémicos a millones de personas. Sin embargo, la superficie de bosque original se redujo drásticamente, debido principalmente a la extracción de madera, la plantación de especies exóticas, la agricultura y la expansión urbana. De la cobertura original de 1200 millones de km<sup>2</sup>, actualmente queda un 12%, mayormente en fragmentos pequeños y aislados de menos de 1 km<sup>2</sup>. (Olson et al. 2001; Ribeiro et al. 2009). Del Bosque Atlántico original, solo el 8.2% se encuentra bajo algún grado de protección, del cual el 5.2% pertenece a una categoría de uso sostenible (Ribeiro et al. 2009, Vida Silvestre y WWF 2017). Muchas de las áreas que hoy son reservas protegidas han tenido una historia previa de explotación, por lo que las áreas protegidas donde nunca hubo explotación son extremadamente raras.

En Argentina, el Bosque Atlántico se distribuye por el centro y norte de la provincia de Misiones, en el nordeste del país. Afortunadamente, la reducción del Bosque Atlántico en el país fue mucho menos drástica en comparación a los países vecinos, con el resultado de que Misiones contiene uno de los mayores remanentes continuos de Bosque Atlántico (Di Bitetti et al. 2003; Girauo et al. 2003). Esto se debe a que las actividades productivas en el país, como la ganadería y la agricultura se han concentrado en región pampeana y chaqueña (Piquer-Rodríguez et al. 2018). Cerca del 50% de la cobertura original del Bosque Atlántico en Misiones se mantiene mayormente en dos fragmentos continuos de >290000 ha cada uno, sumado a pequeños fragmentos entre cultivos y pueblos pequeños (Cockle et al. 2007), mientras que en Brasil y Paraguay los remanentes constituyen solo el 10% de la cobertura original (Cockle et al. 2007).

Un carácter distintivo del Bosque Atlántico es el alto nivel de endemismos tanto de plantas como animales. Entre las aves, al menos 215 especies endémicas se registraron de acuerdo a la clasificación taxonómica de Birdlife International (Vale et al. 2018). La fragmentación y la pérdida de bosques a nivel regional causó que un tercio de las especies de aves endémicas enfrenten algún



riesgo de amenaza de extinción, más un 19% que se encuentran Cercanos a la amenaza (Vale et al. 2018; IUCN 2021).

Los carpinteros (Picidae) son uno de los grupos de aves más interesantes para estudiar la relación entre conservación y el manejo de bosques. La mayoría de los carpinteros dependen de bosques y son considerados como ingenieros del ecosistema, debido a su rol como excavadores de cavidades, las cuales son aprovechadas por una diversidad de aves, mamíferos e insectos (Martin et al. 2004; Tremblay et al. 2015). Son considerados particularmente vulnerables a la degradación y fragmentación de los bosques, debido a que requieren de estos para nidificar y forrajear (Lammertink, 2014). A su vez, son considerados buenos indicadores de la diversidad general de aves de un bosque (Drever et al. 2008). Aunque diferentes especies pueden tener diferentes requerimientos ecológicos, se ha demostrado que las prácticas de manejo que favorecen la existencia de carpinteros (e.g. aumento de riqueza de especies de árboles, presencia de árboles viejos y árboles muertos) pueden tener un beneficio al aumentar la diversidad general de aves (Drever y Martin, 2010).

Existen 10 especies de carpinteros endémicas del Bosque Atlántico, de las cuales cinco se encuentran en el Bosque Atlántico de Argentina, también conocido como Bosque Atlántico del Alto Paraná o Selva Paranaense. Una especie de particular interés en el Bosque Atlántico es el carpintero cara canela (*Celeus galeatus*). Vulnerable a nivel mundial, esta especie está asociada a bosques extensos en buen estado de conservación. Raramente ocupa remanentes pequeños de bosque secundario e incluso puede ser rara dentro de reservas protegidas. Algunos de los elementos clave que *C. galeatus* utiliza son (1) cavidades formadas por descomposición en árboles viejos, las cuales utilizan durante varios años para pernoctar, y que comparten con la cría durante dos meses del año; (2) árboles de laureles (*Nectandra* spp.) en descomposición, donde excava los nidos para nidificar; (3) ramas muertas en árboles vivos principalmente de laurel, además de otras especies, donde forrajea; y (4) rodales densos de bambúes donde forrajea escondido, tanto en bambúes como en árboles (Lammertink et al. 2019, 2020; Fernández et al. 2020). Sumado a estas características autecológicas, *C. galeatus* coexiste con dos especies de carpinteros similares en apariencia, pero distantes filogenéticamente: el carpintero grande (*Campephilus robustus*), también endémico del Bosque Atlántico; y el carpintero garganta estriada (*Dryocopus lineatus*), ampliamente distribuido en Sudamérica. Estas dos especies nidifican en una amplia variedad de árboles, forrajean en árboles de

mayor diámetro que *C. galeatus*, y en sustratos tanto vivos como muertos (principalmente *C. robustus*). A diferencia de *C. galeatus*, estas dos especies son bastante abundantes, incluso en bosques con extracción de madera, y están presentes en fragmentos de bosques (e.g. 90 ha, Krauczuk y Baldo 2004).

La preservación de los grandes remanentes del Bosque Atlántico, principalmente en las áreas privadas que constituyen la mayor parte de la superficie forestal remanente, y con mayor seguridad en las áreas protegidas, junto con los métodos de regeneración de los bosques secundarios en diferentes etapas de sucesión, a través del trabajo conjunto de las instituciones gubernamentales, las empresas forestales, los agricultores, los pueblos indígenas y las ONG, se han convertido en pilares de gestión fundamentales para conservar el gran número de especies endémicas del Bosque Atlántico. Estos grandes remanentes son esenciales para mantener las especies más sensibles en el largo plazo (Ribeiro et al. 2009; Rodrigues et al. 2009). Desafortunadamente, los bosques sin intervención son relativamente escasos y están en continuo declive (Rosa et al. 2021), por lo que una gestión adecuada de los remanentes que están bajo explotación es un elemento clave para conservar la biodiversidad en este bioma.

Se examinó la selección de hábitat de las tres especies coexistentes *C. galeatus*, *C. robustus* y *D. lineatus*, en bosques sin intervención y bajo extracción selectiva, en el Bosque Atlántico del Alto Paraná, Misiones, Argentina. La existencia de grandes extensiones de bosques manejados con tala selectiva y algunos de los remanentes de bosque primario mejor conservados en la región de estudio, proporcionan un escenario adecuado para estudiar la relación entre el manejo forestal y la ecología de tres especies sintópicas con diferentes grados de asociación a los bosques. Los objetivos específicos de este estudio fueron (1) examinar como varían los componentes estructurales que potencialmente pueden determinar el uso de hábitat de las diferentes especies de carpinteros, entre bosques sin intervención y bajo explotación, tomando en cuenta las características del hábitat identificadas en estudios previos sobre el pernocte, la nidificación y el forrajeo de las tres especies (Lammertink et al. 2019, 2020; Fernández et al. 2020); (2) comparar qué componentes estructurales del hábitat explican la variación en el tamaño del área de acción de los tres carpinteros en ambas condiciones debosque, e (3) identificar los elementos estructurales claves para proponer estrategias de manejo paramantenerlos en los bosques bajo explotación. Teniendo en cuenta los requerimientos ecológicos de los estudios previos sobre las tres especies, nuestras hipótesis son que (1) las áreas de acción más pequeñas de *C. galeatus* estará relacionada a una disponibilidad relativamente alta de

especies de árboles preferidas como dormidero, que a su vez son especies de importancia económica, (2) los volúmenes de madera muerta > 30 cm en troncos y ramas no serán una variable explicativa importante en la variación del tamaño del área de acción de *C. galeatus*, ya que no lo utilizan como sustrato de forrajeo, pero sí lo será para las otras dos especies, (3) el porcentaje de cobertura de bambú será unavariante explicativa importante para territorios pequeños de *C. galeatus*, ya que los utiliza para forrajear y como refugio; y (4) la disponibilidad de árboles con DBH > 30 cm, de especies económicamente importantes, serán mayores en bosques sin intervención comparados a los bosques con talaselectiva.

## **Métodos**

### **Área de acción de los carpinteros**

El área de acción de las tres especies de carpinteros se estimó durante el invierno tardío y la primavera de los años 2013-2019. Los métodos de captura y la metodología de seguimiento de los carpinteros se explican en el capítulo de Métodos.

Los datos sobre la ecología de forrajeo y nidificación de las tres especies, y de la ecología de dormideros de *C. galeatus* se obtuvieron principalmente de individuos rastreados con transmisor, aunque también se obtuvieron observaciones *ad libitum* de individuos sin transmisor (Lammertink et al. 2019, 2020; Fernández et al. 2020). Con estos datos se calcularon los diámetros más usados y las especies de árboles más usadas para forrajear, nidificar y pernoctar, para las tres especies de carpinteros. El objetivo fue correlacionar los tamaños del área de acción con: (1) la densidad total de elementos estructurales en el hábitat, (2) con la densidad de elementos dentro del rango de más usado; y con la (3) densidad de especies de árboles más usadas para cada una de las especies de carpinteros.

### **Medidas del hábitat**

Se midió la disponibilidad de elementos estructurales del hábitat para cada especie de carpintero mediante dos transectas de 500x20m (2 ha en total) que se colocaron de manera aleatoria en el área de acción de cada individuo capturado. Cuando las áreas de acción mapeadas de dos o más individuos se solapaban en alguna proporción, se establecieron las transectas de manera que incluyan a ambos territorios a fin de facilitar la logística. Se recorrieron las transectas y se registró el número de árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) > 30 cm tanto vivos como muertos. Se identificaron los árboles a nivel de especie ayudado por asistentes de campo con décadas de experiencia en la industria de la madera. Se calculó el área basal (AB) por ha utilizando la fórmula  $AB = 0.7854 \times DAP^2$ . Se

calculó el volumen de madera muerta por ha en los árboles muertos en pie > 30 cm DAP y en las ramas muertas > 30 cm de diámetro en su sección media. Para calcular el volumen de madera muerta se determinó el DAP/diámetro utilizando cintas métricas cuando fue posible o estimando visualmente en el caso de ramas en altura, y se estimó visualmente la longitud (m) del tronco o rama muerta. Con estos datos, se cuantificó el volumen (m<sup>3</sup>) de madera muerta (> 30 cm) considerando al tronco/rama como un cilindro, y se utilizó la fórmula  $V = h \cdot r^2 \cdot \pi$ . Dos personas recorrieron cada transecta para localizar los elementos que se querían medir.

Se estimó visualmente la cobertura (m<sup>2</sup>) de bambúes de las especies *Merostachys clausenii* (takuapí) y *Guadua trinii* (takuarabrava o takuarusú) dentro de cada transecta. Para facilitar la estimación se consideraron a los rodales de bambú como cuadrados o rectángulos. Por ejemplo, para un rodal de bambú de 5 m de largo por 20 de ancho la cobertura fue de 100 m<sup>2</sup>. Luego se calculó el porcentaje del área de la transecta cubierta por bambú. Por ejemplo, si se estimaron 500 m<sup>2</sup> de bambú, se hizo el cálculo  $(500/10000) \cdot 100 = 5\%$  de cobertura.

Adicionalmente, en las secciones 100-150 y 350-400 m de cada transecta, se localizaron los árboles pequeños de 1-29 cm DAP, para calcular el área basal de los árboles < 30 cm DAP y el volumen de madera muerta < 30 cm de DAP con las mismas fórmulas mencionadas anteriormente. En el caso que los árboles pequeños tenían altura suficiente se midió el DAP, y en los casos de árboles más pequeños se midió el diámetro del tronco en su sección media. Las medidas de DAP y diámetro se calcularon primero midiendo la circunferencia con cintas métricas de 3m y utilizando la fórmula  $d = C / \pi$ .

Luego de medir las variables en el campo, se calculó un promedio de cada variable para cada uno de los sitios de muestreo, y para cada condición de bosque. Además, se calculó un promedio de cada variable para cada una de las especies de carpintero. Además de las variables generales que potencialmente pueden definir el área de acción de un carpintero (e.g. densidad de árboles muertos), se calcularon variables particulares para cada especie de carpintero considerando el conocimiento generado en la tesis en cuanto los elementos que seleccionaba en mayor proporción.

Una variable particular que tiene una potencial importancia general en la biología de *C. galeatus* (forrajeo y nidificación) son los laureles de los géneros *Nectandra* y *Ocotea*. Entre los laureles se incluyó a los árboles de la familia Lauraceae *Nectandra lanceolata*, *N. megapotamica*, *Ocotea puberula* y *O. diospyrifolia*. Como las especies más usadas de *C. galeatus* para pernoctar se incluyó al guatambú (*Balfourodendron riedelianum*), rabo (*Lonchocarpus* spp.) y grapia (*Apuleia*

*leiocarpa*) (Lammertink et al. 2019). Entre los árboles preferidos de *C. galeatus* para forrajear se incluyó a *Nectandra* spp., persiguero (*Prunus subcoriacea*) e incienso (*Myricarpus frondosus*); para *D. lineatus* se incluyó a la cancharana, *Nectandra* spp., persiguero y timbó (*Enterolobium contortisiliquum*); para el *C. robustus* se incluyó al pino Paraná (*Araucaria angustifolia*), guatambú, *Nectandra* spp. y persiguero (Fernández et al. 2020).

Entre los árboles seleccionados por *C. galeatus* para nidificar, se incluyó a *Nectandra* spp; Para *D. lineatus* se incluyó al laurel negro (*Nectandra megapotamica*), grapia, mora blanca (*Alchornea triplinervia*) y cedro; y para *C. robustus* se incluyó al laurel amarillo (*Nectandra lanceolata*), grapia, pino Paraná y laurel ayuí (*Ocotea diospyrifolia*) (Lammertink et al. 2020). Se dividieron los diámetros de los árboles utilizados para forrajear y nidificar en rangos de 20 cm de intervalo, y se seleccionaron los rangos más utilizados para cada carpintero, considerando como la clase de diámetro más usada y las especies de árboles más usadas, a aquellas que concentran el 50% de las observaciones. Todas las variables tomadas en terreno se describen en la Tabla 1 y las variables procesadas para el análisis se muestran en la Tabla 2.

### Análisis de datos

Previo a cualquier análisis se exploró la distribución de las variables, y se chequeó la normalidad utilizando el test de Shapiro-Wilk. Para seleccionar las variables de la vegetación que podían relacionarse con el tamaño del área de acción, primero se descartaron aquellas con una alta correlación entre sí. La fuerza, dirección y relación de las variables del hábitat se analizaron utilizando correlaciones de Pearson ( $r$ ). Para aquellas variables con una correlación  $>0.7$ , solo se mantuvo la de mayor correlación y significancia (menor  $p$ -valor) con respecto al área de acción. Luego del filtro de variables se realizaron modelos de regresión lineal (Sokal y Rolf, 1995), donde la variable respuesta (dependiente) fue el área de acción de cada individuo calculado por el método PCM, y las variables explicativas (independientes) fueron las diferentes características estructurales del bosque (Tabla 2). Se compararon las características del hábitat entre bosques sin intervención y bajotala selectiva utilizando el test  $t$  (dos colas) con varianza desconocida (test de Welch). Para la comparación entre sitios de estudio se utilizó el test de Kruskal-Wallis. Los análisis se realizaron con el software R, versión 3.3.3 (R Core Team 2017). Se comprobaron supuestos de regresión lineal mediante gráficos de residuos. Se utilizó un nivel de significancia de 0.05 para todos los test. Los datos reportados corresponden a la media  $\pm$  DE (desviación estándar).

**Tabla 1.** Descripción de las variables crudas tomadas en terreno, que luego se procesaron para hacer los análisis.

Medidas tomadas en campo

DAP de especies árboles > 30 cm a lo largo de toda la transecta

DAP de especies árboles < 30 cm en tramos de 100x20 de cada transecta

Id de cada especie > 30 cm DAP

Número de especies de árboles muertos > 30 cm

m2 de rodal de bambú

Metros de madera muerta clasificados de troncos o ramas > 30 cm circunferencia en toda la transecta

Metros de madera muerta clasificados de troncos o ramas < 30 cm circunferencia en tramos de 50x20 de cada transecta

Observaciones del tipo de bosque en cada transecta

## Resultados

Se establecieron un total de 67 transectas de 500x20 m correspondientes a los territorios de 18 individuos de *C. galeatus*, 13 de *D. lineatus* y 9 de *C. robustus*. Se identificaron 4253 individuos de 76 especies de árboles con un DAP > 30 cm. Se identificaron 63 especies con DAP > 30 cm en la RNC Papel Misionero, 62 en Lote 13, 52 en VA. Alegría y 44 en el PP Cruce Caballero.

La densidad de árboles dormidero de *C. galeatus* difirió significativamente entre tipos de bosque ( $t_{33} = -3.54$ ,  $p = 0.001$ ). También difirió entre sitios de estudio, siendo mayor en la RNC Papel Misionero, seguido por el PP Cruce Caballero, Lote 13 y VA Alegría (Tabla 2).

El área basal  $ha^{-1}$  de los árboles de DAP > 30 cm no difirió entre tipos de bosques ( $t_{38} = -0.49$ ,  $p = 0.6$ ), ni entre los sitios de estudio ( $\chi^2 = 5.2$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.15$ ). Con respecto al área basal  $ha^{-1}$  de los árboles de DAP < 30 cm, no se encontró diferencias entre tipos de bosque ( $t_{38} = 0.19$ ,  $p = 0.8$ ), pero si entre sitios de estudio ( $\chi^2 = 9.1$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.02$ ) (Tabla 3).

La densidad de árboles de laurel no varió entre tipos de bosques ( $t_{33} = -1.6$ ,  $p = 0.11$ ), pero sí entre sitios de estudio ( $\chi^2 = 27.3$ ,  $df = 3$ ,  $P < 0.001$ ), siendo mayor en la RNC Papel Misionero, seguido de Lote 13 (Tabla 3). La densidad de los árboles de forrajeo no difirió entre tipos de bosque para ninguno de las tres especies de carpinteros (*C. galeatus*:  $t_{16} = -0.8$ ,  $p = 0.41$ ; *D. lineatus*:  $t_{11} = 2.11$ ,  $p = 0.06$ ; *C. robustus*:  $t_7 = 0.7$ ,  $p = 0.47$ ). Para *C. galeatus*, hubo mayor densidad de árboles de forrajeo en la RNC Papel Misionero y en Lote 13 ( $\chi^2 = 12.6$ ,  $df = 3$ ,  $P < 0.005$ ).

**Tabla 2.** Descripción de la media  $\pm$  DE de las variables del hábitat por hectárea en bosques sin intervención y bajo tala selectiva del Bosque Atlántico, basados en 18 áreas de acción de *C. galeatus*, 13 de *D. lineatus* y 9 de *C. robustus*. Se reporta la densidad total y la densidad dentro de los rangos preferidos (RP) para cada especie de carpintero que potencialmente pueden ser utilizados para forrajear, nidificar o pernoctar, y que incluye a las especies de árboles y diámetros de árboles utilizados en  $> 50\%$  de las observaciones para cada categoría de uso.

Variables	Descripción	Sin intervención		Tala selectiva	
		$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE
Área basal $> 30$	Área basal árboles vivos ( $m^2ha^{-1}$ ) de árboles $> 30$ cm DAP	14.9	8.4	9.9	4.7
Área basal $< 30$ cm	Área basal árboles vivos ( $m^2ha^{-1}$ ) de árboles $< 30$ cm DAP	45.9	64.3	49.7	56.6
Árboles forrajeo RP <i>C. galeatus</i>	Densidad de árboles más usados para forrajear ( $ha^{-1}$ ) $> 30$ cm DAP	29.9	14.5	24.7	11.6
Árboles forrajeo RP <i>D. lineatus</i>		16	5.3	25.8	10.9
Árboles forrajeo RP <i>C. robustus</i>		21.8	9.3	27.3	12.6
Árboles vivos RP <i>C. galeatus</i>	Densidad árboles vivos ( $ha^{-1}$ ) $> 30$ cm DAP	94.1	39.9	77.6	26.3
Árboles vivos RP <i>D. lineatus</i>		55.9	33.4	69.5	17.5
Árboles vivos RP <i>C. robustus</i>		84.8	21.2	78.3	7.5

robustus					
Árboles vivos Total		163.	47.1	147.	21.9
		6		2	
Vol. madera muerta > 30 cm	Volumen (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> ) de madera muerta de árboles > 30 cm DAP	39.3	29.3	45.8	36.6
Vol. madera muerta <30 cm	Volumen (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> ) de madera muerta de árboles < 30 cm DAP	1.3	0.9	4.9	14.1
Cobertura de bambú (%)	Porcentaje de rodales de bambú	51.1	28.6	63.9	42.5
Árboles muertos RP C. galeatus	Densidad de árboles muertos (ha <sup>-1</sup> ) > 30 cm DAP	7	3.1	5.2	1.7
Árboles muertos RP D. lineatus		3.6	3.3	5.5	2.8
Árboles muertos RP C. robustus		5.3	3.1	2.7	0.6
Árboles muertos Total		11.2	5.1	9.2	2.9
Árboles nido RP C. galeatus	Densidad de árboles más usados para nidificar (ha-1)	37.8	16.1	40	15.2
Árboles nido RP D. lineatus		34	10.5	35.8	19.5
Árboles nido RP C. robustus		44.3	7.7	28.3	19.7
Árboles dormidero RP C. galeatus	Densidad de árboles potenciales dormideros (ha-1)	17.9	8.6	10.5	4.3

La densidad media de los árboles vivos > 30 cm de diámetro no difirió entre los tipos de bosque ( $t_{31} = -1.4$ ,  $p = 0.17$ ), pero sí entre los sitios de estudio ( $\chi^2 = 21.7$ ,  $df = 3$ ,  $P < 0.001$ ): la RNC Papel Misionero albergó la mayor densidad de árboles, seguido por Lote 13. Por otro lado, el PP Cruce Caballero y el VA Alegría albergaron una densidad de árboles similar.

El volumen de madera muerta contenida en árboles > 30 cm de diámetro fue mayor en



bosques bajo tala selectiva (Tabla 2), pero la diferencia no fue estadísticamente significativa ( $t_{38} = 0.6$ ,  $p = 0.5$ ). Tampoco hubo diferencias entre sitios de estudio ( $\chi^2 = 3.2$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.3$ ).

En cuanto al volumen de madera muerta contenida en árboles < 30 cm de diámetro, no hubo diferencias entre tipos de bosque ( $t_{17} = 1.06$ ,  $p = 0.3$ ) ni entre sitios de estudio ( $\chi^2 = 6.9$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.07$ ).

El porcentaje de cobertura de bambú fue casi 15% mayor en los bosques bajo tala selectiva, aunque la diferencia no fue estadísticamente significativa ( $t_{38} = 1.14$ ,  $p = 0.3$ ). Comparando entre los sitios de estudio adyacentes, Lote 13, bajo tala selectiva, presentó mayor cobertura de bambú que la RNC Papel Misionero (73.3% vs. 58.4%), mientras que el VA Alto Paraná y el PP Cruce Caballero presentaron una cobertura similar (46.9% vs. 45%). Tampoco se encontraron diferencias significativas ( $\chi^2 = 3.8$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.3$ ).

**Tabla 3.** Media  $\pm$  desvío estándar de las variables del hábitat por hectárea en cuatro sitios de estudio del Bosque Atlántico: bosque sin intervención de la Reserva Natural Cultural Papel Misionero (RNCPM), el adyacente Lote 13 con tala selectiva activa; el bosque sin intervención del Parque Provincial Cruce Caballero (PPCC) y el adyacente Valle del Arroyo Alegría (V Alegría) con 33 años de historia de tala selectiva. Se reportan la densidad total y la densidad dentro del rango preferido (RP). Las descripciones de las variables se detallan en la Tabla 1 y 2.

Variables	RNCPM		Lote 13		PPCC		V Alegría	
	sin intervención		tala selectiva		sin intervención		tala selectiva	
	$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE
Área basal > 30 cm (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	16.9	7.9	10.5	4.4	9.4	7.4	8.4	5.5
Área basal < 30 cm (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	20.2	23.3	36.5	49.1	90.8	88.1	76.1	65.8
Árboles forrajeo RP <i>C. galeatus</i>	38.7	7.7	29.8	10.8	12.3	2.3	14.3	2.1
Árboles forrajeo RP <i>D. lineatus</i>	19	4.6	30.8	9.3	12	3.5	16	7.1

Capítulo VII. Vegetación

Árboles forrajeo RP <i>C. robustus</i>	25.3	9.9	34	7.1	7.5	2.1	7	2.8
Árboles vivos RP <i>C. galeatus</i>	119	17.9	79.3	11.5	44.3	1.5	74	48.5
Árboles vivos RP <i>D. lineatus</i>	81.7	12.1	79.5	9.9	21.3	1.2	49.5	4.9
Árboles vivos RP <i>C. robustus</i>	94.7	18.9	82	5.7	32.5	0.6	30	1.41
Árboles vivos Total	186.9	33.1	159.1	15	122.9	40.3	125	14.5
Vol. madera muerta > 30 cm (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )	22.4	15	36.4	25.2	68.9	24	64.6	50.1
Vol. madera muerta <30 cm (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )	1	0.6	6.2	17.3	1.9	1	2.2	0.9
Cobertura de bambú (%)	46.9	27.2	73.3	46.1	58.4	31.5	45.1	28.6
Árboles muertos RP <i>C. galeatus</i>	7.3	3.8	4.5	1.6	6.3	1.5	6.7	0.6
Árboles muertos RP <i>D. lineatus</i>	6	1.6	6	3.3	0.33	0.6	4.5	2.1
Árboles muertos RP <i>C. robustus</i>	7	2.2	2.5	0.7	2	0	3.5	2.1
Árboles muertos Total	12.7	5.3	8.9	2.8	8.5	3.5	9.7	3.4

Árboles nido RP <i>C. galeatus</i>	47.5	7.8	49.5	6.3	18.3	6	21	3.6
Árboles nido RP <i>D. lineatus</i>	34.5	8.35	33	16.2	33.3	15	41.5	31.8
Árboles nido RP <i>C. robustus</i>	49	3.46	39.5	4.95	35	0	14	14
Árboles dormidero RP <i>C. galeatus</i>	22.4	6.6	10.9	2.8	10.1	5.6	9.7	6.6

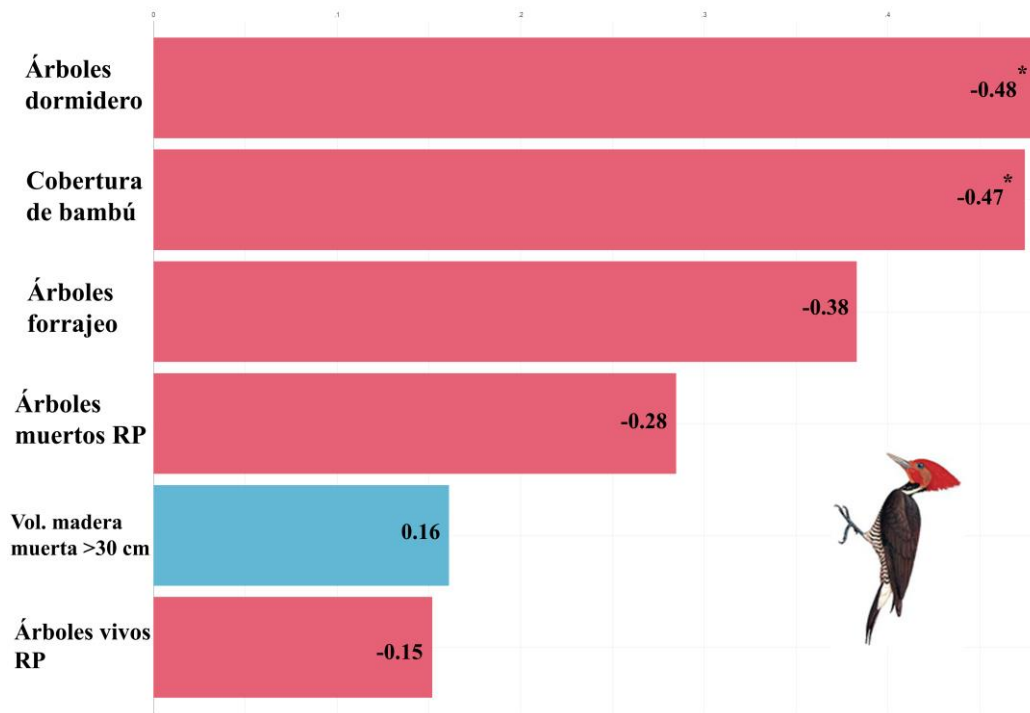
La densidad de árboles muertos en pie por ha fue mayor en los bosques sin intervención (Tabla 2), aunque no hubo diferencias significativas ( $t_{36} = -1.5$ ,  $p = 0.1$ ); pero sí hubo diferencias entre sitios de estudio ( $\chi^2 = 8.02$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.04$ ): la RNC Papel Misionero albergó el mayor número de árboles muertos en pie, seguido por el VA Alegría, Lote 13 y el PP Cruce Caballero (Tabla 3).

La densidad de árboles nido de DAP preferido no difirió entre tipos de bosque para ninguna de las tres especies (*C. galeatus*:  $t_{16} = 0.3$ ,  $p = 0.7$ ; *D. lineatus*:  $t_{11} = 0.22$ ,  $p = 0.8$ ; *C. robustus*:  $t_7 = -1.83$ ,  $p = 0.1$ ). Sin embargo, para *C. galeatus*, hubo diferencias entre sitios de estudio, con una mayor densidad en Lote 13 y la RNC Papel Misionero ( $\chi^2 = 11.6$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.008$ )

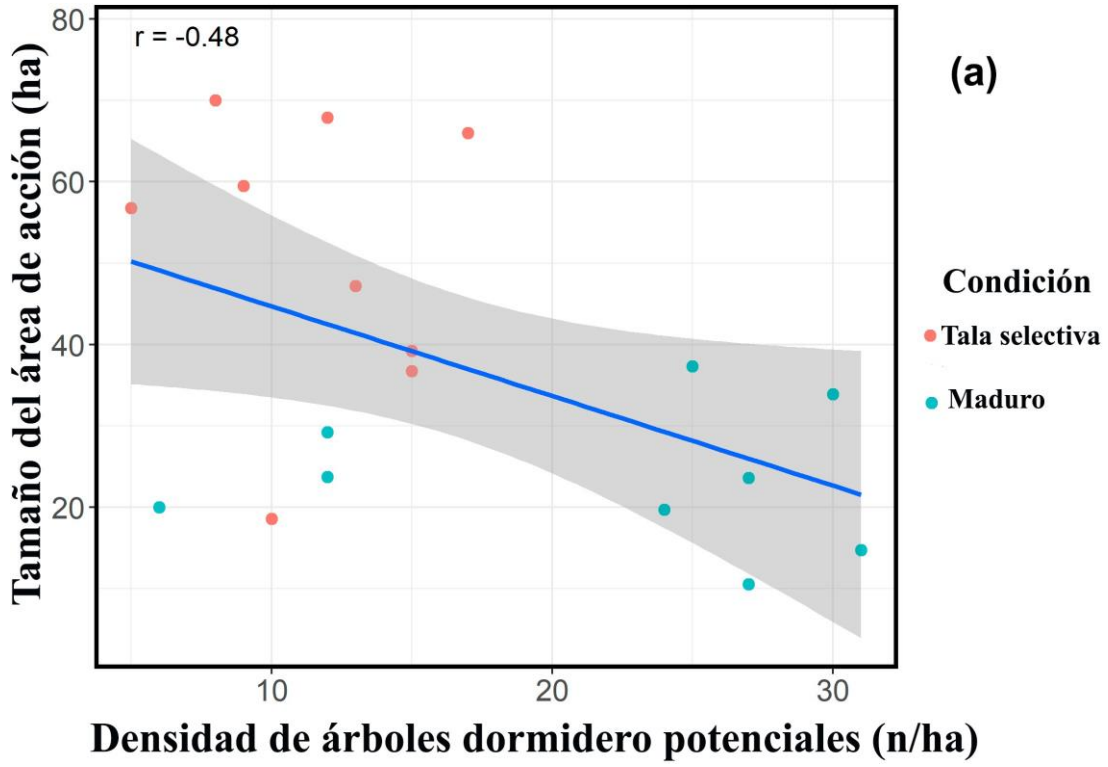
### **Relaciones entre el área de acción y las variables de hábitat**

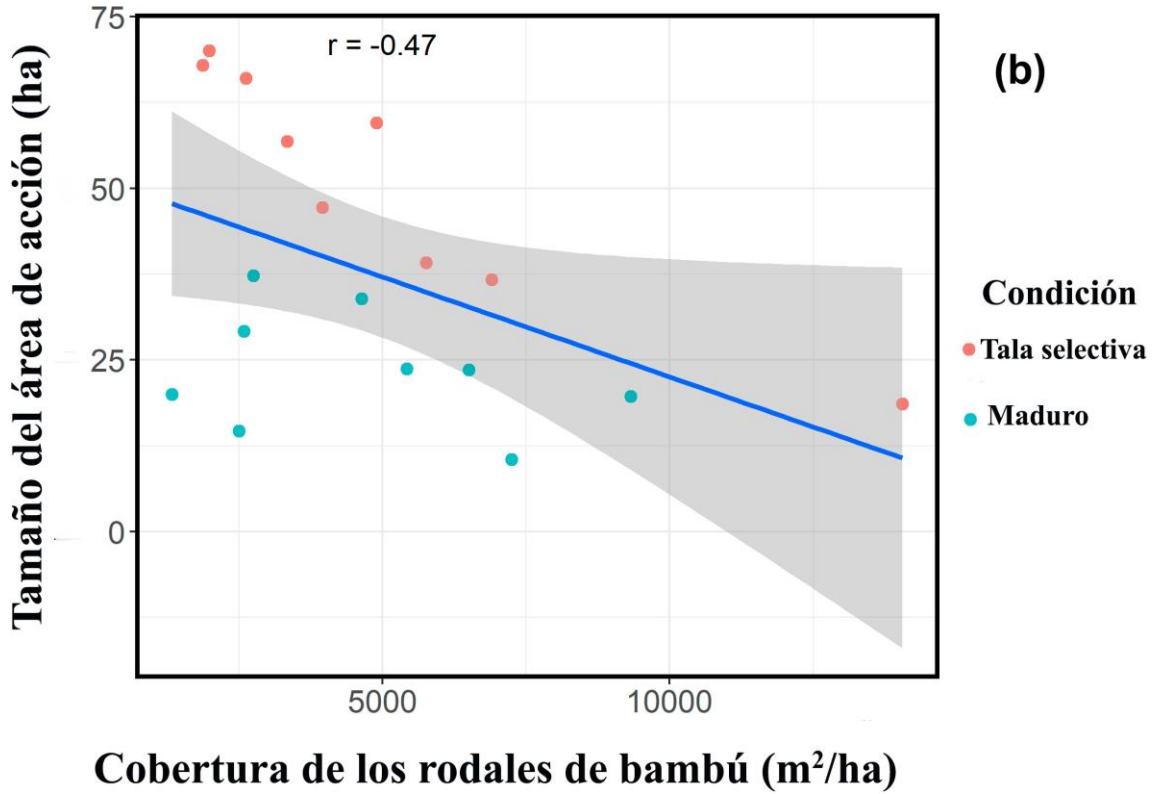
Las variables de vegetación filtradas para *C. galeatus* luego descartar aquellas con alta correlación, y su relación con el área de acción se muestran en la Figura 1. Para *C. galeatus*, se encontró una relación negativa significativa entre el área de acción y la densidad de árboles dormidero de rango preferido ( $r = -0.48$ ; Estimate = -1.10, SE: 0.5,  $p = 0.04$ ) (Fig. 2a); y la cobertura de bambú ( $r = -0.47$ ; Estimate: -0.03, SE: 0.01,  $p = 0.04$ ) (Fig. 2b). El resto de las variables no presentó relaciones significativas con el tamaño del área de acción.

Por otra parte, las variables de vegetación filtradas para *C. robustus* luego del análisis de correlación, y su relación con el área de acción se muestran en la Figura 3. El área de acción de *C. robustus* mostró una fuerte relación negativa con la densidad de árboles muertos de rango preferido ( $r = -0.82$ ), que incluye tanto a los árboles de forrajeo y nidificación (Estimate (beta): -5.9, SE: 1.56,  $p = 0.007$ ) (Fig. 4). Finalmente, las variables de vegetación filtradas para *D. lineatus* luego del análisis de correlación, y su relación con el área de acción se muestran en la Figura 5. No se encontraron relaciones estadísticamente significativas entre el tamaño del área de acción de *D. lineatus* y las variables de nidificación y forrajeo consideradas en los análisis. El resto de las variables no presentó relaciones significativas con el tamaño del área de acción.

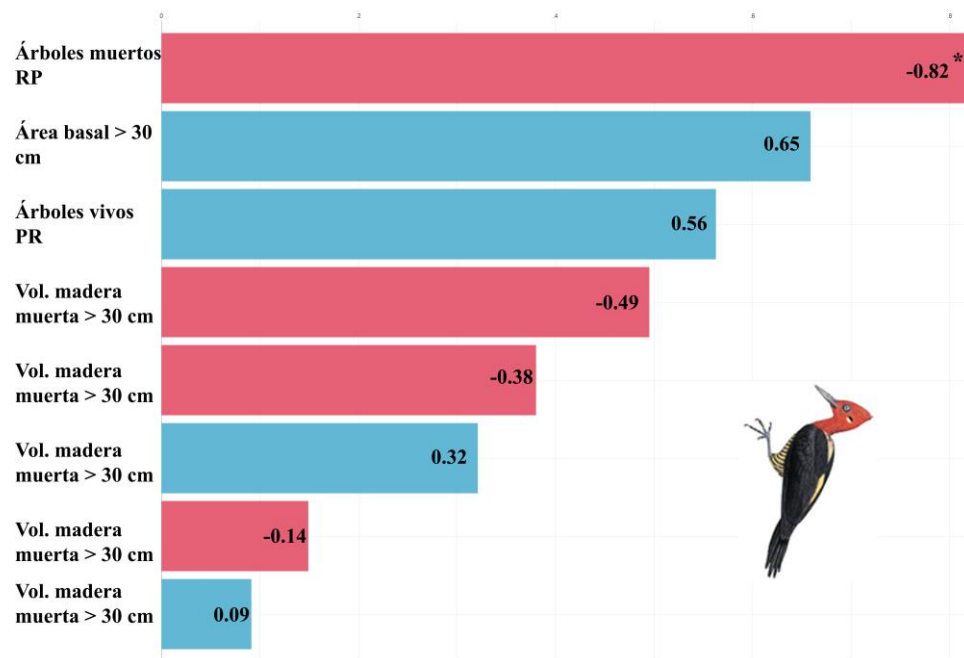


**Fig. 1.** Correlaciones entre las variables de vegetación filtradas y el tamaño del área de acción de *C. galeatus*. Las correlaciones positivas se muestran en azul y las negativas en rojo. Las relaciones significativas ( $p < 0.05$ ) se marcan con un asterisco.



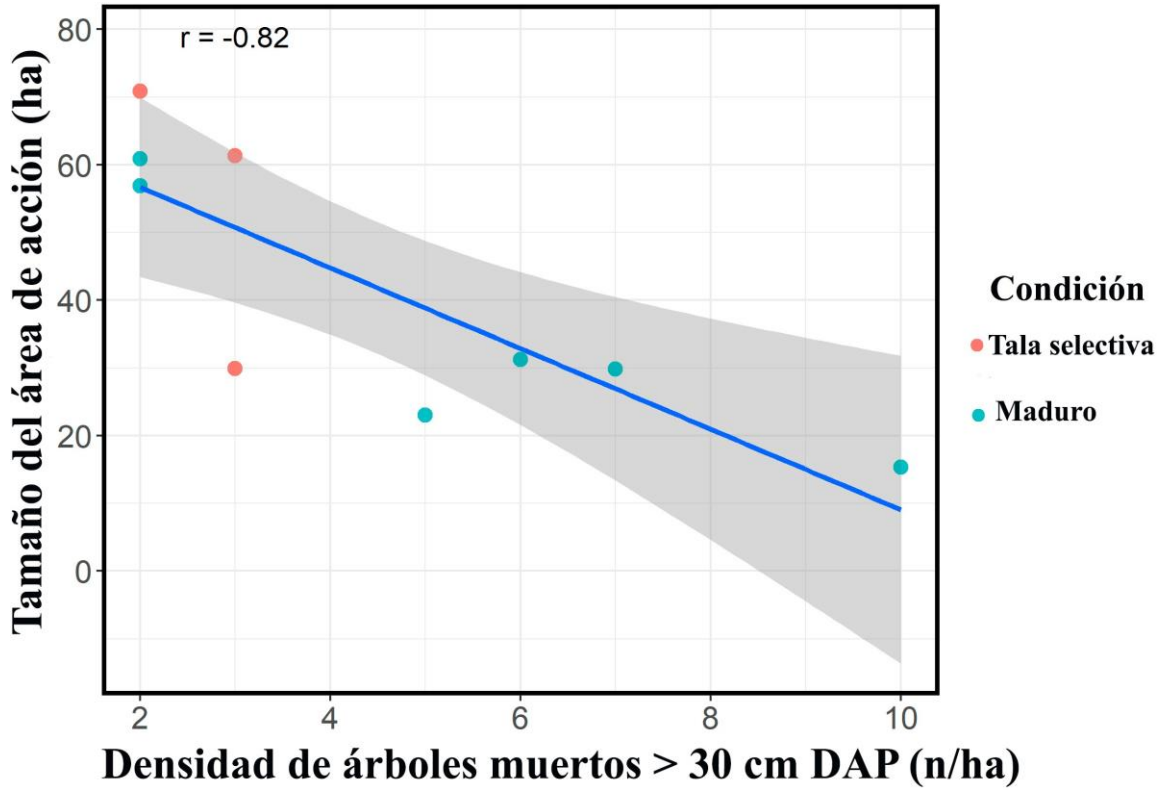


**Fig. 2.** Relación entre la (a) densidad de árboles dormidero potenciales, y (b) la cobertura de bambú con el tamaño el área de acción de *Celeus galeatus*. Se muestran los datos colectados en bosques sin intervención y bajo tala selectiva y el coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ).

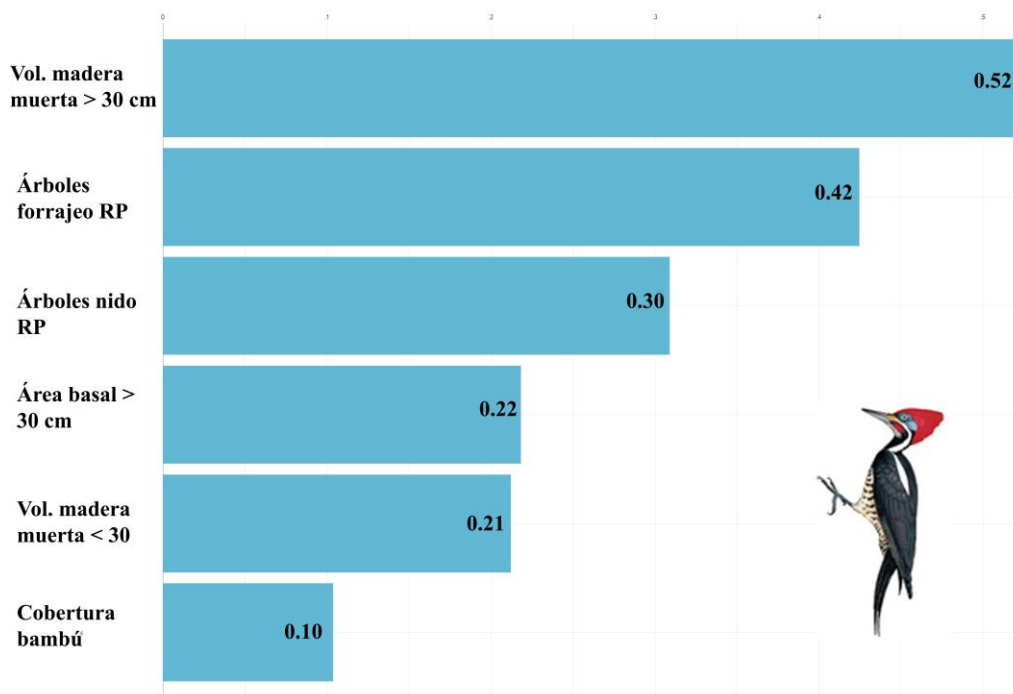


**Fig. 3.** Correlaciones entre las variables de vegetación filtradas y el tamaño del área de acción de *C. robustus*. Las correlaciones positivas se muestran en azul y las negativas en rojo. Las relaciones significativas ( $p < 0.05$ ) se marcan con un asterisco.





**Fig. 4.** Relación entre la (a) densidad de árboles muertos de rango preferido para forrajear y nidificar, con el tamaño el área de acción de *Campephilus robustus*. Se muestran los datos colectados en bosques sin intervención y bajo tala selectiva y el coeficiente de correlación de Pearson (r).



**Fig. 4.** Correlaciones entre las variables de vegetación filtradas y el tamaño del área de acción de *D. lineatus*. Las correlaciones positivas se muestran en azul y las negativas en rojo. Las relaciones significativas ( $p < 0.05$ ) se marcan con un asterisco.

### Discusión

La variación en el área de acción de las tres especies de carpinteros durante la etapa reproductiva respondió a diferentes características del hábitat. Esto sugiere que a pesar de ser especies sintópicas y a la similitud en apariencia y tamaño, las tres especies tienen diferentes requerimientos. Las variables del hábitat que más se relacionaron con el tamaño del área de acción estuvieron relacionadas al forrajeo y al pernocte. Se encontraron dos características del hábitat que influenciaron el tamaño del área de acción de *C. galeatus*. En primer lugar, la densidad de árboles dormidero. A mayor densidad de árboles de guatambú, grapia y rabo, menor el área de acción. Como sugieren los resultados de Lammertink et al. (2019), y se reafirma aquí, los dormideros son probablemente un factor central para explicar la asociación y la mayor abundancia de este carpintero en bosques sin intervención. La densidad de árboles dormidero varió marcadamente entre sitios de estudio, y la diferencia en la densidad entre bosques sin intervención y bajo tala selectiva se reflejó en el tamaño del área de acción de los individuos.

---

Las cavidades dormidero utilizadas por *C. galeatus* son muy específicas y probablemente escasas en la naturaleza. Además, existe competencia interespecífica por las cavidades (Lammertink et al. 2019). Así, si bien la extensión de los remanentes de bosques es importante para la conservación de *C. galeatus*, también lo es su calidad. Los bosques que todavía albergan una alta densidad de árboles dormidero contendrán un mayor número de cavidades dormidero potenciales, debido a que dichas cavidades se forman por procesos de decaimiento solo en parte de los árboles. Para los carpinteros, una mayor disponibilidad de árboles dormidero resultará en viajes más cortos entre dormideros y otros recursos como nidos, sitios de forrajeo y el dormidero de la pareja, resultando en tamaños de áreas de acción menores. En consecuencia, poblaciones más grandes de este carpintero amenazado se podrán sostener en áreas con una alta disponibilidad de árboles dormidero potenciales.

Sumado a esto, el área de acción de *C. galeatus* fue menor al aumentar la cobertura de bambúes en el sotobosque. *C. galeatus* ocupa una mayor proporción de su tiempo forrajeando en los rodales de bambú, comparado a las otras dos especies (Fernández et al. 2020). Los rodales de bambú pueden ser muy extensos y densos en dentro del Bosque Atlántico, y *C. galeatus* utiliza el estrado bajo-medio para forrajear en las cañas o en árboles dentro del rodal, usualmente silencioso, probablemente para evitar la atención de potenciales predadores (Fernández et al. 2020). A diferencia de su congénere *C. obrieni* (Leite et al. 2010) del Cerrado del nordeste de Brasil, *C. galeatus* no es un especialista obligado de bambú ya que utiliza otros sustratos de forrajeo en una alta proporción.

Notablemente, la densidad de árboles de *Nectandra* spp. que son las más comúnmente utilizadas por *C. galeatus* para forrajear y nidificar, no contribuyeron a explicar la variación en el tamaño del área de acción. Esto puede explicarse por el hecho de que la densidad de árboles de laurel es todavía lo suficientemente alta en ambos tipos de bosque, y no llega a ser un factor limitante que afecte el área de acción. A diferencia de otras especies de árboles, como el guatambú, que son altamente requeridos por la industria de la madera, los laureles son una especie de menos (aunque creciente) interés forestal, y están entre los árboles más frecuentes en el Bosque Atlántico de Misiones (Rios, 2006). Así, aún en bosques con tala selectiva, los carpinteros disponen de suficientes laureles para forrajear y excavar sus nidos. Sin embargo, la importancia de los árboles de *Nectandra* spp. no debe ser subestimada, ya que los estudios de forrajeo y nidificación han mostrado que son un sustrato esencial para *C. galeatus*.

El área de acción de *C. robustus* fue más pequeña a mayor densidad de árboles muertos. Varios estudios indicaron que los árboles muertos en pie (snags) y los árboles en decaimiento son

componentes estructurales importantes en las áreas de forrajeo de los carpinteros (Villard, 1994; Muller et al. 2009), y como se encontró en este estudio, los bosques sin intervención contienen mayor cantidad de árboles en decaimiento. En términos de su ecología de forrajeo, *C. robustus* utiliza tanto árboles vivos como en decaimiento, y mayormente sustratos muertos hace largo tiempo (Fernández et al. 2020). La madera en descomposición es refugio de larvas de coleópteros, que constituye la dieta principal de las especies del género *Campephilus* (Winkler et al. 1995). Por otra parte, una fuerte asociación con los árboles muertos se ha registrado en los requerimientos de nidificación de la especie. *Campephilus robustus* excava sus nidos predominantemente en árboles muertos y solo en un 7% utiliza árboles vivos para excavar (Lammertink et al. 2020). Así, una mayor cantidad de madera muerta puede implicar una mayor disponibilidad de alimento y potenciales sitios de nidificación, requiriendo un menor tamaño de área de acción.

En adición a lo anterior, *C. robustus* pernocta mayormente en viejas cavidades nido, que fueron excavadas en árboles muertos o en decaimiento. Es común que ocupe varias cavidades a lo largo del año (datos no publicados). Así, otra ventaja que *C. robustus* puede estar explotando en estos territorios es la gran disponibilidad de cavidades nido de años anteriores, que pueden funcionar como huecos dormideros. Sin embargo, la disponibilidad de árboles dormidero en diferentes manejos de bosque todavía tiene que ser explorado.

El área de acción de *D. lineatus* no estuvo relacionada a ninguna de las variables del hábitat que medimos en este estudio. En el Bosque Atlántico, un recurso que parece importante para *D. lineatus* son los árboles vivos, que utiliza para alimentarse en alta proporción (90 % del tiempo) (Fernández et al. 2020), comiendo hormigas y larvas de insectos que extrae de las grietas de la madera y bajo la corteza (Short 1982; Winkler et al. 1995). Resultados similares a estos se encontraron para la especie en Colombia (Granada-Ríos y Mancero-Rodrigues 2015). En este sentido, se podría esperar una relación potencial entre el tamaño del área de acción y la densidad de árboles vivos. Sin embargo, se encontró que la densidad media de árboles vivos en bosques bajo tala selectiva se mantiene alta. Por lo tanto, es posible que no sea una variable explicativa del tamaño del área de acción de *D. lineatus* en este estudio, pero podría serlo en bosques con tala indiscriminada.

Adicionalmente, una posible explicación a la falta de relaciones entre los árboles de nidificación y de forrajeo y el tamaño del área de acción de *D. lineatus*, es que las densidades poblacionales y el área de acción de este carpintero estén determinados por algún otro factor que no se examinó en este estudio. De 27 cavidades nido estudiadas para la especie en Misiones, el éxito de

los nidos estuvo por debajo del promedio y fue el más bajo entre 8 especies de carpinteros de gran tamaño. En contraste, *C. galeatus* y *C. robustus* tuvieron una tasa de nidos exitosos mayor al promedio (Cockle et al. 2015). Los nidos de *D. lineatus* son frecuentemente predados por tucanes, primates y pequeños felinos (Cockle et al. 2016). Es posible que las poblaciones de *D. lineatus* se mantengan con un bajo éxito reproductivo en un número inferior a la capacidad de carga de los recursos de nidificación y forrajeo, y que el tamaño del área de acción varíe entonces independientemente de estos recursos.

Existen otros factores además de las características del hábitat que pueden afectar el tamaño del área de acción, como las interacciones intra e inter específicas y la densidad poblacional (Wiens 1989). No se incluyeron las interacciones como una variable debido a que no se registraron eventos de interacción agresiva o asociativa entre las especies, a pesar de que en varias oportunidades se encontraban próximas unas de otras (ver capítulo Forrajeo). Esto sugiere que las interacciones interespecíficas no serían un factor relevante en la selección del hábitat. Se han evaluado resultados similares, evaluando las interacciones intra e interespecíficas para otras especies de carpinteros en otras áreas de estudio (Pasinelli, 2000; Pechacek y d'Oleire-Oltmanns, 2004). Sin embargo, las interacciones intraespecíficas podrían ser más importantes en la selección del hábitat, especialmente para *C. robustus*, que es una especie relativamente abundante tanto en bosques sin intervención como secundarios (Krauczuk y Baldo 2004). En contraste, la baja densidad de *C. galeatus*, sugiere que las interacciones intraespecíficas podrían no contribuir significativamente en la variación del tamaño del área de acción. Existe un marcado espaciamiento y dispersión entre las parejas de *C. galeatus* (ver capítulo Área de acción), por tanto, la selección del hábitat estaría respondiendo a características del hábitat más que a interacciones intraespecíficas.

### **Implicancias de manejo**

Se encontraron atributos propios de bosques bien conservados, que son importantes en la selección y el uso de hábitat de los carpinteros. Considerando que *C. galeatus*, está fuertemente asociado a largas extensiones de bosque, y su mayor abundancia en bosques primarios, existen implicancias importantes para el manejo de bosques secundarios y bosques bajo tala selectiva. Uno de los elementos que más influencia tiene en el área de acción de *C. galeatus* es la densidad de árboles de guatambú, que junto con la grapia constituyen hasta el 88% de las especies de árboles dormidero en ciertos sitios (Lammertink et al. 2019). El guatambú es un árbol exclusivo del Bosque Atlántico, de madera dura y recta, con un tronco cilíndrico que supera los 20m de altura. Es altamente

demandado en su uso para muebles, armarios, mangos de herramientas, herramientas agrícolas, construcción de barcos, etc. (Vida Silvestre y WWF 2017). Su diámetro puede alcanzar los 90 cm, sin embargo, el diámetro mínimo de corta estipulado por la legislación provincial Resol. 1617/87 en Misiones es de 40 cm; así los árboles se cortan con un diámetro menor al utilizado en promedio por los carpinteros para forrajear o pernoctar. Siguiendo estos resultados, se propone que el diámetro mínimo de corta debería superar los 50 cm de diámetro. Así, se preservarían árboles con un diámetro que utilizan las tres especies, para forrajear por *D. lineatus* y *C. robustus*, y para pernoctar por *C. galeatus*. Para la grapia, el diámetro mínimo de corta es de 55 cm. El único sitio donde el DAP promedio de la grapia superó el diámetro mínimo de corta fue en la reserva donde nunca hubo extracción de madera: RNC Papel Misionero ( $\bar{x} = 57.1$  cm). En el PP Cruce Caballero, la mayoría de las cavidades dormitorio de *C. galeatus* se encontraron en grapias con rangos de DAP de 42-87 cm ( $\bar{x} = 58.2$  cm) (Lammertink et al. 2019); así, se considera que el diámetro mínimo de corta debería superar los 60 cm.

Es destacable el hecho de que las mismas especies de árboles son de gran importancia para satisfacer diferentes requerimientos ecológicos en diferentes especies de carpinteros, incluso en diferentes estadios (e.g. edad y DAP). Por ejemplo, especies como el guatambú son claves en la ecología de pernocte de *C. galeatus*, y alternativamente, son importantes en la ecología de forrajeo de *C. robustus*; los laureles del género *Nectandra* spp. son esenciales para la ecología de nidificación de *C. galeatus*, mientras que son también ampliamente utilizados por los tres carpinteros para forrajear. En el mismo sentido, el persiguero puede ser usado preferencialmente por una u otra especie de carpintero, dependiendo de su DAP, y la grapia es utilizada por *C. robustus* para nidificar y por *C. galeatus* para pernoctar. Es importante, no solo evitar la sobreexplotación de las especies de importancia económica como la grapia y el guatambú, sino también regular la extracción de especies anteriormente infrautilizadas, las cuales actualmente están ganando valor comercial (Ruschel et al. 2003).

La sobreexplotación de los recursos genera claros en el bosque que son colonizados rápidamente por bambúes, que forman rodales extensos y densos e inhiben la germinación de semillas y la regeneración natural del bosque (Campanello et al. 2019). Aunque se encontró que la cobertura de bambú es importante para el refugio y la alimentación de *C. galeatus*, un exceso de cobertura de bambúes puede ser contraproducente para la regeneración del bosque, como se pudo observar en sitios altamente perturbados, dominados por takuapí y takuarusú y casi sin árboles, donde la abundancia de *C. galeatus* fue menor (i.e. VA Alegría). Así, en estos bosques donde la extracción de madera está

permitida, se recomienda una explotación no intensiva, y una rotación continua entre diferentes rodales para mantener una buena cobertura arbórea y evitar grandes claros en los bosques que puedan ser colonizados por bambúes, interfiriendo con la sucesión natural. También es importante considerar que programas de reforestación para los sitios clareados en bosques bajo tala selectiva, por ejemplo, en las áreas de carga de los troncos cortados (“planchada”); y el enriquecimiento con plantines para favorecer la restauración de las especies madereras, acompañados por un estricto control sobre la tala ilegal y los incendios ocasionados por el hombre. Un paso adelante para proteger la biodiversidad del Bosque Atlántico del Alto Paraná consistiría en proteger más extensiones de bosque con historia de explotación y permitir su reversión hacia un estadio similar a un bosque primario a través de procesos naturales de sucesión, acompañado de un manejo de restauración; y establecer corredores de áreas de bosque protegidas. En áreas con tala selectiva, se deberían preservar al menos 20 individuos/ha de árboles de importancia para la ecología de pernocte (i.e. grapia, guatambú, rabo), con diámetros superiores al diámetro mínimo de corta, a fin de mantener una disponibilidad suficiente de recursos para *C. galeatus*.

La disponibilidad de madera muerta es otro recurso importante para los carpinteros, y en el caso del Bosque Atlántico, especialmente por *C. robustus*. En general, los árboles muertos en pie y los árboles en decaimiento constituyen recursos clave para muchas especies de carpinteros (Nappi et al. 2015). De acuerdo a los resultados de este trabajo, un alto número de árboles muertos en pie no tiene una incidencia equivalente entre las tres especies de carpinteros. La gran extensión de la RNC Papel Misionero, junto a la disponibilidad y diversidad de los recursos que ofrece, permite que tanto *C. robustus* como *D. lineatus* puedan seleccionar sitios con alta y baja densidad de árboles muertos en pie, respectivamente, de acuerdo a sus preferencias ecológicas. Es evidente que el excelente estado de conservación de este sitio, junto a su gran extensión, hacen de la RNC Papel Misionero un sitio único en el Bosque Atlántico. Desafortunadamente, esta situación no se encuentra en gran parte de la región debido al diferente grado de fragmentación y transformación de los fragmentos de bosque. En este sentido, las prácticas de manejo forestal deberían considerar evitar la fragmentación y transformación y reducción a fragmentos pequeños y discontinuados, y en lo posible mantener áreas de bosque sin perturbar para facilitar el proceso natural de descomposición de la madera. Los bosques que tengan estas estrategias de manejo proveerían una diversidad de recursos, tanto de árboles vivos como muertos, que favorecerán el uso de estos hábitats tanto por los carpinteros como por muchas otras especies que coexisten en el Bosque Atlántico.

El hábitat original en la mayor parte del Bosque Atlántico ha sido altamente modificado, y

quedan pocas extensiones grandes de bosque continuo. Al mismo tiempo, la vasta mayoría de los remantes de bosque están expuestos a algún tipo de explotación. Por ello, la importancia de conservar elementos estructurales claves mediante la gestión forestal es cada vez mayor. Es esperable que los elementos estructurales del bosque requeridos por las especies serán más escasos a medida que aumente la degradación del hábitat, por lo que aumentará la necesidad de una mayor superficie forestal.

Finalmente, resaltamos la importancia de mantener y restaurar áreas de bosque que sean lo suficientemente grandes para albergar poblaciones saludables de estos carpinteros sumado a otra diversidad dependiente de bosques. Los pocos remanentes de bosques sin intervención deberían ser conservados y protegidos rigurosamente, para ser utilizados como sitios de referencia para monitoreo del status de bosques bajo explotación (Drever et al. 2008; Chazdon et al. 2009; O'Brien et al. 2021).



## CAPITULO VIII

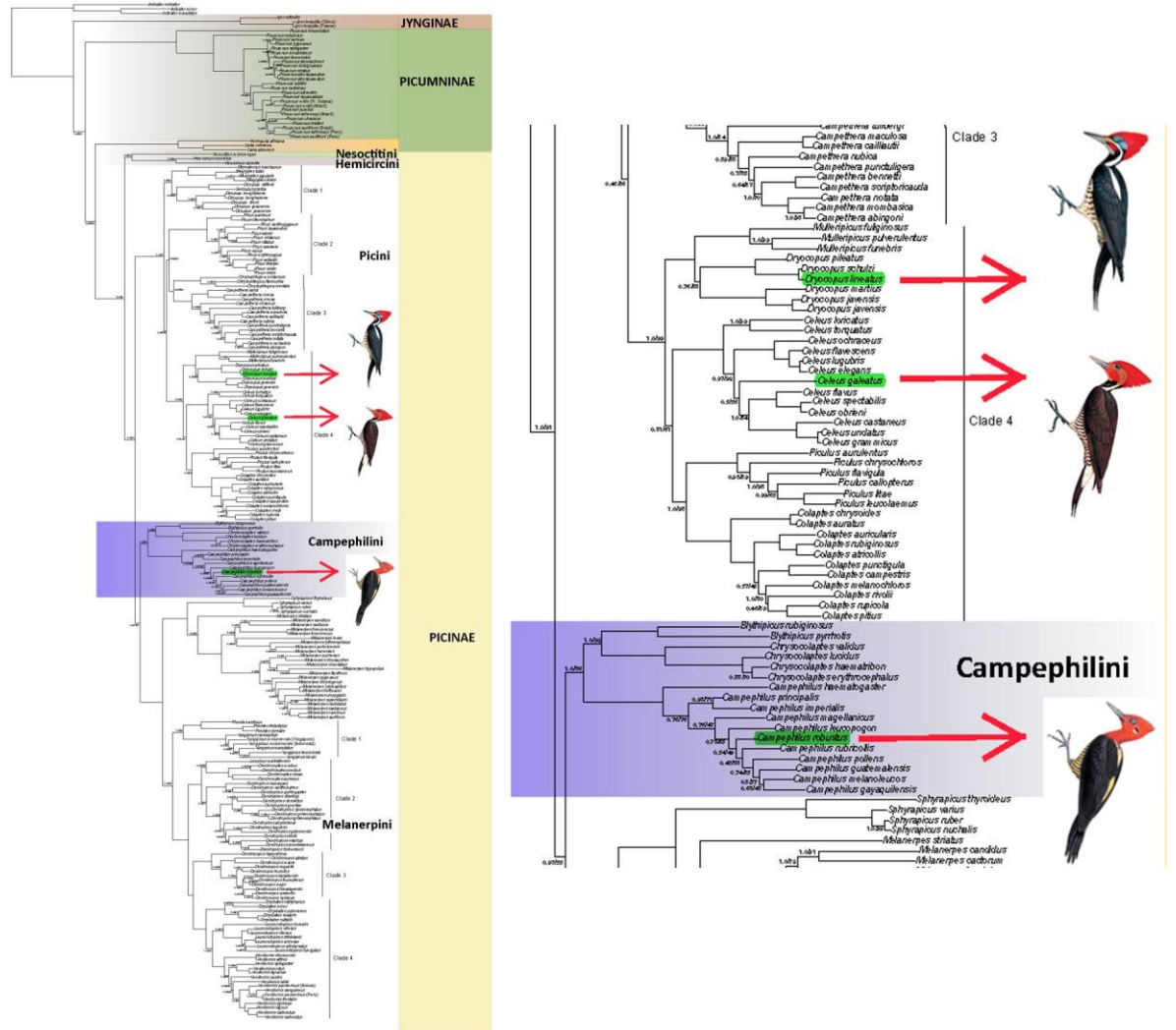
### MIMETISMO Y CONCLUSIONES

Si bien no era un objetivo original en la tesis, la confirmación de *C. galeatus* dentro de este género, abrió la puerta a nuevas preguntas sobre la notable convergencia de plumaje en tres especies distantes filogenéticamente. En este capítulo se presenta la primera aproximación sobre el posible caso de mimetismo sugerido por Prum y Samuelson (2012), enfocado en el solapamiento de la ecología de forrajeo de las tres especies, y se proponen nuevas hipótesis sobre las causas que podrían impulsar la convergencia para ser puestas a prueba en futuros estudios.

#### Testeo de la hipótesis del ISDM

Las aves llaman la atención por ser un grupo con una gran diversidad fenotípica, sin embargo, algunos grupos de aves simpátricas muestran una similitud fenotípica notable, a pesar de ser grupos filogenéticos distantes Fig. 1. Es así que, debido a su gran diversidad y facilidad para el estudio, la coloración y los patrones de plumaje de las aves son un tema de interés para los biólogos evolutivos que intentan explicar la evolución fenotípica en aves (Omland y Lanyon 2000; Riegner 2008; Kimball et al. 2011). Las causas propuestas para explicar la convergencia evolutiva son diversas. Por ejemplo, el parecido fenotípico puede estar asociado al hábitat o clima compartido (Laiolo et al. 2015), a restricciones en los procesos evolutivos que produce sesgos en la producción de variantes fenotípicas (Laiolo et al. 2015), o bien puede estar impulsada por el mimetismo (Wallace 1869; Diamond 1982).

Tradicionalmente, se diferencian dos tipos de mimetismo, el mimetismo bateasiano donde una especie palatable o inofensiva imita a otro no palatable o peligrosa; y el mimetismo mulleriano, donde dos especies no palatables comparten señales de advertencia para prevenir y evitar a los predadores (Ruxton et al. 2004). Estas dos formas de mimetismo tienen en cuenta una tercera especie (predador) como receptor de las señales visuales. Una explicación alternativa sostiene que el mimetismo puede evolucionar para que la especie mímica imite a una especie modelo, sin la interacción de una tercera especie (Diamond 1982).



**Fig. 1.** Posición filogenética de las especies coexistentes *Dryocopus lineatus* (arriba), *Celeus galeatus* (centro) y *Campephilus robustus* (abajo), extraído de Shakya et al. 2017.

Prum y Samuleson (2012) propusieron una hipótesis de mimetismo visual basándose en la notable similitud entre las especies simpátricas *Dryobates villosus* y *D. pubescens* de Norteamérica. El fundamento del modelo se basa en que la especie subordinada imita a una especie dominante de mayor tamaño, para poder acceder a los recursos evitando las interacciones agresivas. Posteriormente

postularon otros casos para ejemplificar la hipótesis del mimetismo de dominancia social interespecífico (ISDM), citando el complejo que conforman *C. galeatus*, *D. lineatus* y la especie socialmente dominante *C. robustus* (Prum y Samuelson 2016).

El objetivo de este último capítulo es analizar las líneas de evidencias de los capítulos previos para evaluar dos temas de interés: el rol del mimetismo en la co-existencia de los tres carpinteros del Bosque Atlántico con plumajes similares, y una síntesis de los requisitos ecológicos de los carpinteros con implicaciones para el manejo del Bosque Atlántico.

Los resultados de esta tesis no se corresponden con lo que sería esperable si la similitud en plumaje entre *C. galeatus*, *D. lineatus* y *C. robustus* estuviese determinada por el ISDM. Prum y Samuelson (2012) propusieron que el ISDM ocurriría entre especies competidoras ecológicamente. La competencia ecológica puede ocurrir en dos formas diferentes: competencia por explotación y competencia por interferencia (Schoener 1983). La competencia por explotación es una interacción indirecta, donde una de las especies es más eficiente en el uso de un recurso compartido limitado. Los datos de comportamiento de forrajeo y las características de los sitios de forrajeo y de los sitios de nidificación sugieren un bajo solapamiento tanto en la selección de sustratos como de recursos entre los tres tipos de carpinteros, indicando que no existe una fuerte competencia por explotación. Por otra parte, la competencia por interferencia es una interacción directa, en la cual las especies compiten por un recurso a través de comportamientos agresivos. En los 724 días de trabajo de campo, no se registraron comportamientos agonísticos entre ningún par de las tres especies de carpinteros del complejo. En cambio, si se registraron casos donde una de las especies estaba forrajeando en presencia cercana de una o dos de las otras especies (< 30m) o incluso a 3m una de otra en el mismo árbol, y no existió ninguna interacción notable entre los carpinteros de apariencia similar. Esto es relevante, porque la distancia de los encuentros sociales es una variable importante para ISDM, ya que, a partir de una cierta distancia, las especies miméticas podrían confundir a las especies modelos, pero a corta distancia, el modelo sería capaz de reconocer a la especie mímica y reaccionar agresivamente a su presencia. Esta falta de interacción, incluso a corta distancia, donde la especie modelo ya no sería engañada, convierte en improbable que el mimetismo entre especies esté siendo mantenido por los mecanismos del ISDM.

Prum (2014) promovió la plausibilidad del ISDM al citar datos del solapamiento en los sustratos de forrajeo y los comportamientos agresivos entre dos especies de carpinteros de apariencia muy similar de Norteamérica *Dryobates villosus* y *D. pubescens* (Kisiel 1972), que son contrarios al

bajo solapamiento en la ecología de forrajeo y la falta de interacciones agresivas que se encontraron en este estudio. Prum (2014) también sugiere que, bajo ciertas condiciones, podría existir una diferenciación significativa en la dieta de las especies, y el modelo estaría impidiendo el acceso a un recurso que es un componente menor en la dieta de la especie subordinada, pero que es de gran valor para la especie dominante. Si este fuera el caso para *C. galeatus*, *D. lineatus* y *C. robustus*, el bajo solapamiento en otros aspectos de la ecología de forrajeo (i.e. altura de forrajeo, diámetro del sustrato, DAP, especies de árboles), indicaría que el imitador no estaría restringido en su acceso a los recursos. La hipótesis del ISDM predice que este tipo de mimetismo evolucionaría más frecuentemente en especies que ocupan hábitats abiertos, con campos de visión más amplios, o bien, en especies pequeñas que ocupan hábitats cerrados (Prum 2014). Estas predicciones no aplican para el caso de *C. galeatus*, la especie más pequeña del trio, que está fuertemente asociada a bosques cerrados, y es una especie relativamente grande.

Finalmente, el ISDM indica que la proporción típica entre la masa de la especie modelo y la mímicaes de ~ 56 a 58% (Prum 2014), el cuál no coincide con el encontrado para las especies en estudio, donde la proporción entre *C. galeatus* y *C. robustus* es de 48%, el de *C. galeatus* y *D. lineatus* es de 60%, y el de *D. lineatus* y *C. robustus* es de 79%. Sin embargo, como hay una gran variación que va desde el 18 al 90% entre la especie modelo y la imitadora (Prum 2014), esta discrepancia con el patrón general por sí solo no es suficiente para rechazar la hipótesis del ISDM entre las tres especies de carpinteros del Bosque Atlántico.

Otro mecanismo de mimetismo propuesto implica que el imitador se beneficia cuando ocurre en bandadas mixtas con especies de apariencia similar (Beauchamp y Goodale 2011). Willis (1989) notó una instancia donde *C. galeatus* se encontraba cerca (pero no dentro) de un grupo de *C. robustus* en Brasil, y propuso, basado en esta única observación, que la participación en bandadas mixtas podría impulsar la convergencia en plumaje. Sin embargo, Machado (1999) estudió las bandadas mixtas en el mismo sitio que Willis (1989) y no registró asociaciones entre las tres especies de carpinteros. Los resultados de la tesis para Argentina coinciden con los de Machado (1999), y sugieren que las especies no participan en bandadas mixtas (al menos no de forma frecuente como para actuar como presión de selección sobre los patrones de plumaje). Dos hipótesis alternativas se ajustan mejor a los resultados de la tesis: (1) el engaño a una tercera especie y (2) el engaño a conespecíficos. El mimetismo podría estar impulsado por la ventaja de engañar a una tercera especie, para que confundan al imitador con la especie socialmente dominante, como fue propuesto por Leighton et al. (2018). Es probable que el comportamiento de *C. galeatus*, el cual incluye evitar sitios de forrajeo muy expuestos y permanecer

en silencio y escondido durante gran parte del día, sea una estrategia para evitar su detección por posibles predadores. Considerando que es una especie de aspecto llamativo, con un notable y largo copete rojo, una rapaz podría detectarla con facilidad. El imitar especies de mayor tamaño podría proveer una ventaja al engañar a potenciales predadores. El mimetizarse con especiesco-existentes también podría conferir una ventaja en la competencia intraespecífica. En general, los individuos experimentan una competencia mucho más fuerte con sus conespecíficos que con individuos de otras especies (Dhondt 2012), por lo que existe una presión selectiva más fuerte para aliviar la competencia intraespecífica. Al imitar el plumaje de la especie con la que co-existe, el individuo tiene en su territorio un “doble” que puede ayudar en la defensa del territorio al intimidar y engañar a los invasores conespecíficos, particularmente a largas distancias (Lammertink et al. 2007). En base a esto posibilidad, se propone que el engañar a un conespecífico al confundir individuos de especies co-existentes con conespecíficos, puede resultar en ventajas intraespecíficas, y podría explicar la convergencia de plumaje. *Celeus galeatus*, la especie más pequeña del trio y presumiblemente la especie subordinada, es mucho más rara que las otras dos. Esto contradice otra de las predicciones del ISDM que señala que las especies subordinadas deberían ocurrir en una alta frecuencia en la comunidad con respecto a la especie modelo (Prum y Samuelson 2016). Por otra parte, si la convergencia de plumaje está siendo mantenida por la ventaja de engañar a una tercera especie o a un conespecífico, son claras las ventajas cuando el individuo de la especie modelo es más frecuente que la especie modelo en la comunidad, lo que coincide con el patrón de abundancias de las tres especies de carpinteros en el Bosque Atlántico.

Un paso más adelante en la comprensión sobre la convergencia de plumaje en las especies de carpinteros podría incluir el estudio a través de lavado de estómagos de adultos capturados con redes de niebla, o mediante el análisis de imágenes o videos de alta resolución de eventos de forrajeo, para cuantificar la cantidad de solapamiento en la dieta entre las especies. Además, sería interesante determinar la composición de las dietas de los potenciales predadores (e.g. rapaces como *Micrastur* spp., *Accipiter* spp., *Spizaetus* spp.) para evaluar la frecuencia de *C. galeatus* como presa, relativo a su abundancia y a la frecuencia de otras especies de presas de similar tamaño. Así, una tasa de predación menor a la esperada podría indicar que los predadores están siendo engañados.

Por otro lado, será de interés evaluar el mimetismo desde la perspectiva del sistema visual de las aves, para determinar si lo que percibimos como coloraciones y patrones similares entre las especies también lo perciben las especies involucradas en el mimetismo (i.e. los carpinteros y los predadores), y evaluar la plausibilidad del mimetismo desde la perspectiva visual del ave.

### Consideraciones finales sobre el manejo y la conservación del Bosque Atlántico

En esta tesis se presenta un abordaje sobre diferentes aspectos de la ecología de tres especies de carpinteros del Bosque Atlántico, muchos de los cuáles eran poco o nada conocidos. *Celeus galeatus* fue considerada por Short (1982) como la especie de carpintero menos conocida del mundo, incluso llegó a considerarse extinta. En ese tiempo fue una especie seguramente subobservada por sus hábitos silenciosos que la diferencian de otras especies de carpintero del Bosque Atlántico, y en particular de las otras dos especies de copete rojo *D. lineatus* y *C. robustus*. Hasta el 2010 solo cuatro nidos de *C. galeatus* habían sido descriptos. Desde ese momento los esfuerzos por estudiar esta especie aumentaron, concluyendo en este trabajo cuyo objetivo fue explicar la asociación de *C. galeatus* con los bosques sin intervención y el motivo de su delicada situación. Esto involucró el estudio de sus requerimientos de forrajeo, nidificación, pernocte y área de acción, sumado a la posible interacción y competencia con las otras especies grandes de copete rojo. A pesar de que *D. lineatus* y *C. robustus* son especies mucho más comunes y fáciles de detectar, tampoco se ha publicado en detalle sobre su biología (e.g. no había estudios de la ecología de forrajeo o reproducción para estas especies en Argentina), por lo que los aportes de esta tesis arrojan luz sobre varios nichos ecológicos de interés en la historia natural de los carpinteros. Sin embargo, es posible un seguimiento más profundo de dichas especies. El mayor esfuerzo de muestreo en el campo en esta tesis se centró en *C. galeatus*, por lo que, por cuestiones de tiempo, pocas veces fue posible realizar seguimientos completos de nido (i.e. desde la puesta hasta los volantones), seguimientos en etapa post-reproductiva o búsquedas de dormideros de *D. lineatus* y *C. robustus*. Se demostró que la técnica de radiotelemetría es una herramienta de mucha utilidad para estudiar la ecología de estas especies en este tipo de ambientes.

Uno de los objetivos de la tesis era explicar la asociación de *C. galeatus* a los bosques sin intervención y proponer estrategias de manejo para las empresas forestales que explotan los remanentes de selva en Misiones. Basándose en la estrecha asociación de *C. galeatus* a ciertos elementos estructurales del bosque se proponen estrategias tanto de protección (Fig. 2) como enriquecimiento, que no solamente serán beneficiosos para mantener poblaciones saludables de esta especie amenazada de carpintero, sino que mejorarán las condiciones para una amplia diversidad con la que coexiste en el Bosque Atlántico. Si bien ciertos estudios sugieren que *C. galeatus* puede ser igual

o más abundante que *D. lineatus* en ciertos sitios bien conservados como en el PP Cruce Caballero, la experiencia de varios años estudiando estas especies en diferentes sitios sugiere que esa afirmación debe ser tomada con cautela. Existen otros factores como el tamaño del área de acción y la separación entre territorios que deben considerarse para determinar la abundancia relativa de las especies.



**Fig. 2.** Luego de identificar los árboles dormideros como recursos valiosos para el ciclo de vida de *C. galeatus*, se marcaron los troncos con pintura en aquellos sitios donde actualmente se realiza explotación selectiva de madera y se le cedió la información de la localización de los dormideros a la empresa forestal para que lo tenga en cuenta en futuros manejos.

La posibilidad de estudiar las poblaciones de carpinteros en sitios con diferente manejo, desde uno con décadas de explotación a otro sin historia alguna de explotación, otorga un panorama bastante completo de las diferentes realidades que atraviesan las comunidades en este sector del Bosque Atlántico. Lamentablemente, sitios tan bien conservados son excepcionales, y la realidad indica que el gran porcentaje del Bosque Atlántico ha sufrido o sufre algún grado de explotación. Pero la posibilidad de estudiar sitios bien conservados permite poder identificar las condiciones óptimas (y originales) donde ocurre una especie, y en lo posible tratar de hacerlas reproducibles a pequeñas escalas (e.g. en un lote privado de explotación selectiva). Entendemos que para que estas sugerencias se lleven a la práctica es necesario el trabajo y la cooperación de un conjunto importante de actores públicos y privados. La creación de áreas protegidas públicas es una herramienta ideal para conservar los sitios naturales, pero considerando que la mayor parte de las tierras son privadas, sería interesante impulsar la creación de reservas privadas, al menos en parte de las propiedades privadas, apoyándose en instrumentos legales que no perjudiquen los intereses económicos de los propietarios. En la provincia de Misiones, la Reserva de Biosfera Yaboty, conformada mayormente por lotes privados donde realizan extracción de madera, es un refugio de biodiversidad importante por su gran extensión y continuidad, y es un candidato ideal para llevar a cabo las prácticas de restauración sugeridas en este trabajo para proteger a *C. galeatus* y a la mayoría de las especies amenazadas de Misiones.

Además, con los aportes al conocimiento de *C. galeatus* y el perfeccionamiento de las técnicas para detectarlo es interesante expandir el muestreo de las poblaciones de carpinteros a toda la provincia de Misiones para conocer la situación de *C. galeatus* tanto en el norte como en el sur de la provincia.

### **Bioética y seguridad**

Durante los años de muestreo de campo de este doctorado no se registró ninguna muerte de individuos de ninguna de las tres especies durante las capturas ni luego de la liberación. Siempre se trató de ser lo más rápido posible en todo el proceso desde que un ejemplar quedaba atrapado en la red. En general no se superaban los 10 minutos.

En el 2013, primer año donde se intentó capturar a los carpinteros, un individuo macho de *C. galeatus* fue capturado una mañana calurosa de primavera, durante la mediodía. Por la falta de



experiencia, la captura, colocación de transmisor y liberación se demoró más de 40 minutos. El ejemplar se liberó con muestras claras de estrés, y con dificultad para volar. Lamentablemente fue encontrado muerto al día siguiente. Desde ese momento se evitaron días calurosos para capturar y se perfeccionaron los procedimientos de captura y liberación. El ejemplar fue guardado en el freezer de la casa de guardaparques con el fin de enviarlo al Museo de Ciencias Naturales de Buenos Aires, pero los guardaparques por desconocimiento tiraron la bolsa pensando que eran residuos.

Otro punto a considerar si se usa una técnica similar a esta, es estar atento a individuos de otras especies que pueden caer en la red. No todas las especies son igualmente resistentes, y en el caso de trogonidos o troquílidos por ejemplo, hay que liberarlos rápidamente. Además, es necesario tener precaución para manejar ciertas especies que pueden causar un daño a quién intenta liberarlas, como tucanes, carpinteros, yacutoros.

### **Artículos surgidos de la Tesis y en escritura**

Fernández, J. M. y M. Lammertink. En escritura. Home range size responses of three co-existing woodpecker species to changes in habitat features after selective logging in the Atlantic Forest: Implications for management and conservation. Se planea enviar a *Forest Ecology and Management*.

Fernández, J. M., J. A. Areta, y M. Lammertink. 2020. Does foraging competition drive plumage convergence in three look-alike Atlantic Forest woodpecker species? *Journal of Ornithology*, 161: 1105-1116.

Lammertink, M., J. M. Fernández, y K. Cockle. 2019. Helmeted Woodpeckers roost in decay-formed cavities in large living trees: a clue to an old-growth forest association. *Condor*, 121:1–10.

Lammertink, M., J. M. Fernández, y K. Cockle. 2020. Comparison of nesting ecology of three co-existing Atlantic Forest woodpeckers reveals narrow specialization in the Helmeted Woodpecker *Celeus galeatus*. *Acta Ornithologica*. 55: 101—110.

### **Bibliografía general**

Alder, D.C., y S. Marsden. 2010. Characteristics of feeding-site selection by breeding Green Woodpeckers *Picus viridis* in a UK agricultural landscape. *Bird Study*, 57:100–107.

Andreacci, F., y R. C. Marenzi. 2020. Accounting for twenty-first-century annual forest loss in the Atlantic Forest

- of Brazil using high-resolution global maps. *International Journal of Remote Sensing*, 41: 4408-4420.
- Anich, N. M., T. J. Benson, y J. C. Bednarz. 2010. Factors influencing home-range size of Swainson's Warblers in eastern Arkansas. *Condor*, 112: 149-158.
- Areta, J. I., A. Bodrati, y K. Cockle. 2009. Specialization on *Guadua* bamboo seeds by threebird species in the Atlantic Forest of Argentina. *Biotropica*, 41: 66-73.
- Baker, W. W. 1971. Progress report on the life history studies of the Red-cockaded Woodpecker at Tall Timbers Research Station. In: The Ecology and Management of the Red-cockaded Woodpecker (R. L. Thompson, ed.). Bureau of Sport Fisheries and Wildlife and Tall Timbers Research Station.
- Beauchamp, G., y E. Goodale. 2011. Plumage mimicry in avian mixed-species flocks: more or less than meets the eye? *Auk*, 128: 487-496
- Benz, B. W., M. B. Robbins, y K. J. Zimmer. 2015. Phylogenetic relationships of the Helmeted Woodpecker (*Dryocopus galeatus*): a case of interspecific mimicry? *Auk*, 132: 938-950.
- Benz, B., M. Robbins, y T. Peterson. 2006. Evolutionary history of woodpecker and allies (Aves: Picidae): Placing key taxa on the phylogenetic tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 389-399.
- Billerman, S. M., B. K. Keeney, P. G. Rodewald, y T. S. Schulenberg (eds). 2020. Birds of the World. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://birdsoftheworld.org/bow/home>
- BirdLife International. 2017. Handbook of the Birds of the World and BirdLife International digital checklist of the birds of the world. Version 2. [http://datazone.birdlife.org/userfiles/file/Species/Taxonomy/HBW-BirdLife\\_Checklist\\_Version\\_2.zip](http://datazone.birdlife.org/userfiles/file/Species/Taxonomy/HBW-BirdLife_Checklist_Version_2.zip)
- BirdLife International. 2020. Species factsheet: *Celeus galeatus*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 19/06/2020.
- BirdLife International. 2021. Species factsheet: *Campephilus robustus*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 02/08/2021.
- BirdLife International. 2021. Species factsheet: *Celeus galeatus*. Downloaded from <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/22681360>
- Blume, D. 1996. Schwarzspecht, Grauspecht, Grünspecht. Die Neue Brehm-Bücherei Vol. 300. Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- Bock, W. 1963. Evolution and phylogeny in morphologically uniform groups. *American Naturalist*, 97: 265-

- Bodrati, A. y Cockle, K. 2006. Habitat, distribution, and conservation of Atlantic Forest birds in Argentina: notes on nine rare or threatened species. *Ornitología Neotropical*, 17: 243–258.
- Bodrati, A., K. Cockle, J. M. Segovia, I. Roesler, J. I. Areta, y E. Jordan. 2010. La avifauna del Parque Provincial Cruce Caballero, Provincia de Misiones, Argentina. *Cotinga*, 32:41–64.
- Bodrati, A., K. L. Cockle, F. G. Di Sallo, C. Ferreyra, S. A. Salvador, y M. Lammertink. 2015. Nesting and social roosting of the Ochre-collared Piculet (*Picumnus temminckii*) and Whitebarred Piculet (*Picumnus cirratus*), and implications for the evolution of woodpecker (Picidae) breeding biology. *Ornitología Neotropical*, 26: 223–244.
- Bonaparte, E. B., y K. L. Cockle. 2017. Nest niche overlap among the endangered Vinaceous-breasted Parrot (*Amazona vinacea*) and sympatric cavity-using birds, mammals, and social insects in the subtropical Atlantic Forest, Argentina. *Condor*, 119: 58–72.
- Brooks, T. M., R. Barnes, L. Bartrina, S. H. M. Butchart, R. P. Clay, E. Z. Esquivel, N. I. Etcheverry, J. C. Lowen, y J. Vincent. 1993. Bird surveys and conservation in the Paraguayan Atlantic Forest: Project CANOPY '92 final report. Study Report Number 57. Cambridge, UK: BirdLife International
- Brower, L. P., y J. V. Z. Brower. 1972. Parallelism, convergence, divergence, and the new concept of advergence in the evolution of mimicry. *Connecticut Academy of Arts and Sciences* 4:57–67.
- Bull, E. L., y R. S. Holthausen. 1993. Habitat use and management of Pileated Woodpeckers in northeastern Oregon. *Journal of Wildlife Management*, 57: 335-345.
- Burt, W. H. 1930. Adaptive modifications in the woodpeckers. *University of California publications in zoology*, 32: 455–524.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24: 346 – 352.
- Cabrera, Á. L. 1953. Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Revista del Museo Eva Perón, Botánica*, 8: 87–168.
- Cabrera, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14: 1–42
- Cabrera, A. L. 1976. Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería, second edition. Tomo II. Fascículo I. Regiones fitogeográficas argentinas. Editorial Acme S. A. C. I., Buenos Aires, Argentina.

- Cabrera, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Pp. 1–85 en W. F. Kugler (ed.). Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Tomo 2. 2da edición. Acme, Buenos Aires, Argentina.
- Campanello, P. I., J. Von Below, N. I. Hilgert, N. I., K. L. Cockle, M. Villagra, D. di Francescantonio, D. S. García, M. Jaramillo, O. A. Gauto, y G. Goldstein. 2019. ¿Es posible el usosostenible del bosque en Misiones? Necesidades de manejo a diferentes escalas, investigación, intervenciones de alto impacto y más recursos económicos. *Ecología Austral*, 29: 122–137.
- Campion, D., I. Pardo, M. Elósegui, y D. Villanua. 2020. GPS telemetry and home range of the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos*: results of the first experience. *Acta Ornithologica*, 55: 77-87.
- Corrêa, A. G., 2012. Uso de habitat e distribuição do pica-pau-do parnaíba *Celeus obrieni*. Dissertation. Universidade Federal do Tocantins,
- Carlucci, M. B., V. Marcilio-Silva, y J. M. Torezan. 2021. The Southern Atlantic Forest: Use, Degradation, and Perspectives for Conservation. In: Marques, M.C.M., y C. E. V. Grelle (eds) The Atlantic Forest. Springer, Cham.
- Charman E. C., K. W. Smith, I. A. Dillon, S. Dodd, D. J. Gruar, A. Cristinacce, P. V. Grice, y R D. Gregory. 2012. Drivers of low breeding success in the Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor* in England: testing hypotheses for the decline. *Bird Study*, 59: 255–265.
- Chazarreta, L., V. Ojeda, y M. Lammertink. 2012. Morphological and foraging behavioral differences between sexes of the Magellanic Woodpecker (*Campephilus magellanicus*). *Ornitología Neotropical*, 23: 529–544.
- Chazarreta, M. L., y V. Ojeda. 2011. Magellanic Woodpecker (*Campephilus magellanicus*). In Neotropical Birds Online (T. S. Schulenberg, ed). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://neotropical.birds.cornell.edu/Species-Account/nb/species/magwoo1/overview>
- Chazdon, R. L., C. A. Peres, D. Dent, D. Sheil, A. E. Lugo, D. Lamb, N. E. Stork, y S. E. Miller. 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forest. *Conservation Biology*, 23: 1406–1417.
- Chebez, J. C. 1994. Los que se van: especies argentinas en peligro. Buenos Aires: Editorial Albatros
- Chebez, J. C. 1995. Nuevos datos sobre *Dryocopus galeatus* (Piciformes: Picidae) en la Argentina. *Hornero*, 14: 054-057
- Clements, J. F., T. S. Schulenberg, M. J. Iliff, S. M. Billerman, T. A. Fredericks, B. L. Sullivan, y C. L. Wood. 2019. The eBird/Clements Checklist of Birds of the World: v2019. Downloaded from

<https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>

- Cockle, K. L. 2010. Interspecific cavity-sharing between a Helmeted Woodpecker (*Dryocopus galeatus*) and two White-eyed Parakeets (*Aratinga leucophthalma*). *Wilson Journal of Ornithology*, 122: 803–806.
- Cockle, K. L., A. Bodrati, M. Lammertink, E. B. Bonaparte, C. Ferreyra, y F. Di Sallo. 2016. Predators of bird nests in the Atlantic Forest of Argentina and Paraguay. *Wilson Journal of Ornithology*, 128: 120–131.
- Cockle, K. L., A. Bodrati, M. Lammertink, y K. Martin. 2015. Cavity characteristics, but no habitat, influence nest survival of cavity-nesting birds along a gradient of human impact in the subtropical Atlantic Forest. *Biological Conservation*, 184: 193–200.
- Cockle, K. L., G. Capuzzi, A. Bodrati, R. Clay, H. Del Castillo, M. Velázquez, J. I. Areta, N. Farina, y R. Farina. 2007. Distribution, abundance, and conservation of Vinaceous Amazons (*Amazona vinacea*) in Argentina and Paraguay. *Journal of Field Ornithology*. 78: 21–39.
- Cockle, K. L., K. Martin, y A. Bodrati. 2017. Persistence and loss of tree cavities used by birds in the subtropical Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management*, 384: 200–207.
- Cockle, K. L., K. Martin, y G. Robledo. 2012. Linking fungi, trees, and hole-using birds in a Neotropical tree-cavity network: Pathways of cavity production and implications for conservation. *Forest Ecology and Management*, 264: 210–219.
- Cockle, K. L., K. Martin, y M. C. Drever. 2010. Supply of tree-holes limits nest density of cavity nesting birds in primary and logged subtropical Atlantic Forest. *Biological Conservation*, 143:2851– 2857.
- Cockle, K. L., M. K. Trzcinski, K. L. Wiebe, A. B. Edworthy, y K. Martin. 2019. Lifetime productivity of tree cavities used by cavity-nesting animals in temperate and subtropical forests. *Ecological Applications*, 29: e01916.
- Cockle, K. L., y J. I. Areta. 2013. Specialization on bamboo by Neotropical birds. *Condor* 115:217–20.
- Cockle, K., K. Martin, y K. Wiebe. 2011. Selection of nest trees by cavity-nesting birds in the Neotropical Atlantic forest. *Biotropica*, 43: 228–236.
- Conner, R. N., D. C. Rudolph, y J. R. Walters. 2001. *The Red-cockaded Woodpecker: Surviving in a Fire-Maintained Ecosystem*. University of Texas Press, Austin, TX, USA.
- Corrêa, A. G., 2012. *Uso de habitat e distribuição do pica-pau-do parnaíba Celeus obrieni*. Dissertation. Universidade Federal do Tocantins, Porto Nacional, Brazil.

- Covert-Bratland, K. A, W. M. Block, y T. C. Theimer. 2006. Hairy Woodpecker winter ecology in ponderosa pine forests representing different ages since wildfire. *Journal of Wildlife Management*, 70: 1379-1392.
- Cozzo, D. 1960. Ubicación y riqueza de los bosques espontáneos de pino Paraná (*Araucaria angustifolia*) existentes en la Argentina. *Revista forestal argentina*, 4: 46–54.
- Cozzo, D. 1962. Repetition of an experiment to find the relationship between size and weight of seed of *Araucaria angustifolia* and its germinative capacity and the height of seedlings. *Revista Forestal Argentina*, 6: 99-106.
- Czeszczewik, D. 2009. Foraging behaviour of White-backed Woodpeckers *Dendrocopos leucotos* in a primeval forest (Białowieża National Park, NE Poland): dependence on habitat resources and season. *Acta Ornithologica*, 44:109–118.
- Da Ponte, E., B. Mack, C. Wohlfart, O. Rodas, M. Fleckenstein, N. Oppelt, S. Dech, y C. Kuenzer. 2017. Assessing forest cover dynamics and forest perception in the Atlantic Forest of Paraguay, combining remote sensing and household level data. *Forests*, 8: 389.
- da Silva, M., J. Bañuelos Irusta, M. Câmara Rodrigues, y B. R. de Albuquerque França. 2012. Densidad poblacional y área de vida del Carpinterito de Ceará (*Picumnus limae*) en el nordeste de Brasil. *Ornitología Neotropical*, 23: 43-50.
- del Hoyo, J., y N. J. Collar. 2014. Illustrated checklist of the birds of the world: Non-passerines, vol 1. Lynx Edicions, Barcelona.
- Dhondt A. A. 2012. Interspecific competition in birds. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Galindo-Leal C., Câmara I. G. (eds). 2003. The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats and outlook. CABS and Island Press, Washington.
- Di Bitetti, M. S., G. Placci, y L. A. Dietz. 2003. A Biodiversity Vision for the Upper Paraná Atlantic Forest Eco-region: Designing a Biodiversity Conservation Landscape and setting priorities for conservation action. World Wildlife Fund. Washington D.C. pp 154
- Diamond, J. M. 1982. Mimicry of friarbirds by orioles. *Auk*, 99: 187–196.
- Drapeau, P, A. Nappi, L. Imbeau, y M. Saint-Germain. 2009. Standing deadwood for keystone bird species in the eastern boreal forest: managing for snag dynamics. *Forestry Chronicle*, 85: 227–234.
- Drever, M. C., K. E. H. Aitken, A. R. Norris, y K. Martin. 2008. Woodpeckers as reliable indicators of bird richness, forest health and harvest. *Biological Conservation*, 141: 624–634.

- Drever, M. C., y K. Martin. 2010. Response of woodpeckers to changes in forest health and harvest: Implications for conservation of avian biodiversity. *Forest Ecology and Management*, 259:958–966.
- eBird. 2021. eBird: An online database of bird distribution and abundance [web application]. eBird, Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York. Available: <http://www.ebird.org>. (Acceso [ 20 octubre 2021]).
- Elchuk, C. L., y K. L. Wiebe. 2003. Home range size of northern flickers (*Colaptes auratus*) in relation to habitat and parental attributes. *Canadian Journal of Zoology*, 81: 954-961.
- Engstrom, R. T., y F. J. Sanders. 1997. Red-cockaded Woodpecker foraging ecology in an Maduro longleaf pine forest. *Wilson Bulletin*, 109: 203-217.
- Esquivel M., A. y Peris, S. J. 2012. Estructura y organización de una comunidad de aves del Bosque Atlántico de San Rafael, Paraguay. *Ornitología Neotropical*, 23: 569-584.
- Fernández, J. M., J. A. Areta, y M. Lammertink. 2020. Does foraging competition drive plumage convergence in three look-alike Atlantic Forest woodpecker species? *Journal of Ornithology*, 161: 1105-1116.
- Franzoy, A. V., y E. R. Krauczuk. 2018. Primer registro del carpintero cara canela (*Celeus galeatus*) para la provincia de Corrientes y registros inéditos para la provincia de Misiones, Argentina. *EcoRegistros Revista*, 8: 1-4
- Fundación Vida Silvestre Argentina, y WWF. 2017. State of the Atlantic Forest: Three Countries, 148 Million People, One of the Richest Forests on Earth. Puerto Iguazú, Argentina.
- Galindo-Leal C., y I. G. Câmara (eds). 2003. The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats and outlook. Center for Applied Biodiversity Science at Conservation International and Island Press, Washington.
- Gartland, M. 1984. Los Rodales Semilleros Nativos de Araucaria angustifolia en la provincia de Misiones. III Jornadas Técnicas Bosque Implantados (Silvicultura). Eldorado.
- Gauze, G. F 1934. The struggle for existence. Baltimore, MD: The Williams & Wilkins Company.
- Gérard, J., D. Guibal, S. Paradis, M. Vernay, et al. 2011. Tropix 7. Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), Paris.
- Gill F, D. Donsker, y P. Rasmussen (eds). 2021. IOC World Bird List (v11.1).
- Gill, F., y D. Donsker (eds). 2018. IOC World Bird List(v8.1). <http://www.worldbirdnames.org/>
- Gill, F., y D. Donsker. (eds). 2019. IOC World Bird List v 9.1. Available at: <https://www.worldbirdnames.org>.

- Giraudó, A. R. 2003. Dynamics of biodiversity loss in the Argentinean Atlantic Forest: an introduction. In: Galindo-Leal C., Câmara I. G. (eds). The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook. CABS and Island Press, Washington, pp. 139–140.
- Giraudó, A. R., H. Povedano, M. J. Belgrano, E. Krauczuk, U. Pardiñas, A. Miquelarena, D. Ligier, D. Baldo, y M. Castelino. 2003. Biodiversity status of the interior Atlantic forest of Argentina. Pp. 160–180 in Galindo-Leal, C., y I. Gusmão Câmara (eds.). The Atlantic forest of South America. Island Press, Washington, DC.
- Goerck, J. M. 1997. Patterns of Rarity in the Birds of the Atlantic Forest of Brazil. *Conservation Biology*, 11: 112–118.
- Goodge, W. R. 1972. Anatomical evidence for phylogenetic relationships among woodpeckers. *Auk*, 89: 65–85.
- Gorman G. 2014. Woodpeckers of the world: the complete guide. London: Christopher Helm.
- Gorman, G. 2004. Woodpeckers of Europe. Bruce Coleman, Chalfont St. Peter, UK.
- Granada-Ríos. H. D., y N. J. Mancera-Rodríguez. 2015. Aspectos ecológicos del carpintero *Dryocopus lineatus* (Linnaeus, 1766) en Santa Fe de Antioquia, Colombia. *Ambiente y Desarrollo*, 19: 33–48.
- Gray, G. R. 1845. The genera of birds: comprising their generic characters, a notice of the habits of each genus, and an extensive list of species referred to their several genera, vol 2. Longman, Brown, Green and Longmans, London, pp 1844–1849.
- Harestad, A. S., y F. L. Bunnell. 1979. Home Range and Body Weight—A Reevaluation. *Ecology*, 60: 389–402.
- Harris, S., W. J. Cresswell, P. G. Forde, W. J. Trehwella, T. Woollard, y S. Wray. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review*, 20: 97–123.
- Hartig, F. 2019. DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level/Mixed) Regression Models. R package version 0.2.4. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- Höntschi, K. 2004. Der Kleinspecht (*Picoides minor*): Autökologie einer bestandsbedrohten Vogelart im hessischen Vordertaunus. Dissertation. University of Frankfurt.
- Hooge, P. N. 1995. Dispersal dynamics of the cooperatively breeding Acorn Woodpecker. Dissertation. University of California, Berkeley, CA, USA.



- Hooper, R. G., L. J. Niles, R. F. Harlow, y G. W. Wood. 1982. Home ranges of Red-cockaded Woodpeckers in coastal South Carolina. *Auk*, 99: 675-682.
- Husak, M. S., y J. F. Husak. 2002. Low frequency of site fidelity by Golden-fronted Woodpeckers. *Southwestern Naturalist*, 47: 110-114.
- ICMBio. 2018. Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: Volume II – Mamíferos. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade/Ministério do Meio Ambiente. Brasília, DF.
- Ilsoe, S. K., W. D. Kissling, J. Fjeldsa, B. Sandel, y J. C. Svenning. 2017. Global variation in woodpecker species richness shaped by tree availability. *Journal of Biogeography*, 44: 1824–1835.
- Imbeau, L., M. Monkkonen, y A. Desrochers. 2001. Long-term effects of forestry on birds of the eastern Canadian boreal forest: a comparison with Fennoscandia. *Conservation Biology*, 15: 1151–1162.
- IUCN. 2021. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-3. <https://www.iucnredlist.org>. Accessed on [19 Diciembre 2021].
- Izquierdo, A. E., y M. L. Clark. 2012. Spatial Analysis of Conservation Priorities Based on Ecosystem Services in the Atlantic Forest Region of Misiones, Argentina. *Forests*, 3: 764–786.
- Jenkins, S. H. 1981. Common patterns in home range-body size relationships of birds and mammals. *American Naturalist*, 118: 126-128.
- Kenward, R. 2001. A manual for wildlife radio tagging, 2nd edition. New York: Academic Press.
- Kimball, R. T., C. M. S. Mary, y E. L. Braun. 2011. A macroevolutionary perspective on multiple sexual traits in the phasianidae (Galliformes). *International Journal of Evolutionary Biology*, 2011: 1–16.
- Kisiel, D. S. 1972. Foraging behavior of *Dendrocopus villosus* and *D. pubescens* in eastern New York state. *Condor*, 72: 393–398.
- Kissinger, G., M. Herold, y V. De Sy. 2012. Drivers of Deforestation and Forest Degradation: A Synthesis Report for REDD+ Policymakers. Retrieved from [https://www.gov.uk/government/uploads/system/uploads/attachment\\_data/file/66151/Drivers\\_of\\_deforestation\\_and\\_forest\\_degradation.pdf](https://www.gov.uk/government/uploads/system/uploads/attachment_data/file/66151/Drivers_of_deforestation_and_forest_degradation.pdf)
- Kratter, A. W. 1997. Bamboo specialization by Amazonian birds. *Biotropica*, 29: 100–110.
- Krauczuk, E. R. 2008. Riqueza específica, abundancia y ambientes de las aves de Corpus Christi, San Ignacio, Misiones, Argentina. *Lundiana*, 9 :29–39.

- Krauczuk, E. R., y J. D. Baldo. 2004. Contribuição para o conhecimento da avifauna de um fragmento de floresta com araucária em Misiones, Argentina. *Atualidades Ornitológicas*, 119:6.
- Kumar, R., G. Shahabuddin, y A. Kumar. 2011. How good are managed forests at conserving native woodpecker communities? A study in sub-Himalayan dipterocarp forests of northwest India. *Biological Conservation*, 144: 1876–1884.
- Lamb, G. R. 1957. The Ivory-billed Woodpecker in Cuba. Research report No. 1. Pan-American Section, International Committee for Bird Conservation, New York, NY, USA.
- Lammertink M, C. Kopuchian, H. B. Brandl, P. L. Tubaro, y H. Winkler. 2016. A striking case of deceptive woodpecker colouration: the threatened Helmeted Woodpecker *Dryocopus galeatus* belongs in the genus *Celeus*. *Journal of Ornithology*, 157: 109–116.
- Lammertink, M. 2007. Community ecology and logging responses of Southeast Asian woodpeckers (Picidae, Aves). PhD thesis, Universiteit van Amsterdam.
- Lammertink, M. 2011. Group roosting in the Grey-and-Buff Woodpecker *Hemicircus concolor* involving large numbers of shallow cavities. *Forktail*, 27: 78–82.
- Lammertink, M. 2014. Trends in threat status and priorities in conservation of the woodpeckers of the world. *Acta Ornithologica* 49:207-219.
- Lammertink, M., D. M. Prawiradilaga, U. Setiorini, T. Z. Naing, J. W. Duckworth, y S. B. J. Menken. 2009. Global population decline of the Great Slaty Woodpecker (*Mulleripicus pulverulentus*). *Biological Conservation*, 142: 166–179.
- Lammertink, M., J. M. Fernández, y K. Cockle. 2019. Helmeted Woodpeckers roost in decay-formed cavities in large living trees: a clue to an old-growth forest association. *Condor*, 121:1–10.
- Lammertink, M., J. M. Fernández, y K. Cockle. 2020. Comparison of nesting ecology of three co-existing Atlantic Forest woodpeckers reveals narrow specialization in the Helmeted Woodpecker *Celeus galeatus*. *Acta Ornithologica*. 55: 101—110.
- Lammertink, M., K. L. Cockle, A. Bodrati, y R. E. F. Santos. 2012. Helmeted Woodpecker (*Dryocopus galeatus*). In Neotropical Birds Online (T. S. Schulenberg, ed). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://neotropical.birds.cornell.edu/Species-Account/nb/species/helwoo1/overview>
- Lammertink, M., K. L. Cockle, A. Bodrati, y R. E. F. Santos. 2020a. Helmeted Woodpecker (*Celeus galeatus*), version 1.0. In Birds of the World (T. S. Schulenberg, Editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY,

USA.

- Lammertink, M., y J. Klavins. 2012. Nest and fledgling of Helmeted Woodpecker (*Dryocopus galeatus*). *Ornitologia Neotropical*, 23: 455–460.
- Laurance, W. F. 2009. Conserving the hottest of the hotspots. *Biological Conservation*. 142:1137.
- Leighton, G. M., A. C. Lees, y E. T. Miller. 2018. The Hairy-Downy game revisited: an empirical test of the Interspecific Social Dominance Mimicry Hypothesis. *Animal Behaviour*, 137:141–148.
- Leite, G. A., R. T. Pinheiro, J. E. Marcelino, J. E. C. Figueira, y J. H. C. Delabie. 2013. Foraging behavior of Kaempfer's Woodpecker (*Celeus obrieni*), a bamboo specialist. *Condor*, 115:221–229.
- Lima, C. M., J. C. Gonzalez, T. R. Vaz da Costa, R. S. Pereira, J. B. M. Lima, y M. D. Alves Lima. 2013. Comportamento da cor de laminas de madeira de Pau-marfim (*Balfourodendron riedelianum*) tratada com produtos de acabamento. *Revista Arvore*, 37: 377–384.
- Lima, S. L. 1990. The influence of models on the interpretation of vigilance. In: Interpretation and explanation in the study of animal behaviour: Vol. 2. Explanation, evolution and adaptation (ed. by M. Bekoff and D. Jamieson), pp. 246–267. Boulder, Colorado: Westview Press
- Lorenz, T. J., K. T. Vierling, J. M. Kozma, J. E. Millard, y M. G. Raphael. 2015. Space use by White-headed Woodpeckers and selection for recent forest disturbances. *Journal of Wildlife Management*, 79: 1286–1297.
- MacArthur, R. H. 1958. Population ecology of some warblers of Northeastern coniferous forests. *Ecology*, 39: 599–619.
- Machado, C. G. 1999. Composição e estrutura de bandos mistos de aves na Mata Atlântica do alto da Serra do Paranapiacaba, SP. *Revista Brasileira Biologia* 59:75–85.
- Malekan I. S. 2011. Lineated Woodpecker (*Dryocopus lineatus*). In: Schulenberg T.S. (ed.). Neotropical birds online. Ithaca: Cornell Lab of Ornithology. (Acceso el 29 marzo 2021).
- Manegold, A., y T. Töpfer. 2012. The systematic position of *Hemicircus* and the stepwise evolution of adaptations for drilling, tapping and climbing up in true woodpeckers (Picinae, Picidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 51: 72–82.
- Manning, E. T. y M. Shepard. 1999. An assessment of forest breeding birds and stand structure at Currie Creek, South Island Forest District, Vancouver Island, B.C. (year 5). Port Alberni, BC: South Island Forest District.

- Marini, M. Â., y F. I. Garcia. 2005. Bird Conservation in Brazil. *Conservation Biology*, 19: 665–671.
- Martin, K., K. E. H. Aitken, y K. L. Wiebe. 2004. Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: nest characteristics and niche partitioning. *Condor*, 106: 5–19.
- Martin, P. R., y T. E. Martin. 2001. Behavioral interactions between coexisting species: song playback experiments with wood warblers. *Ecology*, 82: 207–218.
- Mellen, T. K., E. C. Meslow, y R. W. Mannan. 1992. Summertime home range and habitat use of Pileated Woodpeckers in western Oregon. *The Journal of Wildlife Management*, 56: 96–103.
- Melo, R. R., D. B. Araldi, D. M. Stangerlin, M. T. Müller, y D. A. Gatto. 2013. Uso das características tecnológicas da madeira para o agrupamento de espécies florestais. *Nativa*, 1–7.
- Mikusiński, G. 2006. Woodpeckers: Distribution, conservation, and research in a global perspective. *Annales Zoologici Fennici*, 43: 86–95.
- Miller, E. T., G. M. Leighton, B. G. Freeman, A. C. Lees, y R. A. Ligon. 2019. Ecological and geographical overlap drive plumage evolution and mimicry in woodpeckers. *Nature Communications*, 10: 1602.
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable y Aves Argentina (MAyDS y AA). 2017. Categorización de las Aves de la Argentina 2015. Informe del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación y de Aves Argentinas. Buenos Aires, Argentina.
- Ministerio de Ecología y Recursos Naturales Renovables. 1987. Diámetros mínimos de corta. Decreto 1617/88. Posadas, Argentina
- Mittermeier, R. A., P. R. Gil, M. Hoffmann, J. Pilgrim, J. Brooks, C. G. Mittermeier, y G. A. Da Fonseca. 2005. Hotspots revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. Mexico City, Mexico: Cemex.
- Mori, S. 2005. Foraging habitat use by the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* in a fragmented forest landscape. *Ornithological Science*, 4: 179–182.
- Mori, S. 2005. Foraging habitat use by the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* in a fragmented forest landscape. *Ornithological Science*, 4:179–182.
- Mouchard, A. 2019. Etimología de los nombres científicos de las aves de Argentina su significado y origen. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Vazquez Mazzini eds. Ciudad Autónoma de Buenos Aires - República Argentina.

- Muller, J., J. Pollath, R. Moshammer, y B. Schroder. 2009. Predicting the occurrence of Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* on a regional scale, using forest inventory data. *Forest Ecology and Management*, 257: 502–509.
- Murphy, E. C., y W. A. Lehnhausen. 1998. Density and foraging ecology of woodpeckers following a stand-replacement fire. *Journal of Wildlife Management*, 62: 1359-1372.
- Myers, M., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. Da Fonseca, y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853–858.
- Nappi, A., P. Drapeau, y A. Leduc. 2015. How important is dead wood for woodpeckers foraging in eastern North American boreal forests? *Forest Ecology and Management*, 346: 10–21.
- Nesbitt, S. A., D. T. Gilbert, y D. B. Barbour. 1978. Red-cockaded Woodpecker fall movements in a Florida flatwoods community. *Auk*, 95:145-151.
- Newell, P., S. King, y M. Kaller. 2009. Foraging behaviour of Pileated Woodpeckers in partial cut and uncut bottomland hardwood forest. *Forest Ecology and Management*, 258: 1456–1464
- Newton, I. 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biological Conservation*. 70: 265–276.
- Newton, I. 2013. Bird Populations. Harper Collins, London, UK. R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Noel, B. L. 2011. Breeding ecology of the Pileated Woodpecker (*Dryocopus pileatus*) in bottomland forests of eastern Arkansas, with reference to the conservation of the Ivory-billed Woodpecker (*Campephilus principalis*). Dissertation. Arkansas State University, Jonesboro, AR, USA.
- O'Brien, L., A. Schuck, C. Fraccaroli, E. Pötzelsberger, G. Winkel, y M. Lindner. 2021. Protecting old-growth forests in Europe - a review of scientific evidence to inform policy implementation. Final report. European Forest Institute.
- Ojeda, V. S., y L. Chazarreta. 2006. Provisioning of Magellanic Woodpecker (*Campephilus magellanicus*) nestlings with vertebrate prey. *Wilson Journal of Ornithology*, 118: 251–254.
- Ojeda, V. S., y L. Chazarreta. 2014. Home range and habitat use by Magellanic Woodpeckers in an Maduro forest of Patagonia. *Canadian Journal of Forest Research*, 44: 1265–1273.
- Olson, D. M., E. Dinerstein, y E. D. Wikramanayake, et al. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map

of life on Earth. *Bioscience*, 51: 933–938.

- Omland, K. E., y S. M. Lanyon. 2000. Reconstructing plumage evolution in orioles (icterus) - repeated convergence and reversal in patterns. *Evolution*, 54: 2119–33.
- Pasinelli, G. 2000. Oaks (*Quercus* sp.) and only oaks? Relations between habitat structure and home range size of the Middle Spotted Woodpecker (*Dendrocopos medius*). *Biological Conservation*, 93: 227–235.
- Pasinelli, G., J. Hegelbach, y H. U. Reyer. 2001. Spacing behavior of the Middle Spotted Woodpecker in central Europe. *Journal of Wildlife Management*, 65: 432–441.
- Pechacek, P. 2004. Spacing behavior of Eurasian Three-toed Woodpeckers (*Picoides tridactylus*) during the breeding season in Germany. *Auk*, 121: 58–67.
- Pechacek, P., y W. d' Oleire-Oltmanns. 2004. Habitat use of the Three-toed Woodpecker in central Europe during the breeding period. *Biological Conservation*, 116: 333–341.
- Pedroza Guimaraes, D. y E. Guilherme. 2021. Structure and home range size of mixed-species bird flocks in a Bamboo Forest in Southwestern Amazonia. *Acta Ornithologica*, 56: 95–108
- Peters, J. L. 1948. Check-list of birds of the world, vol 6. Museum of Comparative Zoology, Cambridge
- Piquer-Rodríguez, M., V. Butsic, P. Gärtner, L. Macchi, M. Baumann, G. Gavier Pizarro, J. N. Volante, I. N. Gasparri, y T. Kuemmerle. 2018. Drivers of agricultural land-use change in the Argentine Pampas and Chaco regions. *Applied Geography*, 91: 111–122.
- Power, D. M. 1971. Warbler ecology: diversity, similarity, and seasonal differences in habitat segregation. *Ecology*, 52: 434–443.
- Prum, R. O. 2014. Interspecific social dominance mimicry in birds. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 172: 910–941.
- Prum, R. O., y L. Samuelson. 2012. Evolution of interspecific social dominance mimicry modeled by the “Hairy-Downy” game. *Journal of Theoretical Biology*, 313: 42–60.
- Prum, R. O., y L. Samuelson. 2016 Mimicry cycles, traps, and chains: The coevolution of toucan and kiskadee mimicry. *American Naturalist*, 187: 753–764.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical

Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>

- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. In H. Syge (Ed.), *The biological aspects of rare plant conservation* (pp. 205–217). Chichester, UK: John Wiley & Sons.
- Remsen, J. V., y S. K. Robinson. 1990. A classification scheme for foraging behaviour of birds in terrestrial habitats. *Studies in Avian Biology*, 13: 144–160.
- Renken, R. B., y E. P. Wiggers. 1989. Forest characteristics related to Pileated Woodpecker territory size in Missouri. *Condor*, 91: 642-652.
- Rezende, C. L., F. R. Scarano, E. D. Assad, C. A. Joly, J. P. Metzger, B. B. N. Strassburg, M. Tabarelli, G. A. Fonseca, y R. A. Mittermeier. 2018. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16: 208–214.
- Ribeiro, M. C., A. C. Martensen, J. P. Metzger, M. Tabarelli, F. Scarano, y M. K. Fortin. 2011. The Brazilian Atlantic forest: a shrinking biodiversity hotspot. In: Zachos F. E., Habel J. C. (eds). *Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas*. Springer, Heidelberg, Germany, pp. 405–434.
- Ribeiro, M. C., J. P. Metzger, A. C. Martensen, F. J. Ponzoni, y M. M. Hirota. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142: 1141–1153.
- Richter, H. G., y M. J. Dallwitz. 2019. Commercial timbers: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval v 9 April 2019. Available at: <https://www.deltaintkey.com/wood/en/index.htm>
- Riegner, M. F. 2008. Parallel evolution of plumage pattern and coloration in birds: implications for defining avian morphospace. *Condor*, 110: 599– 614.
- Ríos, R. C. 2006. Caracterización florística e fitosociológica da vegetação arbórea em três unidades pedológicas do Parque Provincial Cruce Caballero, Misiones, Argentina. Diss. Mestre em Ciências Florestais, Univ. Federal do Paraná, Curitiba, Brazil.
- Rios, R. C., F. Galvao, y G. R. Curcio. 2010. Estructura de las principales especies arboreas en el Parque Cruce Caballero y su similitud florística con áreas de Argentina y de Brasil. *Ciencia Florestal*, 20: 193–206.
- Roberge, J.-M., P. Angelstam y M.-A. Villard. 2008. Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests - Deriving quantitative targets for conservation planning. *Biological Conservation*, 141: 1728-1729.

- Rodrigues, R. R., R. A. F. Lima, S. Gandolfi, y A. G. Nave. 2009. On the restoration of highdiversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation*, 142: 1242–1251.
- Rolstad, J., B. Løken, y E. Rolstad. 2000. Habitat selection as a hierarchical spatial process: the Green Woodpecker at the northern edge of its range. *Oecologia*, 124: 116-129.
- Rolstad, J., P. Majewski y E. Rolstad. 1998. Black Woodpecker use of habitats and feeding substrates in a managed Scandinavian forest. *Journal of Wildlife Management*, 62: 11-23.
- Rolstad, J., P. Majewski, y E. Rolstad. 1998. Black Woodpecker use of habitats and feedingsubstrates in a managed Scandinavian forest. *Journal of Wildlife Management*, 62: 11–23.
- Rolstad, J., y E Rolstad. 1995. Seasonal patterns in home range and habitat use of the Grey-headed Woodpecker *Picus canus* as influenced by the availability of food. *Ornis Fennica*, 72: 1-13.
- Rosa, M. R., P. H. S. Brancalion, R. Crouzeilles, L. R. Tambosi, R. R. Piffer, F. E. B. Lenti, M. Hirota, E. Santiami, y J. P. Metzger. 2021. Hidden destruction of older forests threatens Brazil's Atlantic Forest and challenges restoration programs. *Science Advances*, 7: 1-8.
- Rota, C. T., M. A. Rumble, J. J. Millspaugh, C. P. Lehman, y D. C. Kesler. 2014. Space-use and habitat associations of Black-backed Woodpeckers (*Picoides arcticus*) occupying recently disturbed forests in the Black Hills, South Dakota. *Forest Ecology and Management*, 313: 161-168.
- Ruschel, A. R., E. S. Nodari, M. P. Guerra, y R. O. Nodari. 2003. Evolucao do uso e valorizacao das especies madeiraveis da Floresta Estacional Decidual do Alto-Uruguai, SC. *Ciencia Florestal*, 13: 153–166.
- Ruxton, G. D., T.N. Sherratt, y M. P. Speed. 2005. Avoiding attack: The evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry. New York, NY: Oxford University Press.
- Santos, R. E. F. 2008. *Dryocopus galeatus* (Temminck, 1822): registro documentado e novas informações para o Vale do Rio Itajaí, Santa Catarina, Brasil. *Atualidades Ornitológicas*, 143: 20–23.
- Schneider, M. 2018. Untersuchung der Lebensraumansprüche des Grauspechts *Picus canus* und seiner Verbreitungsgrenze in Niedersachsen. Dissertation. Georg August Universität Göttingen
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27–39.
- Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist*, 122: 240–285.
- SEAM (Secretaría del Ambiente). 2006. Resolución N° 2243/06. Por la Cual se Actualiza el Listado de Especies de la Vida Silvestre en Extinción; Secretaría del Ambiente: Asunción, Paraguay, p. 32.



- Shakya, S. B., J. Fuchs, J. M. Pons, F. H. y Sheldon. 2017. Tapping the woodpecker tree for evolutionary insight. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 116: 182–191.
- Short, L. L. 1970. The habits and relationships of the Magellanic Woodpecker. *Wilson Bulletin*, 82: 113-240.
- Short, L. L. 1973. Habits of some Asian woodpeckers (Aves, Picidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 152: 253–364.
- Short, L. L. 1982. Woodpeckers of the world. Delaware Museum of Natural History, Greenville, Delaware.
- Sibley, C. G., y B. L. Monroe. 1990. Distribution and taxonomy of birds of the world. Yale University Press, New Haven.
- Sistema de Información de Biodiversidad, Administración de Parques Nacionales. 2021. <https://sib.gov.ar/especies/celeus-galeatus?>. Visitado el 10 de octubre de 2021.
- Socolar, S. J., S. K. Robinson, y J. Terborgh. 2013. Bird diversity and specialist bird occurrence in two bamboo die-offs in southeastern Peru. *Condor*, 115: 253–262.
- Sokal, R. R., y F. J. Rohlf. 1995. Biometry, 3rd edn. Freeman, New York.
- Soto, G. E., C. G. Pérez-Hernández, I. J. Hahn, A. D. Rodewald, y P. M. Vergara. 2017. Tree senescence as a direct measure of habitat quality: Linking red-edge vegetation indices to space use by Magellanic Woodpeckers. *Remote Sensing of Environment*, 193: 1-10.
- Tanner, J. T. 1942. The Ivory-billed Woodpecker. National Audubon Society Research Report No. 1. National Audubon Society; New York, USA.
- Tanner, J. T. 1964. The decline and present status of the Imperial Woodpecker of Mexico. *Auk* 81: 74–81.
- Tavakilian, G., A. Berkov, B. Meurer-Grimes, y S. Mori. 1997. Neotropical tree species and their faunas of xylophagous longicorns (Coleoptera: Cerambycidae) in French Guiana. *Botanical Review*, 63: 303–355.
- Tingley, M. W., A. N. Stillman, R. L. Wilkerson, S. C. Sawyer, y R. B. Siegel. 2020. Black-backed woodpecker occupancy in burned and beetle-killed forests: Disturbance agent matters. *Forest Ecology and Management*, 455: 117964.
- Tingley, M. W., R. L. Wilkerson, M. L. Bond, C. A. Howell, y R. B. Siegel. 2014. Variation in home-range size of Black-backed Woodpeckers. *Condor*, 1163: 325-340.
- Tjernberg, M., K. Johnsson, y S. G. Nilsson. 1993. Density variation and breeding success of the Black

---

Woodpecker *Dryocopus martius* in relation to forest fragmentation. *Ornis Fennica*, 70: 155–162.

- Tomasevic, J. A., y J. M. Marzluff. 2018. Use of suburban landscapes by the Pileated Woodpecker (*Dryocopus pileatus*). *Condor*, 120: 727-738.
- Tremblay, J. A., D. L. Leonard Jr., y L. Imbeau. 2020. American Three-toed Woodpecker (*Picoides dorsalis*), version 1.0. In *Birds of the World* (P. G. Rodewald, ed.). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Tremblay, J. A., J. P. Ibarzabal, y L. Savard. 2010. Foraging ecology of Black-backed Woodpeckers (*Picoides arcticus*) in unburned eastern boreal forest stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 40: 991–999.
- Tremblay, J., J. Ibarzabal, C. Dussault, y J. L. Savard. 2009. Habitat requirements of breeding Black-backed Woodpeckers (*Picoides arcticus*) in managed, unburned boreal forest. *Avian Conservation and Ecology*, 4:2.
- Tremblay, J.A., J. P. L. Savard, y J. Ibarzabal. 2015. Structural retention requirements for a key ecosystem engineer in conifer-dominated stands of a boreal managed landscape in eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 357: 220–227.
- Vale, M. M., L. Tourinho, M. L. Lorini, H. Rajão, y M. S. L. Figueiredo. 2018. Endemic birds of the Atlantic Forest: traits, conservation status, and patterns of biodiversity. *Journal of Field Ornithology*, 89: 193–206.
- Vergara, P., y R. P. Schlatter. 2004. Magellanic Woodpecker (*Campephilus magellanicus*) abundance and foraging in Tierra del Fuego, Chile. *Journal of Ornithology*, 145: 343–351.
- Vergara, P.M., G. E. Soto, D- Moreira-Arce, A. D. Rodewald, L. O. Meneses, y C. G. Pérez- Hernández. 2016. Foraging behaviour in Magellanic Woodpeckers is consistent with a multi-scale assessment of tree quality. *PLoS ONE*, 11: e0159096.
- Vergara-Tabares, D. L., M. Lammertink, E. G. Verga, A. Schaaf, y J. Nori. 2018. Gone with the forest: Assessing global woodpecker conservation from land use patterns. *Diversity and Distributions*, 24: 640–651.
- Vida Silvestre (Fundación Vida Silvestre Argentina), y WWF, 2017. State of the Atlantic Forest: Three countries, 148 million people, one of the richest forests on earth. Puerto Iguazú, Argentina, 148 pages.
- Villard, P. 1994. Foraging behavior of Black-backed and Three-toed woodpeckers during spring and summer in a Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Zoology*, 72: 1957–1959.
- Villard, P., y A. Rousteau. 1998. Habitats, density, population size, and the future of the Guadeloupe

Woodpecker (*Melanerpes herminieri*). *Ornitología Neotropical*, 9: 121-128.

Virkkala, R. 2006. Why study woodpeckers? The significance of woodpeckers in forest ecosystems. *Annales Zoologici Fennici*, 43: 82–85.

Wallace, A. R. 1869. *The Malay Archipelago*. Weidenfeld & Nicholson, London.

Webb, D. M., y W. S. Moore. 2005. A phylogenetic analysis of woodpeckers and their allies using 12S, Cyt *b*, and COI nucleotide sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36: 233–248.

Weisshaupt, N., R. Arlettaz, T. S. Reichlin, A. Tagmann-Ioset, y M. Schaub. 2011. Habitat selection by foraging Wrynecks *Jynx torquilla* during the breeding season: identifying the optimal habitat profile. *Bird Study*, 58: 111-119.

Wiens, J. A. 1989. *Ecology of bird communities*. Vol. I & II. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Wiktander, U., O. Olson, y S. G. Nilsson. 2001. Seasonal variation in home-range size, and habitat area requirement of the Lesser Spotted Woodpecker (*Dendrocopos minor*) in southern Sweden. *Biological Conservation*, 100: 387-395.

Williams, J. B. 1975. Habitat utilization by four species of woodpeckers in a central Illinois woodland. *The American Midland Naturalist* 93:354–367.

Willis, E. O. 1989. Mimicry in bird flocks of cloud forests in southeastern Brazil. *Revista Brasileira Biologia*, 49: 615–619.

Winkler, D. W., S. M. Billerman, y I. J. Lovette. 2020. Woodpeckers (Picidae), version 1.0. In *Birds of the World* (S. M. Billerman, B. K. Keeney, P. G. Rodewald, y T. S. Schulenberg, eds). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Winkler, H., A. Gamauf, F. Nittinger, y E. Haring. 2014. Relationships of Old World woodpeckers (Aves: Picidae)—new insights and taxonomic implications. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, Serie B*, 116: 69–86.

Winkler, H., D. A. Christie, y D. Nurney .1994. The colourful world of woodpeckers: an Oriental perspective. *Oriental Bird Club Bulletin*, 19: 30–33

Winkler, H., D. A. Christie, y D. Nurney. 1995. *Woodpeckers. A guide to the woodpeckers, piculets and wrynecks of the World*. Pica Press, Sussex, UK

Winkler, H., D. A. Christie, y G. M. Kirwan. 2020. Robust Woodpecker (*Campephilus robustus*), version 1.0.

---

In Birds of the World (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, and E. de Juana, Editors).  
Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Winkler, H., y D. A. Christie. 2002. Family Picidae (Woodpeckers), p. 296–555. In J. del Hoyo; A. Elliot and J. Sargatal [EDS.], Handbook of the birds of the world, vol. 7. Lynx Edicions, Barcelona, Spain. pp. 296–555.

WWF. 2000. The Global 200 Ecoregions: A User's Guide. World Wildlife Fund, Washington, D.C., 33 pp