

Universidad Nacional del Nordeste  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

*Servicios ecosistémicos brindados por aves  
frugívoras dispersoras de semillas en bosques con  
ganadería extensiva del Espinal de la provincia  
de Entre Ríos*

Brenda Yamile Guidetti

Director: Guillermo C. Amico  
Co-director: Sebastián Dardanelli

Lugar de trabajo:  
Grupo ECODES, Departamento de Ecología, Genética y Evolución,  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires e  
IEGEB (UBA-CONICET)

Tesis presentada en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al título de  
Doctora de la Universidad Nacional del Nordeste en Biología

2020

## Resumen

El objetivo de esta tesis fue caracterizar el servicio ecosistémico de dispersión de semillas brindado por aves en bosques bajo ganadería extensiva del Espinal de la provincia de Entre Ríos. Entre los años 2015 y 2018 se realizaron muestreos en 11 sitios de estudio con distintos niveles de ganadería extensiva. Se observó el consumo de frutos carnosos y se tomaron muestras de heces y regurgitados, identificando las especies de aves que dispersan semillas y categorizándolas de acuerdo a su efectividad. Las especies que más aportaron al servicio fueron *Saltator aurantiirostris*, *Elaenia parvirostris*, *Thraupis sayaca*, *Turdus amaurochalinus* y *Turdus rufiventris*. Una gran cantidad de aves granívoras, insectívoras u omnívoras también dispersaron semillas, reforzando la idea de que la frugivoría es un rasgo relativamente oportunista en ambientes estacionales. El comportamiento de estas especies promueve el movimiento ocasional de semillas desde el interior de la cobertura del bosque hasta bordes y áreas abiertas degradadas. La red conformada por plantas de frutos carnosos y aves dispersoras de semillas que interactúan en el bosque de Espinal entrerriano tiene dependencias asimétricas, siguiendo un modelo donde muchas especies interactúan con pocas especies del otro grupo y vice-versa. Los índices que describen la estructura de la red revelaron baja conectividad, poco anidamiento y cierta modularidad. De acuerdo a la posición central que ocupan en la red de interacciones, las aves identificadas como principales dispersoras de semillas también constituyen eslabones claves para mantener la cohesión y la estabilidad del entramado. Además, fueron analizados los factores que podrían tener relación con los componentes cuantitativos y cualitativos del ensamble de dispersoras y semillas dispersadas. La abundancia y la riqueza de las aves dispersoras de semillas y la abundancia de semillas dispersadas se relacionaron positivamente con la disminución de la cobertura arbustiva, la extracción de madera seca para leña y una mayor carga ganadera instantánea. La altura del pasto, asociada con la intensidad de pastoreo, actuó de manera inversa al resto de las variables vinculadas con la actividad ganadera. Además, quedó en evidencia que la abundancia y la riqueza de las aves dispersoras de semillas, pero sobre todo la abundancia de semillas dispersadas, se relacionan positivamente con la riqueza específica de la vegetación leñosa. La abundancia de semillas dispersadas disminuyó con el aumento de la riqueza de aves dispersoras de semillas (lo que podría tener relación con la variabilidad en la efectividad de dispersión de las distintas especies), mientras que la riqueza de especies de semillas dispersadas aumentó a mayor abundancia de aves dispersoras de semillas (probablemente debido a una mayor exploración de los recursos disponibles). La riqueza de aves dispersoras y sobre todo la abundancia de semillas dispersadas estuvieron positivamente relacionadas con la abundancia de frutos, sin embargo la abundancia de aves dispersoras se relacionó de manera contraria (probablemente porque al aumentar la disponibilidad de frutos, las aves que los consumen se distribuyen de manera más homogénea en todo el parche, o bien, porque al aumentar la densidad de individuos entran en juego procesos como competencia y territorialidad). Finalmente, entre los años 2014 y 2016 se realizó una experiencia a campo y una serie de meta-análisis a escala global para evaluar la efectividad de las perchas artificiales en áreas donde los bosques nativos fueron reemplazados por cultivos, pastizales o pasturas. Los resultados indicaron que el

uso de perchas produce una lluvia de semillas más abundante y rica en especies en comparación con la que reciben las áreas abiertas sin ningún tipo de intervención. La gran magnitud de semillas dispersadas de *Ligustrum* sp., *Morus alba* y *Asparagus setaceus* pone en duda si no sería conveniente evitar el uso de perchas en sitios invadidos por especies de plantas exóticas. No obstante, las perchas artificiales se presentaron como una práctica capaz de superar la falta de llegada de semillas de frutos carnosos, promoviendo la sucesión y la regeneración vegetal en áreas deforestadas y/o degradadas dentro de un amplio rango de ecosistemas nativos. Los aportes de este trabajo enriquecen las bases para la valoración del servicio ecosistémico de dispersión de semillas por aves y su integración en el planeamiento y la toma de decisiones en relación al uso sustentable, monitoreo, conservación y restauración del bosque en el Espinal de la provincia de Entre Ríos.

*Palabras clave: aves frugívoras, bosque de Espinal entrerriano, dispersión de semillas, ganadería extensiva, perchas artificiales, redes de interacción, restauración de ecosistemas.*

## Abstract

The aim of this thesis was to characterize the ecosystem service of seed dispersal provided by birds in the forests of the province of Entre Ríos. Between 2015 and 2018, 11 study sites with different levels of extensive livestock were sampled. Observations of fleshy fruits consumption were made and feces and regurgitated samples were taken, identifying seed dispersal species and categorizing them according to their effectiveness. The species that most contributed with the service were *Saltator aurantirostris*, *Elaenia parvirostris*, *Thraupis sayaca*, *Turdus amaurochalinus* and *Turdus rufiventris*. A large number of granivorous, insectivorous and omnivorous birds also dispersed fleshy fruits seeds, reinforcing the idea that frugivory is an opportunistic trait in seasonal environments. The behavior of these bird species promote occasional seeds movement from the forest cover interior to degraded and open areas. The network constituted by fleshy fruits plants and all the seed dispersal birds that interact in the Espinal forest of Entre Ríos have asymmetric dependencies, fitting a model where many species interact with few species of the other group and vice versa. Descriptive indexes of network structure reveal low connectivity, low nesting and certain modularity. According to their central position in the network, bird species identified as main seed dispersers are also key links that maintain framework cohesion and stability. As well, the factors that could be related with quantitative and qualitative components of the seed dispersal birds assemblage and dispersed seeds were analyzed. The abundance and richness of seed dispersal birds and the dispersed seeds abundance, related positively with shrub cover reduction, extraction of firewood and higher livestock density. The grass height, associated to the grazing intensity, acted inversely to the rest of the variables involved with livestock activity. Further, it was evident that abundance and richness of the seed dispersal birds, and even more abundance of dispersed seeds, relate positively to woody vegetation specific richness. The abundance of dispersed seeds decreased with the increase of the seed dispersal birds richness (which can have to do with variability in dispersal effectiveness between bird species), while the richness of dispersed seeds was greater with higher amount of seed dispersal birds (probably due to further exploration of resources). The richness of seed dispersal birds and the abundance of dispersed seeds were positively related to the abundance of fruits, but the abundance of frugivores was related in a contrary way (probably because when availability of fruits increase, the birds that consume them distribute more homogeneously throughout the patch, or because, when individuals density increase, competition and territoriality processes come into play). Finally, between 2014 and 2016, a field experiment and a series of global scale meta-analyses were conducted to evaluate the effectiveness of artificial perches in areas where native forests were replaced by crops, grassland or pastures. The use of perches produced a more abundant seed rain and with higher species richness compared to that one received by open areas without intervention. The magnitude of dispersed *Ligustrum* sp., *Morus alba* and *Asparagus setaceus* seeds question whether it would not be convenient to avoid the use of perches in sites invaded by exotic species. However, perches were presented as a practice able to overcome the lack of fleshy fruits seeds arrival, promoting succession and plant regeneration in deforested and/or degraded areas within a wide range of native ecosystems. The contributions of this work improve the bases for the valuation of the ecosystem service of seed dispersal by frugivorous birds, and its integration into planning and decision-making regarding the sustainable use, monitoring, conservation and restoration of the Espinal forest in Entre Ríos.

*Keywords: artificial perches, ecosystem restoration, Espinal forest of Entre Rios Province, extensive livestock, frugivorous birds, networks, seed dispersal.*

## Índice

Agradecimientos .....	6
Prefacio .....	8
1. Introducción general.....	11
Servicios ecosistémicos que brindan las aves .....	11
Dispersión de semillas de frutos carnosos.....	12
Factores de cambio que actúan sobre la dispersión de semillas.....	13
Organización de la tesis.....	14
2. Área de estudio.....	15
Ecorregión del Espinal .....	15
Distrito del Ñandubay .....	19
Sitios de estudio .....	23
3. El ensamble de aves dispersoras .....	26
Introducción .....	26
Métodos.....	28
Resultados .....	30
Discusión.....	36
4. Red de interacciones entre plantas de frutos carnosos y aves dispersoras .....	41
Introducción .....	41
Métodos.....	42
Resultados .....	45
Discusión.....	51
5. Relación de los frugívoros y la dispersión de semillas con la ganadería extensiva .....	57
Introducción .....	57
Métodos.....	60
Resultados .....	61
Discusión.....	65
6. Perchas artificiales para aves como herramienta de restauración .....	70
Introducción .....	70
Métodos.....	72
Resultados .....	77
Discusión.....	82
7. Conclusiones generales .....	87
Bibliografía .....	93
Apéndice A.....	122
Apéndice B.....	125
Apéndice C.....	127
Apéndice D.....	131

### **Agradecimientos**

Quiero agradecer en primer lugar a mis directores, Guillermo Amico y Sebastián Dardanelli, por el estímulo que me han brindado en estos años, por hacerse tiempo para mis consultas, por adaptarse y encontrar las maneras para continuar cuando se interpusieron obstáculos, por confiar en mi capacidad y mi criterio.

A mi codirector de beca, Javier López de Casenave, que tan gentilmente me recibió en su lugar de trabajo, se puso a disposición, me aconsejó y me animó a seguir. Su visión de las cosas, la dedicación por lo que hace y su impecable desempeño dentro del ámbito científico y académico, son y serán un grandioso ejemplo para mí.

A mis compañeras del grupo ECODES, Florencia Miretti, Carolina Paris, Laura Andrade, Carolina Guerra Navarro, Ana Cao, Lucia Vullo y Andrea Avalos, que inmediatamente hicieron eco de mi llegada, me recibieron de la mejor manera y a lo largo de estos últimos años amenizaron con su presencia el día a día, estuvieron siempre dispuestas a escucharme y ayudar en lo que sea que necesitara (dentro y fuera de la oficina).

A mis compañeros/as de INTA, en especial a Sonia Canavelli, Noelia Calamari y Laura Addy Orduna, por ser las primeras en orientarme.

Agradezco profundamente a Fabricio Reales, que colaboró en la selección de los sitios de estudio, organizó de manera inigualable las campañas de campo, me acompañó y trabajó a la par en mis muestreos, compartiendo generosamente sus conocimientos, su vasta experiencia en el Espinal entrerriano y su amor por lo que hace. Sin su ayuda hubiera sido muy difícil realizar esta tesis.

Agradezco muy especialmente a Don Flores, a la familia Verón, a la familia Miño, a Andrés Kinstler y a Ignacio Echagüe, por abrirnos las puertas y hospedarnos amablemente en más de una oportunidad, por ponerse a nuestra entera disposición de manera desinteresada, por compartirnos sus saberes e involucrarse en nuestra tarea. También al personal del polideportivo municipal de San José Feliciano, del establecimiento Chapuitá, de la Escuela Agrotécnica N° 52 Manuel Bernard, a Valeria Tiropolis y Alba Flores de la Escuela Juan Bautista Alberdi, a Alfredo Berduc del Parque General San Martín, por confiar y colaborar con este trabajo, facilitándome la labor enormemente.

A Fátima Miño por acompañarme tantas veces y ayudarme de manera sumamente responsable con el trabajo de perchas artificiales y la identificación de semillas en el laboratorio. A Eimi Altamirano, Andrea Chappuis, Francisco Cataudela, Elías Sigura y Ana Jiménez por ayudarme y hacer muchísimo más placenteras las campañas de muestreo. También a mis padres, que siempre estuvieron absolutamente dispuestos a colaborar de múltiples e insólitas maneras con el trabajo de campo y más de una vez fueron los que me sacaron del paso.

Agradezco a Amalia Suarez y Norma Deginani que me recibieron para consultar el herbario del Instituto Darwinion. Agradezco también a Lucia Babino del Servicio de Estadística del IEGEBA y a Walter S. Svagelj que me ayudaron a buscar soluciones para algunos análisis estadísticos. A Claudia Alzugaray, a Silvana Sione y Lucrecia Herrero que me acercaron material y despejaron dudas. A Francisco Cianfagna que rápidamente resolvió mi problema cuando consulté por coordenadas y capas vectoriales.

Agradezco el apoyo institucional y financiero de Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) - EEA Paraná, del Departamento de Ecología, Genética y Evolución (EGE- Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires) y del Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires (IEGEB- UBA- CONICET). Este trabajo también fue parcialmente financiado por IDEA WILD y FONTAGRO.

Por otra parte, quiero agradecer a Santiago, Carrie, Mathilde y Cami, que dejaron que a menudo algún lugar de la casa se convirtiera también en espacio de trabajo. También a Brenda Tourn, Juan Curto, Fernando Marchi, Sofí Esper, que compartieron su casa para que yo trabajara allí alguna que otra vez.

Agradezco a mis colegas de la danza (especialmente a mis amigos/as: la Chino, Euge Roces, Sofí Esper, Vanina, Mati, Stella, Rodo, Turka, Gabi Lavagnino). El interés que siempre han demostrado por lo que hago ha sido fundamental para que en más de una oportunidad yo recobrar el entusiasmo, también para que entendiera un poco la manera en que todo lo que soy se relaciona, dialoga, se integra y se potencia.

Finalmente, agradezco el apoyo continuo de mis padres, de mi hermana, de mis amigos/as y compañeros de vida (Popi, Pame, Cele, Vicho, Victor, Sol Appiolazza, Marie Seehaus, Ale, Negro, Periya, Fede, Fran). A lo largo de estos años han respetado mis espacios y mis tiempos, me han escuchado, han intentado comprender, me han contenido aun sin entender, han pensado alternativas a mis problemas, me han hecho ver las cosas de otra manera, me han sacado de la abstracción, me han dado aliento y han celebrado mis logros. A todos/as ellos/as, muchas, muchas gracias por creer en mí.

## **Prefacio**

Los servicios ecosistémicos son, de acuerdo a la *United Nations Millennium Ecosystem Assessment* (Alcamo, 2003), “procesos naturales que benefician a los humanos”. Esta definición es similar a la de Daily (1997) que entiende servicios ecosistémicos como “condiciones y procesos a través de los cuales los ecosistemas y las especies que lo componen sostienen y satisfacen la vida humana”. Otra definición los describe como “beneficios de las poblaciones humanas que derivan directa o indirectamente de las funciones de los ecosistemas” (Costanza *et al.*, 1997). Puede verse que en estas definiciones se entremezclan los medios para alcanzar los beneficios y las metas en sí mismas. Fisher (2009) considera que tanto los procesos como la estructura del ecosistema pueden considerarse servicios, y dependiendo de su grado de conexión con el bienestar humano distingue entre servicios intermedios, servicios finales y beneficios. Esta imprecisión para señalar a lo que llamamos servicios ecosistémicos trae complicaciones a la hora de cumplir ciertos propósitos, como por ejemplo, asignar a esos servicios un valor económico que sirva de base en el planeamiento y la toma de decisiones en el manejo y la conservación de los mismos. Dado que la resiliencia de un ecosistema se explica en parte por el hecho de que existan caminos alternativos o redundancias en los procesos (Main, 1992; Hooper *et al.*, 2005), sería lógico pensar que la capacidad de un ecosistema para seguir proveyendo determinados servicios podría medirse en función de los tipos, tasas y redundancia de los procesos. Sin embargo, día a día los humanos medimos nuestro bienestar como beneficios tangibles y los bienes en cantidad. A su vez, tenemos más información, es más sencillo y menos costoso observar, medir y monitorear elementos (estructura y composición) como indicadores subrogantes de la integridad de los procesos (Angermeier y Karr, 1993; Wallace, 2007; Fisher *et al.*, 2009). Por esto, se considera conveniente fijar una clara distinción entre elementos y procesos del ecosistema, poniendo el foco en los elementos o entidades tangibles que pueden cuantificarse, y establecer los servicios en esos términos (Wallace, 2007; Potschin y Haines-Young, 2013).

Para desarrollar métodos que permitan estimar valores económicos directos e indirectos de los servicios ecosistémicos, e incorporar los costos ambientales al sistema de mercado, primero es necesario describir y cuantificar esos servicios. Es importante determinar qué ocurriría con esos servicios bajo distintos posibles escenarios económicos, políticos, culturales, climáticos, ambientales naturales o antrópicos (como incremento de la presión de caza, incendios forestales, cambio en el uso de la tierra, fragmentación de hábitat, etc.), estableciendo límites que sean sustentables y evaluando si habrá suficiente de ese servicio en un futuro, si puede reemplazarse o sustituirse de alguna manera en caso que no, y pensar que tipos de manejos o políticas se requieren para proteger y asegurar su provisión (Whelan *et al.*, 2008; Wenny *et al.*, 2011). Actualmente, la demanda de servicios ecosistémicos es tan grande que los conflictos y las negociaciones por servicios suelen ser la regla (Alcamo, 2003). Puede suceder que distintos actores perciban diferentes beneficios como resultado de un mismo proceso ecosistémico o que la provisión de un servicio ecosistémico afecte de manera negativa el suministro de otros. En términos



económicos, se trata de servicios “rivales” y/o “excluyentes”. Este aspecto adquiere relevancia cuando uno de los beneficios constituye un bien comercializable y los otros, en cambio, no son apropiables e, incluso, pueden no ser percibidos por la población (e.g., el secuestro de carbono en un bosque puede ser valorado como regulador del clima a escala global pero tener más valor como madera o leña para los productores locales). Ocurre también que ciertos bienes de uso común o acceso abierto no son rivales mientras se usan a niveles bajos, pero se convierten en ello a medida que se incrementa su uso o extracción de manera no sustentable, por sobreestimación de su potencial o por una comprensión incompleta del funcionamiento del ecosistema. También sucede que mientras los beneficios económicos son de corto plazo y conocidos, los costos ecológicos suelen ser de largo plazo y generalmente impredecibles (Solbrig, 1991; Viglizzo *et al.*, 2007; Fisher *et al.*, 2009).

Si bien el interés por la inclusión de los servicios ecosistémicos en el planeamiento y la toma de decisiones ha aumentado de manera notable, en la mayoría de las iniciativas sólo se abordan aspectos biológicos y económicos, haciendo énfasis sobre los componentes biofísicos, la capacidad de los ecosistemas para proveer determinados servicios y la valoración monetaria de los mismos. Muy pocas veces se hace referencia a los procesos y las demandas sociales que están en juego (equidad social, el tercer eje sobre el que tambalea el desarrollo sustentable) (Mastrangelo *et al.*, 2015; Pandeya *et al.*, 2016). Potschin y Haines-Young (2013) señalan la importancia de trabajar de manera contextualizada a escala local y/o regional, sobre unidades con fuerte relevancia social, estableciendo conexiones claras entre los beneficiarios del servicio y los ambientes involucrados, para reconocer los problemas, analizarlos y comprenderlos mejor (Kates *et al.*, 2005; Boyd y Banzhaf, 2007; Fisher *et al.*, 2008). Los avances en el tema remarcen la necesidad de revisar la forma en que el conocimiento se genera, se comunica y se consume, argumentando que es probable que cualquier decisión basada en una valoración integrada, donde haya un esfuerzo verdadero para establecer vínculos entre los distintos actores, disciplinas científicas y sistemas de conocimiento, sea más justa, sostenible, creíble, legítima y efectiva que una decisión basada en métodos de valor único (Jacobs *et al.*, 2016; Rusch *et al.*, 2017). Siguiendo esta línea, la *Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services* (IPBES) ha impulsado un enfoque pluralista, con una ética que reconoce la diversidad de valores (Díaz *et al.*, 2015). El marco conceptual de la IPBES identifica tres componentes en la interacción entre las sociedades humanas y el resto del mundo: naturaleza, beneficios o contribuciones de la naturaleza para las personas y buena calidad de vida (el segundo componente es el que más resuena con el uso que originalmente se le ha dado al término “servicio ecosistémico”, aunque aquí abarca también conceptos asociados con otras visiones del mundo como, por ejemplo, “dones de la naturaleza” en ciertas culturas originarias). Reconocer o asignarle un valor a estos componentes puede referir a la utilidad, la importancia de algo para sí mismo o para otros, la preferencia que alguien tiene sobre un estado particular del mundo, los principios asociados a una determinada cosmovisión o contexto cultural, o simplemente puede referirse a establecer una medida. La amplitud de este tipo de enfoques permite distinguir contribuciones más intangibles al bienestar

humano, reconociendo valores intrínsecos, independientes de cualquier experiencia o evaluación humana, inherentes y no atribuidos o generados por agentes de valoración externos. Entre los valores antropocéntricos, además de los instrumentales, económicos y biofísicos (más comúnmente abordados) también se comienzan a considerar los relacionales, referidos al sentido de las relaciones entre individuos o sociedades y animales y otros aspectos del mundo de la vida, y entre individuos dentro de instituciones formales e informales. También se tienen en cuenta los valores eudaimonísticos (dentro de los relacionales) que atienden a los principios, virtudes, acciones y hábitos que conducen a una vida buena y satisfactoria (Pascual *et al.*, 2017). Finalmente, el desafío a futuro es fortalecer la interfaz ciencia-política, de modo de poder trasladar los conceptos y ponerlos efectivamente en práctica, para la conservación y el uso sostenible de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos, asegurando el bienestar humano a largo plazo, en un mundo que cambia rápida y permanentemente.

Esta tesis pretende caracterizar el servicio ecosistémico de dispersión de semillas de frutos carnosos brindado por aves en bosques del Espinal de la provincia de Entre Ríos. En principio se busca identificar las especies de aves que efectivamente dispersan semillas, reconociendo aquellas que aportan al servicio en mayor medida. En segunda instancia se describe la estructura de la red de interacciones y se analizan los factores que podrían incidir sobre la prestación del servicio ecosistémico, procurando dilucidar si el ambiente productivo que se desarrolla en el marco de la ganadería extensiva resulta compatible con el sostenimiento del servicio en el tiempo. Por último, se busca evaluar la efectividad de las perchas artificiales para aves en áreas que han quedado desprovistas de la vegetación leñosa original. Los resultados que se obtengan en este trabajo pueden aportar conocimientos para valorar el servicio ecosistémico y continuar trabajando junto con los productores locales en el diseño de propuestas adecuadas de ganadería extensiva, manejo de los ambientes naturales, conservación de las aves y restauración del bosque de Espinal en la provincia de Entre Ríos.

## 1. Introducción general

### *Servicios ecosistémicos que brindan las aves*

Las aves comprenden una gran diversidad de especies con requisitos de hábitat, hábitos y comportamientos muy diferentes. El grupo contribuye ampliamente en la provisión servicios ecosistémicos, principalmente a raíz de la búsqueda y consumo de alimentos y de la capacidad para volar que la mayoría de las especies posee, lo que les permite actuar como enlaces móviles en diferentes circunstancias (Sekercioglu, 2006; Whelan *et al.*, 2008; Wenny *et al.*, 2011). Más de 900 aves nectarívoras contribuyen a la polinización (Stiles, 1978, 1985; Proctor *et al.*, 1996; Nabhan y Buchmann, 1997; Montgomery *et al.*, 2001; Murphy y Kelly, 2001), evitando la endogamia dentro de las poblaciones de plantas y facilitando la reproducción de especies que dependen de este servicio (en muchos casos, especies de importancia económica) (Narang *et al.*, 2000; Sakai *et al.*, 2002). Por su parte, los insectívoros constituyen el grupo funcional más diverso dentro de las aves (Sekercioglu, 2006). Estas especies controlan las poblaciones de invertebrados, reduciendo los daños producidos sobre las plantas (Mols y Visser, 2002), evitando los brotes de estas plagas y constituyendo una alternativa al uso de pesticidas (Quammen, 1997; Mourato *et al.*, 2000; Van Bael *et al.*, 2003). Las aves rapaces también ejercen control poblacional, principalmente sobre roedores (Ims y Andreassen, 2000; Brown y Kotler, 2004), y, además, se las reconoce como dispersoras secundarias de semillas (Nogales *et al.*, 2002). Las especies piscívoras controlan peces e invertebrados indeseados y también dan indicio de los *stocks* poblacionales existentes (Crawford y Shelton, 1978; Wootton, 1995). A través de sus heces (ricas en calcio, magnesio, nitrógeno, fósforo y potasio) transportan nutrientes desde el agua, depositándolos en las colonias de los alrededores, actuando como principales formadoras de suelos en ciertos ambientes como, por ejemplo, las regiones polares (Heine y Speir, 1989; Wootton, 1995; Anderson y Polis, 1999; Palomo *et al.*, 1999; Sanchez-Pinero y Polis, 2000; Croll *et al.*, 2005). La acumulación masiva de excrementos da como resultado un sustrato llamado guano, utilizado como fertilizante por muchas comunidades costeras. Las aves carroñeras eliminan los cadáveres de animales que de otro modo se descompondrían lentamente y atraen a otras especies que realizan la misma tarea, cumpliendo una importante función sanitaria y de reciclaje de nutrientes (Houston, 1994; Pain *et al.*, 2003; Prakash *et al.*, 2003). Algunas aves también actúan como “ingenieras del ecosistema” (Jones *et al.*, 1994), aunque éste quizás sea uno de los servicios ecosistémicos menos apreciados en general. Las aves diseñan su entorno, construyen nidos, perforan huecos y, al hacerlo, modifican, mantienen o crean hábitats que son utilizados por una gran diversidad de otras especies (Daily *et al.*, 1993; Jones *et al.*, 1994). Finalmente, la mayoría de las aves son capaces de responder rápidamente a los cambios ambientales, por ejemplo desplazándose cuando los recursos se presentan de manera pulsada o discontinua y abandonando áreas donde dejan de estar disponibles. De esta manera, su presencia puede informar acerca lo que está sucediendo en un ecosistema, convirtiéndolas en buenas herramientas de monitoreo biológico (Eriksson, 1987; Bryce *et al.*, 2002; Whelan *et al.*, 2008; Wenny *et al.*, 2011).

### ***Dispersión de semillas de frutos carnosos***

Como resultado del consumo de frutos carnosos, el traslado de un sitio a otro y la posterior defecación o regurgitación, las aves frugívoras llevan a cabo una de las tareas más importantes del grupo: la dispersión de semillas (Sekercioglu, 2006; Whelan *et al.*, 2008; Wenny *et al.*, 2011; Whelan *et al.*, 2015). Se entiende por fruto carnoso todo aquel que posee abundante pulpa recubriendo la semilla, pericarpo viscoso o algún otro tipo de estructura que resulta palatable (e.g. los arilos) adaptada para atraer la atención de los animales (Howe y Smallwood, 1982). El proceso de dispersión de semillas permite a las plantas colonizar nuevos sitios, alejarse para evitar organismos patógenos o predadores de semillas que suelen congregarse en torno a los parentales, disminuir la competencia intraespecífica y promover el flujo genético, o bien ser trasladadas hacia microhábitats raros, particulares, que cumplen con las condiciones apropiadas para esperar el momento oportuno de la germinación (Connell, 1970; Janzen, 1970; Howe y Smallwood, 1982; Clark y Clark, 1984; Packer y Clay, 2000). El consumo de los frutos por parte de las aves no sólo favorece el traslado de las semillas de un lugar a otro: al atravesar el tracto digestivo también se produce la remoción de la cáscara y la pulpa del fruto, lo cual suele aumentar las probabilidades de germinación y la supervivencia de las plántulas. Incluso, algunas especies encuentran dificultades para germinar si el fruto permanece intacto: la semilla no puede romper la dormancia y se infesta o directamente se pudre (Traveset y Verdú, 2002; Samuels y Levey, 2005).

Si bien la dispersión constituye sólo un primer paso en el ciclo de reproducción de las plantas, es una instancia que influye profundamente sobre los patrones de reclutamiento de plantas, controla la dinámica de las comunidades y preserva la composición florística original (Godoy y Jordano, 2001). Este proceso ecosistémico adquiere suma importancia en el sustento de las formaciones boscosas principalmente en las zonas tropicales (Snow, 1981), aunque en las zonas templadas un 36–55% de la flora leñosa también posee frutos carnosos (Burrows, 1994; Herrera, 2002). Al dispersar semillas desde los parches naturales de bosque nativo a los bordes y fragmentos abiertos, la actividad de las aves también promueve la regeneración de parches de vegetación leñosa en los paisajes alterados (Green y Dennis, 2007; García *et al.*, 2010).

Como puede verse, la dispersión de semillas es un servicio de soporte, necesario para que ocurran otros tantos servicios ecosistémicos significativos, e incluso vitales para los humanos (Alcamo, 2003). Es decir, influye en el establecimiento de las plántulas pero indirectamente también permite el sostenimiento y la regeneración del bosque. De esta manera respalda y promueve la producción de madera, leña, fibra, alimentos, semillas, medicinas, fármacos, sustancias químicas, resinas, alcaloides, aceites, látex, recursos genéticos, sombra para los animales domésticos, calidad y volumen de forraje, sitios de refugio y nidificación para animales salvajes, regulación de enfermedades, control biológico, polinización, regulación climática, de temperatura y humedad, absorción de sonido, ciclado del agua, ciclo de las crecientes y régimen de lluvias, conservación de las napas freáticas, protección contra inundaciones, erosión de suelos, escurrimiento, ciclado de nutrientes, mantenimiento de la calidad del aire, estética, recreación, actividades de

eco-turismo (observación de aves, senderismo), mantenimiento de los sistemas de conocimiento (formales o tradicionales), entre otros (Scarpa, 1993; Miller, 1994).

### ***Factores de cambio que actúan sobre la dispersión de semillas***

Existe evidencia de una creciente crisis mundial de dispersión de semillas (Aguilar *et al.*, 2009), que hasta ahora ha sido enmascarada por la longevidad de las plantas perennes: las poblaciones pueden persistir durante décadas en un estado aparentemente saludable aunque no están dispersándose ni regenerándose *in situ* (Guimarães *et al.*, 2008; McConkey *et al.*, 2012; Chillo y Ojeda, 2014). Los mayores promotores de cambio en el servicio de dispersión de semillas son los mismos que afectan a la biodiversidad: fragmentación de hábitat y cambios en el uso de la tierra, además del sobrepastoreo, las invasiones biológicas y el cambio climático (McConkey *et al.*, 2012). Los paisajes fragmentados pueden pensarse como “islas” de vegetación nativa dentro de un “mar” de usos de la tierra modificados por los humanos. La matriz que rodea los parches remanentes influye en el movimiento de las semillas a través de sus efectos sobre la riqueza, la abundancia y el comportamiento de los frugívoros (McConkey *et al.*, 2012). La progresiva reducción de la superficie y el aislamiento de los parches remanentes disminuye la cantidad de frutos removidos y las distancias de dispersión de las semillas dentro y entre los fragmentos (Rodríguez-Cabal *et al.*, 2007; Kirika *et al.*, 2008; Cordeiro *et al.*, 2009; Lehouck *et al.*, 2009; Uriarte *et al.*, 2011). Las plantas con semillas de mayor tamaño son las que están bajo mayor riesgo, dado que requieren dispersores con un mayor tamaño corporal y éstos suelen ser los más vulnerables frente a las transformaciones antropogénicas (Jordano *et al.*, 2006; Hansen y Galetti, 2009; Mckinney *et al.*, 2009). Por el contrario, las especies dispersadas por otros agentes como viento, agua y gravedad no suelen verse afectadas por el tamaño de los parches remanentes ni por la distancia que los separa (Howe y Miriti, 2004; Cordeiro *et al.*, 2009).

En Argentina la deforestación ha ocurrido a un ritmo más o menos constante y, por cierto, preocupante. En 1914 se realizó un censo nacional donde se registraban 106 millones de hectáreas cubiertas con bosques nativos. En 1937 el censo nacional indicó una superficie de unos 37.5 millones de hectáreas de bosques nativos. Aunque hay ciertas dudas acerca de las metodologías utilizadas que ponen en cuestionamiento la exactitud de estos datos, se podría estimar una pérdida de bosque de más de 800.000 ha/año. Para 2003 restaban sólo 33 millones hectáreas de bosque, lo que supondría una tasa de deforestación de 250.000 ha/año (Montenegro *et al.*, 2004; Muñoz *et al.*, 2005; Brown *et al.*, 2006; SAyDS, 2007). Lamentablemente las pocas iniciativas de recuperación estuvieron casi siempre basadas en la plantación de especies exóticas: populicultura, eucalipticultura y pinicultura (Muñoz *et al.*, 2005; Fernández, 2015).

Los factores demográficos, económicos, socio-políticos, científicos, tecnológicos, culturales y religiosos también actúan sobre el ambiente y los servicios ecosistémicos, aunque suelen hacerlo indirectamente y de manera difusa. Reconocer y comprender los factores de cambio es esencial para diseñar intervenciones que minimicen los impactos negativos y potencien los positivos. Es responsabilidad del estado exigir el cumplimiento

de las leyes que protegen los recursos, pero también se requieren cambios en el comportamiento social, en los patrones tecnológicos en los que se apoyan las actividades productivas, incentivos económicos a los productores que manejen sustentablemente los recursos naturales e intervención en el mercado para obtener una asignación de recursos diferente. Más allá de contemplar los aspectos conservacionistas o económicos por separado, el cambio debería ser concebido como una responsabilidad que involucre a todos los sectores (SAGyP y CFA, 1995; Muñoz *et al.*, 2005; Arturi, 2006).

### ***Organización de la tesis***

El propósito general de esta tesis es caracterizar el servicio ecosistémico de dispersión de semillas brindado por aves en bosques bajo ganadería extensiva en el Espinal de la provincia de Entre Ríos. En primer lugar se describen las características generales del Espinal (Capítulo 2). Se especifican los impactos antrópicos que viene sufriendo a lo largo del tiempo, haciendo foco en los problemas asociados con la ganadería bajo bosque y en la situación de vulnerabilidad en la que se encuentran los relictos de bosque que han subsistido hasta el día de hoy probablemente gracias al desarrollo de esta actividad, frente al avance de la agricultura. Luego se profundiza la descripción del Distrito del Ñandubay, proporcionando estimaciones acerca del área que ocupan los remanentes de bosque y haciendo hincapié en la importancia de la conservación de estas formaciones boscosas en Entre Ríos, una Provincia con suelos ondulados atravesada por una gran cantidad de cursos de agua. Por último, se presentan los sitios de estudio donde se desarrolló el trabajo. En el siguiente capítulo se describe el comportamiento de las especies de aves frugívoras que habitan el bosque del Espinal entrerriano, identificando las que dispersan semillas de manera efectiva y categorizándolas para reconocer aquellas que aportan al servicio ecosistémico en mayor medida (Capítulo 3). A continuación, se presenta la red de interacciones entre plantas de frutos carnosos y aves que actúan como dispersoras de semillas, analizando los índices que describen su estructura y las posibles consecuencias en la dinámica de la red (Capítulo 4). En el siguiente apartado se analiza la relación entre los atributos del ensamble de aves dispersoras (abundancia y riqueza), la cobertura leñosa arbórea y arbustiva, la carga ganadera instantánea, la extracción de madera seca para leña y la disponibilidad de frutos, sobre los componentes cuantitativos y cualitativos de la dispersión de semillas, en un intento por modelar el proceso y reconocer cuáles de estos factores podrían tener mayor incidencia sobre él (Capítulo 5). De manera indirecta, este análisis permitiría realizar algunas inferencias acerca del potencial de regeneración natural del bosque bajo distintos escenarios posibles. Finalmente, se evalúa la efectividad de las perchas artificiales para favorecer la dispersión de semillas por aves en áreas donde los bosques nativos fueron reemplazados por cultivos, pastizales o pasturas (Capítulo 6). Esta herramienta se utiliza en restauración y mejoramiento de ecosistemas degradados y se sustenta pura y exclusivamente en el proceso natural abordado a lo largo de todo este trabajo, constituyendo una aplicación práctica del concepto teórico de nucleación. Por último, se presenta un resumen de las discusiones de cada parte del trabajo, junto con algunas conclusiones y consideraciones finales (Capítulo 7).

## 2. Área de estudio

### *Ecorregión del Espinal*

El Espinal es una ecorregión de la llanura chaco-pampeana incluida dentro del Dominio Chaqueño. Ocupa un amplio arco rodeando por el norte, oeste y sur a la Ecorregión Pampa, limitando al norte con la Ecorregión Chaco Húmedo, al oeste con Chaco Seco y al suroeste con la Ecorregión del Monte. Abarca el sur de la provincia de Corrientes, el norte de la provincia de Entre Ríos, una faja central de las provincias de Santa Fe y Córdoba, centro y sur de la provincia de San Luis, mitad oriental de la provincia de La Pampa y sur de la provincia de Buenos Aires. La ecorregión se caracteriza por la presencia de bosques bajos, xerófilos, que varían de densos a abiertos y están dominados por especies arbóreas del género *Prosopis*, acompañadas por especies de otros géneros como *Vachellia*, *Celtis*, *Jodina*, *Schinus*, *Geoffroea* y *Aspidosperma*. También incluye sabanas, palmares y pastizales (Cabrera, 1976; Matteucci, 2012). La Ecorregión del Espinal se subdivide en tres distritos florísticos, según la especie arbórea dominante: Distrito del Ñandubay, del Algarrobo y del Caldén (Cabrera, 1976).

### *Sub-formaciones, ecotono o unidad propia*

A lo largo de toda la ecorregión el Espinal presenta importantes variaciones en su fisonomía y composición de especies de plantas, producto tanto de factores naturales (una situación biogeográfica de transición, heterogeneidad del relieve y los suelos) como antrópicos (desmontes, alteraciones del régimen natural de fuegos, introducción de especies exóticas, extracción forestal selectiva, ganadería, entre otros). En reiteradas oportunidades esto provocó que se discuta si constituía una región en sí misma. En ocasiones se lo ha dividido considerándolo parte de otras regiones, como ser una sub-formación del Monte (Holmberg, 1898; Frenguelli, 1941), un Bosque Pampeano (Parodi, 1945) o Pampeano-Puntano (Tortorelli, 1956; Ragonese, 1967) o una formación del Parque Mesopotámico (Parodi, 1945). Cabrera, sin embargo, alega que muchos omitían o desconocían los bosques de Córdoba y Santa Fe, y que a pesar de presentar algunas diferencias, los bosques de todas estas zonas tendrían elementos en común suficientes para ser apreciados como una unidad (Roveretto, 1914; Frenguelli, 1941). Algunos autores han señalado también que el número de especies endémicas no es suficiente, pensándolo en cambio como un ecotono entre las provincias fitogeográficas Chaco, Pampa y Monte. La fauna del Espinal también es difícil de caracterizar de manera aislada debido a la amplitud de la región, la transición con las biotas de otras provincias, la antigüedad evolutiva de las especies, sus capacidades de desplazamiento y supervivencia en ecosistemas cada vez más modificados por la actividad productiva. En este sentido, el Espinal, que constituye un inmenso corredor arbolado, podría tener un rol muy importante para la dispersión de animales que habitan los bosques, sirviendo también como refugio para numerosas especies afectadas por la caza, la transformación y la pérdida de hábitat (SAyDS, 2006a, 2006b; Matteucci, 2012).

### *Impactos sobre la región*

Los primeros impactos importantes en el Espinal tuvieron lugar durante la etapa de organización nacional en 1860 y el inicio de la campaña del desierto, devastándose grandes extensiones de bosque a través del desmonte para abrir los campos y de la tala de árboles para leña, carbón, postes y madera (actividad que creció con el tendido de las líneas férreas). La extracción selectiva de las especies dominantes, el reemplazo con plantaciones de árboles exóticos de rápido crecimiento, el uso indebido de agroquímicos y la alteración de las redes naturales de drenaje también han tenido efectos perjudiciales sobre el bosque nativo (Sabattini *et al.*, 2002; Stupino *et al.*, 2004; Lewis *et al.*, 2006; Lewis *et al.*, 2009; Johnson y Zuleta, 2013).

### *La ganadería extensiva bajo bosque*

La modalidad de uso tradicional asociada a la ganadería extensiva ha permitido durante mucho tiempo la conservación de una buena parte de los bosques nativos en la región. Sin embargo, dependiendo de las técnicas de manejo que se utilicen, esta actividad también podría ser perjudicial para el bosque. Algunos autores señalan que gran parte de los modelos silvopastoriles no deberían considerarse sustentables dado que son básicamente sistemas ganaderos donde el componente forestal posee una importancia menor, y sostienen que en realidad resultan ser desmontes en etapas: en primera instancia se aplica rolo o topadora para abrir y elevar en promedio la altura del bosque, dejando unos pocos árboles en pie, a veces se aplica un régimen de fuego para reducir el volumen de los restos leñosos y también se suelen implantar pasturas exóticas. A estas acciones puede sumarse el sobrepastoreo continuo y selectivo del ganado, provocado por una carga ganadera excesiva que no tiene en consideración el potencial y la receptividad del campo, y por una mala implementación del sistema de monte diferido con alambradas (rotaciones y clausuras de descanso). Esta serie de intervenciones provocan una progresiva degradación florística, estructural y funcional del bosque, y acaban por destruir el sotobosque que es hábitat y fuente de recursos para una gran parte de la fauna que lo habita. A medida que pierde el funcionamiento propio, el bosque puede ver seriamente comprometidas sus posibilidades para proporcionar bienes y servicios (Sabattini *et al.*, 2002; Montenegro *et al.*, 2004; Sione *et al.*, 2016), al mismo tiempo que se pone en riesgo su capacidad de regeneración natural y, por lo tanto, su permanencia (Ribichich y Protomastro, 1998; Lewis *et al.*, 2009). En simultáneo también puede disminuir paulatinamente la cantidad y calidad de alimento para el ganado, junto con los niveles de productividad y rentabilidad (Sabattini *et al.*, 2002). Por otra parte, también sucede en ocasiones que, al suspender la actividad ganadera, ciertos ambientes experimentan una rápida arbustización, con densidades de cobertura muy superiores a las observadas en bosques en buen estado de conservación y fuerte dominancia de especies de *Baccharis spp.* o *Aloysia spp.*. Por este motivo, también hay quienes sostienen la hipótesis de que actualmente las especies domésticas (ganado vacuno, caballos, ovejas y cerdos) emulan la tarea de aquellos herbívoros naturales que han experimentado disminuciones notables (e.g. corzuelas, venados de las pampas, pecaríes y/o vizcachas), y de hecho consideran que podrían sustituirlos en tanto se restituyen sus poblaciones. Una adecuada intensidad



de pastoreo evitaría la excesiva regeneración del sotobosque, manteniendo el dominio de árboles dentro del mosaico natural de la vegetación (Thomsen, 2001).

De acuerdo con la *Forest Resources Assessment* los bosques se definen tanto por la dominancia de árboles (determinada por consideraciones técnicas tales como tamaño de parche, porcentaje de cobertura y tamaño mínimo de árbol), como por la ausencia de otros usos de la tierra (FAO, 2012a). Existe una distinción fundamental: los bosques son tierras legalmente designadas como tal, independientemente de las características reales de la vegetación actual, es decir que pueden estar temporalmente desprovistas de árboles (por causas naturales o intervención humana) si se espera que la situación se revierta y los árboles extraídos se regeneren naturalmente o con ayuda de medidas silvícolas. La deforestación implica un cambio radical de bosque a no-bosque. Por esto, la definición excluye explícitamente a las tierras agrícolas, pero permite cierta flexibilidad con algunos sistemas agroforestales. En el caso de los bosques con ganadería extensiva la regla es incluirlos si cumplen los requisitos técnicos, a menos que el pastoreo sea tan intenso que se convierta en uso predominante, en cuyo caso deben clasificarse como “otras tierras con cobertura arbórea” (FAO, 2012b). Consistente con políticas de gestión forestal cuyo objetivo central ha sido rastrear y mantener la producción sostenible de madera, se puede ver que este enfoque no siempre resultará apropiado para evaluar y monitorear la degradación (gradual, variable y dispersa) de los bosques (Chazdon *et al.*, 2016).

#### *El avance de la frontera agropecuaria*

Dado que el grado de transformación de un área es en gran medida función de su aptitud de uso para otra actividad, es muy improbable que los bosques permanezcan como tales si se asientan sobre tierras aptas para la agricultura. En las últimas décadas la frontera agropecuaria ha continuado su avance sobre los pocos relictos de bosque que quedaban. El desmonte recrudesció recientemente con la rápida expansión de los cultivos de soja en las zonas extra-pampeanas, especialmente el NEA y el NOA. Teniendo en cuenta su posición de semi-círculo rodeando a la Pampa (la región más transformada en Argentina) puede verse fácilmente que el Espinal es actualmente una de las zonas más vulnerables. La gran diferencia de rentabilidad inmediata entre mantener tierras forestales con ganadería extensiva y convertirlas a la agricultura en general empujó a muchos propietarios en Santa Fe, Córdoba, Entre Ríos y Corrientes hacia esta última opción. Los cambios parecen estar produciéndose de manera indirecta, los cultivos ejercen presión sobre los pastizales donde se llevan a cabo actividades ganaderas extensivas, que se desplazan hacia nuevas áreas de bosques nativos (Johnson y Zuleta, 2013). Hoy en día, la permanencia del bosque en tierras ganaderas de alguna manera refleja un bajo interés de los propietarios por el desmonte, ya sea porque no se extraen productos de alto valor, porque el bosque no representa un estorbo para las actividades que realizan allí o incluso porque perciben al bosque como un elemento beneficioso (e.g., por el refugio, la sombra y el alimento que brinda al ganado). Sin embargo, en la medida en que el productor no identifique al bosque como una fuente de recursos (bienes y/o servicios), existirá una tendencia a su reemplazo (Arturi, 2006). El Plan Estratégico Agroalimentario y Agroindustrial Participativo y Federal 2010-2020 prevé un aumento en la producción de

carne bovina de 2.6 a 3.8 millones de toneladas para el 2020, y el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) considera que el sector podría incrementar su producción en un 70% en el próximo decenio, de modo que la expansión de la ganadería intensiva también podría significar un riesgo inminente.

#### *Conservación e intervención estatal*

Actualmente los bosques del Espinal persisten principalmente como fragmentos de escasa extensión sometidos a distintos niveles de explotación ganadera (sustentando principalmente la actividad de cría y recría de ganado bovino), sumergidos en una matriz de cultivos, plantaciones forestales, pastizales empobrecidos, pasturas, construcciones y áreas urbanas (Arturi, 2006; Lewis *et al.*, 2009; Matteucci, 2012). A pesar de ser una región casi exclusiva de Argentina y al mismo tiempo, una de las más alteradas del país, el total de las áreas protegidas en el Espinal alcanzan apenas 0.2% de su superficie (Arturi, 2006). Esto pone en evidencia la falta de representatividad que tiene dentro de los esquemas de áreas protegidas tanto nacionales como internacionales (SAyDS, 2006a, 2006b, 2007).

Las leyes encargadas de proteger los recursos forestales han fracasado continuamente en su cumplimiento e implementación. Las vastas extensiones del territorio argentino han complicado aún más la situación, dificultando la elaboración de una cartografía detallada de los ambientes naturales, la obtención de datos confiables, exactos y actualizados sobre la cantidad y localización de los recursos (las cifras sobre áreas ocupadas con bosques nativos varían ampliamente según las distintas fuentes consultadas y el modo en que se realizan las estimaciones), la realización de monitoreos que den cuenta de la dinámica de los cambios que se producen y la fiscalización de las normativas establecidas. A finales de 2007 el Congreso Nacional aprobó la Ley 26.331 de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos, que promueve la conservación mediante el Ordenamiento Territorial de los Bosques Nativos y regula la expansión de la frontera agropecuaria o de cualquier otro cambio en el uso del suelo. Los gobiernos provinciales quedaron encargados de la zonificación de las áreas naturales según su prioridad, para poder desarrollar planes de manejo y conservación (Maldonado *et al.*, 2012; Fernández, 2015). En la provincia de Entre Ríos, la teledetección pretende ser el principal instrumento para la realización de esta tarea (Sabattini, 2009a, 2009b); sin embargo, hasta el momento aún no se han implementado a nivel gubernamental metodologías que permitan la detección, control y cuantificación estadística confiable del uso y cobertura de las tierras en el ámbito provincial y las inspecciones a campo aún se efectúan basadas en denuncias de vecinos (Vázquez, 2011; Maldonado *et al.*, 2012).

La escasez de tierras fiscales con bosques nativos, sumado a una ineficaz intervención estatal, hace que en la búsqueda de soluciones sea sumamente necesario el trabajo integrado con los propietarios privados, intentando reemplazar progresivamente los sistemas clásicos de producción por los de uso sustentable. En este sentido, el artículo 21 de la Ley de Bosques establece que “en caso de actividades no sostenibles desarrolladas por pequeños productores y/o comunidades campesinas relacionadas a los bosques nativos, la Autoridad de Aplicación de la jurisdicción que corresponda deberá

implementar programas de asistencia técnica y financiera a efectos de propender a la sustentabilidad de tales actividades”. Frenar el deterioro de los recursos forestales también ayudaría a revertir el retroceso económico producido por las caídas en los niveles de productividad, junto con procesos de emigración rural y desarticulación socio-cultural (SAyDS, 2003).

### ***Distrito del Ñandubay***

El distrito del Ñandubay (*Prosopis affinis*) es el sector de mayor biodiversidad en la ecorregión, ya que comparte algunas especies con el Chaco Húmedo. Comprende el sector mesopotámico, sobre la cuenca sedimentaria del río Paraná, extendiéndose sobre el sur de Corrientes y el norte de Entre Ríos. Coincide con los complejos Cuchillas Mesopotámicas, Terrazas y Valles de Inundación y el sector oriental de Pampas Llanas Húmedas, de la Subregión Cuenca del Paraná con Ñandubay (SAyDS, 2006a; Matteucci, 2012).

### ***Geomorfología y geología***

La región presenta una serie de unidades fisiográficas muy variadas, desde llanuras onduladas, superficies extensas con pendientes planas, planos de altura, valles aluviales, bañados (a veces de altura), cuencas endorreicas donde se forman lagunas y esteros, planicies onduladas y suavemente onduladas bordeando arroyos (a veces anegables), terrazas a lo largo de la costa de los ríos (hoy en día ya sin el aspecto típico que tenían antiguamente debido a la erosión que han sufrido), albardones y cuchillas (INTA, 1984; Matteucci, 2012).

Los suelos en la región nordeste del Espinal se formaron sobre sedimentos loésicos de origen lacustre, palustre y aluvial, determinados por condiciones climáticas húmedas, subtropicales a templadas, en un régimen de humedad variable de tipo údico (el perfil de suelo no se seca por más de 90 días consecutivos) o ácuico (permanecen varios meses inundados). Estos suelos se encuentran predominantemente dentro de los órdenes de los Molisoles, Vertisoles y Alfisoles. Los Molisoles son ricos en materia orgánica, bien estructurados y, por lo general, bien drenados. Los Vertisoles son suelos pesados, con porcentajes variables de arcillas expansivas (lo cual hace que mientras están húmedos sean difíciles de trabajar y cuando están secos se endurezcan y agrieten). Los Alfisoles son suelos minerales generalmente húmedos (con problemas de drenaje debido a un alto contenido de arcilla o a un horizonte subyacente impermeable) y con contenido de materia orgánica bajo o medio.

### ***Clima***

En el norte el clima es subtropical húmedo de llanura (la humedad relativa ambiente es superior a 85%). Más hacia el sur del distrito el clima se considera templado húmedo de llanura, caracterizado por cambios repentinos del estado del tiempo y por el aire frío saturado de humedad, que dan lugar a semanas enteras de cielo cubierto, lluvias y temperaturas muy estables. La temperatura promedio anual es de 20 °C en el límite entre Corrientes y Entre Ríos, descendiendo de norte a sur. Las heladas tempranas se dan en el

mes de mayo, mientras que las tardías se registran en agosto y septiembre (fenómeno que se puede extender hasta octubre). Las lluvias superan los 1200 mm anuales, pero también disminuyen desde el nordeste al sudoeste. La época de mayores lluvias tiene lugar desde octubre a abril y los meses más secos del año son julio y agosto, aunque desde noviembre hasta febrero también suele presentarse una situación de déficit hídrico con falta de agua en los suelos. La época de mayores precipitaciones es compensada al coincidir con la época de mayor temperatura y evapotranspiración (Lewis y Collantes, 1973; SAyDS, 2007; Matteucci, 2012).

### *Vegetación*

La vegetación característica es un bosque xerófilo abierto de dos estratos arbóreos, uno bajo y continuo de 6 a 10 m de altura y otro discontinuo con individuos aislados que excepcionalmente sobrepasan los 12 m de altura, un estrato arbustivo relativamente pobre y uno herbáceo (Cabrera, 1976; Matteucci, 2012). La especie dominante en el estrato arbóreo superior es *Prosopis nigra* (algarrobo negro) y en menor medida se observa *Aspidosperma quebracho-blanco* (quebracho blanco). En el estrato bajo se encuentra *Prosopis affinis* (ñandubay), junto con *Vachellia caven* (espinillo), *Celtis ehrenbergiana* (tala), *Geoffroea decorticans* (chañar) y *Scutia buxifolia* (coronillo). Otras especies arbóreas que frecuentemente acompañan en bosques más cerrados o hacia las partes bajas o cercanas a cursos de agua son *Myrcianthes cisplatensis* (guayabo colorado), *Schinus longifolia* (incienso), *Schinus molle* (molle), *Sapium haematospermum* (curupí), *Bumelia obtusifolia* (= *Sideroxylon obtusifolium*) (guaraniná), *Fagara hyemalis* (tembetarí chico), *Fagara rhoifolia* (tembetarí grande), *Prosopis alba* (algarrobo blanco), *Jodina rhombifolia* (sombra de toro), *Achatocarpus praecox* (ivirajú), *Phytolacca dioica* (ombú) y *Tabebuia nodosa* (totoratay) (Lewis y Collantes, 1973; Cabrera, 1976; Matteucci, 2012). El drenaje y el tipo de suelo permiten el desarrollo de una vegetación con características más higrófilas, dando lugar a estos bosques mixtos con varias especies. El estrato arbustivo es pobre o nulo, de 2 a 4 m de altura con una cobertura de hasta 50% compuesto por *Vachellia astringens* (brea), *Senegalia bonariensis* (ñapindá), *Senegalia praecox* (garabato), *Castela tweedii* (granadillo), *Aloysia gratissima* (azahar de monte o niño rupá), *Parkinsonia aculeata* (cina-cina), *Allophylus edulis* (cocú o chal-chal), *Ephedra tweediana* (tramontana), *Buddleja brasiliensis* (cenicienta), *Berberis ruscifolia* (palo amarillo), *Rollinia emarginata* (arachichú) y varias especies de los géneros *Baccharis*, *Vernonia* y *Eupatorium*. *Trithrinax campestris* (caranday) es una palmera de baja altura característica de la zona que puede encontrarse dentro del bosque, principalmente en los blanquiales, que son áreas de suelos desnudos con afloramientos salinos, pobres en materia orgánica, erosionados y sujetos a anegamientos. El bosque presenta, además, una alta diversidad de lianas, enredaderas y epífitas, como *Pithecoctenium cynanchoides* (peine de mono), *Passiflora caerulea* (pasionaria), *Smilax campestris* (zarzaparrilla) y epífitas de los géneros *Tillandsia*, *Rhipsalis*, *Mikania*, *Herreria*, *Clematis*, *Dolichandra*, entre otras. En el sotobosque también pueden encontrarse tunas y cardones. El estrato herbáceo de los bosques está compuesto por gramíneas de los géneros *Paspalum*, *Andropogon* y *Axonopus*, *Aristida*, *Bothriochloa*,

*Bouteloua*, *Briza*, *Bromus*, *Cynodon*, *Chloris*, entre otras. Son comunes las colonias de *Bromelia serra* (caraguatá) en el bosque y de *Eryngium horridum* (carda) en los claros.

Los albardones y principales cursos de agua se presentan acompañados de selvas en galería con una vegetación leñosa mucho más diversa, donde generalmente no existe dominancia entre las especies arbóreas. Además de las especies de los bosques típicos descritos más arriba se destacan *Nectandra angustifolia* (laurel), *Blepharocalyx salicifolius* (arrayán o murta), *Ruprechtia laxiflora* (marmelero), *Eugenia uniflora* (ñangapirí), *Myrsine laetevirens* (canelón), *Ocotea acutifolia* (laurel negro), *Enterolobium contortisiliquum* (timbó colorado), *Albizia inundata* (timbó blanco), *Tessaria integrifolia* (aliso de río), *Cupania vernalis* (camboatá) y *Salix humboldtiana* (saucillo). La vegetación selvática subtropical que se desarrolla en la ribera e islas del río Uruguay es aún más rica en especies, ya que alberga elementos de la región Paranaense, como *Peltophorum dubium* (ibirá pitá), *Terminalia australis* (palo amarillo), *Pouteria salicifolia* (mataojo), *Inga vera* (ingá), *Inga uruguayensis* (= *Inga verna*) (ingá-pitá), *Cephalanthus glabratus* (sarandí), *Eugenia uruguayensis* (guayabo blanco), entre otras. Algunos autores consideran a estas selvas en galería como una prolongación de la selva paranense (Lewis y Collantes, 1973).

En suelos salobres se desarrolla una vegetación halófila conformada por un estrato arbóreo abierto con algarrobos y quebracho blanco, y matorrales de chañar, molle y otros arbustos adaptados a estas particulares condiciones del suelo, como *Atriplex montevidense* (cachiyuyo), *Maytenus vitisidaea* (sal de indio), *Lantana balansae*, *Eupatorium christieanum*, *Lippia villafloridana*, *Coccoloba spinescens* y *Cestrum guaraniticum*, entre otras.

La vegetación también puede adoptar la fisonomía de parque o sabana arbolada, con árboles aislados o en isletas dispersas dentro de una matriz de pastizal, pastizales higrófilos en bañados y pajonales en las depresiones. También se observan formaciones sucesionales dominadas por espinillares de *Vachellia caven*, arbustales del género *Eupatorium* o chilcales del género *Baccharis* (Aceñolaza, 2000; Bortoluzzi *et al.*, 2008).

El avance de especies de árboles exóticos como *Gleditsia triacanthos* (acacia negra), *Ligustrum lucidum* (ligustro), *Ligustrum sinense* (ligustrina), *Morus alba* (mora) y *Melia azedarach* (paraíso) ha modificado progresivamente la región y continúa haciéndolo, a través de un lento proceso invasivo con orígenes y causas diversas (Berduc, 2004; SAYDS, 2007; Fandiño *et al.*, 2010; Matteucci, 2012).

#### *Plantas con frutos carnosos dispersados por aves*

Los frutos carnosos tienden a incrementar su representación desde los ambientes más secos hacia los húmedos y son más comunes en árboles de baja altura o arbustos, formas de vida que raramente presentan dispersión anemófila (Howe y Smallwood, 1982). Por estos motivos, cabe suponer que la dispersión endozoocórica tiene gran importancia en el área de estudio. Efectivamente, la flora entrerriana cuenta con unas 280 especies leñosas de las cuales cerca del 40% posee frutos carnosos, considerando árboles y arbustos que son muy abundantes, y también algunas palmeras, cactáceas, lianas, enredaderas y plantas

parásitas (SAyDS, 2007). Como ocurre en otras regiones templadas, son principalmente las aves las que llevan a cabo esta tarea (Armesto *et al.*, 2001; Sekercioglu, 2006; Whelan *et al.*, 2008) y, por cierto, cumplen un rol fundamental si se tiene en cuenta que otros grupos de animales dispersores como reptiles, monos o pequeños mamíferos han ido desapareciendo de manera progresiva (Muzzachiodi, 2007; Giménez *et al.*, 2008; Berduc *et al.*, 2010; Matteucci, 2012; Ojeda *et al.*, 2012). Si el ensamble de aves dispersoras faltara o disminuyera notablemente, otros agentes de dispersión podrían asumir la tarea, corriendo el riesgo de que el ecosistema se reorganizara tomando caminos alternativos (Bengtsson *et al.*, 2003).

### *Situación actual de los bosques en el sector entrerriano*

En el sector entrerriano del Espinal los suelos dominantes son arcillosos y generalmente tienen un drenaje moderado a imperfecto, lo cual, sumado a una marcada heterogeneidad, hace que sean de poca aptitud agrícola. Por esta razón, al igual que ocurre en el sur de Corrientes, en el NO de La Pampa, sur de Córdoba y SO de San Luis (y a diferencia de lo que sucede en otras áreas del Espinal), la modalidad de uso tradicional ha estado asociada a la actividad de pequeños y medianos productores que realizan un pastoreo extensivo del ganado ovino y bovino bajo monte (Valenzuela, 2001; Sabattini *et al.*, 2002). Esto explica el hecho de que durante mucho tiempo se haya conservado una buena parte de los bosques nativos y que incluso en la actualidad el Distrito del Ñandubay conserve alrededor del 40% de la cobertura original. Teniendo en cuenta bosques cerrados, abiertos y vegetación ribereña (o selva en galería), se estima un total de 227.143 hectáreas remanentes en Federal, 142.402 hectáreas en Feliciano, 291.733 hectáreas en La Paz y 204.153 hectáreas en Villaguay (Muñoz *et al.*, 2005; Sabattini *et al.*, 2015), siendo estos los departamentos que mayor superficie aportan. En contradicción con otros autores, un trabajo reciente afirma que la mayoría de estos bosques mantienen rasgos característicos de la situación clímax del sistema boscoso original, predominando los bosques vírgenes (70%) respecto de los sucesionales (21%) y los renovales (9%) (Sabattini, Sabattini y Ledesma, 2015).

Lamentablemente y en concordancia con lo que se observa a gran escala, el alto desarrollo agrícola promueve que haya una insistente tendencia al cambio en el uso de la tierra (Arturi, 2006). En el Distrito del Ñandubay esto se traduce en el avance de cuatro actividades principales: cultivos de soja, arroceras, plantaciones frutales y forestales (Engler *et al.*, 2008). Ocurre a menudo que, sin ninguna planificación técnica previa, se deforestan sectores absolutamente inadecuados para la agricultura y en muy pocos años, cuando los nutrientes del suelo se agotan, el agricultor debe abandonar la producción y emigrar a otras tierras. El incorrecto manejo tanto agrícola como ganadero de los campos acelera la degradación de los suelos, especialmente por erosión hídrica, y lo predispone para daños posteriores (Sabattini *et al.*, 2002). Entre Ríos es una de las provincias más afectadas por este tipo de procesos erosivos (INTA, 1984; SAGyP y CFA, 1995; Muñoz *et al.*, 2005). Se estima que un territorio con tierras onduladas y numerosas vías de agua, como es el caso, debería mantener el 25% de su superficie cubierta por bosques para evitar los arrastres de tierra por la erosión hídrica y la pérdida del caudal de sus arroyos.

Si se consideran las 8.211.741 hectáreas de esta provincia, esta proporción significaría 1.850.000 hectáreas que deberían ser mantenidas con cobertura de bosques (Jozami y Muñoz, 1984). Efectivamente, el Censo Forestal Nacional de 1914 consignaba para Entre Ríos 4.930.000 hectáreas de bosques (es decir, 56% de la superficie total de la provincia).

### *Sitios de estudio*

Se establecieron en total once sitios de muestreo (Fig. 1). El primer sitio se localizó en el área natural protegida Parque General San Martín (31°43'30" S, 60° 20'00" O). El Parque General San Martín (PSM) posee 400 hectáreas de superficie y está ubicado dentro del "Parque Escolar Rural Enrique Berduc" (constituido Reserva de Uso Múltiple en 1995). El segundo sitio se localizó en la Reserva de Uso Múltiple Escuela Juan Bautista Alberdi (31° 50'12" S, 60° 31'25" O). La Reserva Alberdi (REA) posee 20 hectáreas de superficie y fue creada en 1992. Estos sitios se encuentran invadidos en gran medida por especies leñosas exóticas (*Gleditsia triacanthos*, *Ligustrum lucidum*, *Morus alba* y *Asparagus setaceus*). A pesar de ello, ambos se encuentran en principio libres de actividades ganaderas, por lo que podrían ser considerados sitios de control. Los 9 sitios de muestreo restantes fueron seleccionados en establecimientos con remanentes de bosque nativo donde se lleva a cabo ganadería extensiva (Fig. 2), en el norte de la provincia de Entre Ríos: "Estancia Miño" (MIÑ) (30° 17' 47.46" S, 58° 53' 49.35" O; Dpto. Feliciano), "Escuela Agrotécnica N° 52 Manuel Bernard" (AGR) (30° 25' 47.44" S, 58° 45' 57.70" O; Dpto. Feliciano), "El Campito" del Sr. Flores (FLO) (30° 24' 25.78" S, 58° 52' 38.68" O; Dpto. Feliciano), "Establecimiento San Juan" de Analía Flores (SJU) (30° 23' 17.77" S, 58° 38' 3.22" O; Dpto. Feliciano), "La Horqueta" de la familia Verón (VER) (30° 19' 32.55" S, 58° 39' 44.38" O, Dpto. Feliciano), "Chapuitá", donde se dispusieron dos sitios diferentes: CHA y CHB (30° 44' 58" S, 59° 15' 54.31" O y 30° 42' 42.17" S, 59° 13' 25.74" O; Dpto. La Paz) y "La Natividad", también con dos sitios: NAA y NAB (31° 0' 20.31" S, 58° 31' 8.29" O y 31° 0' 36.90" S, 58° 30' 45.89" O, Dpto. Federal).

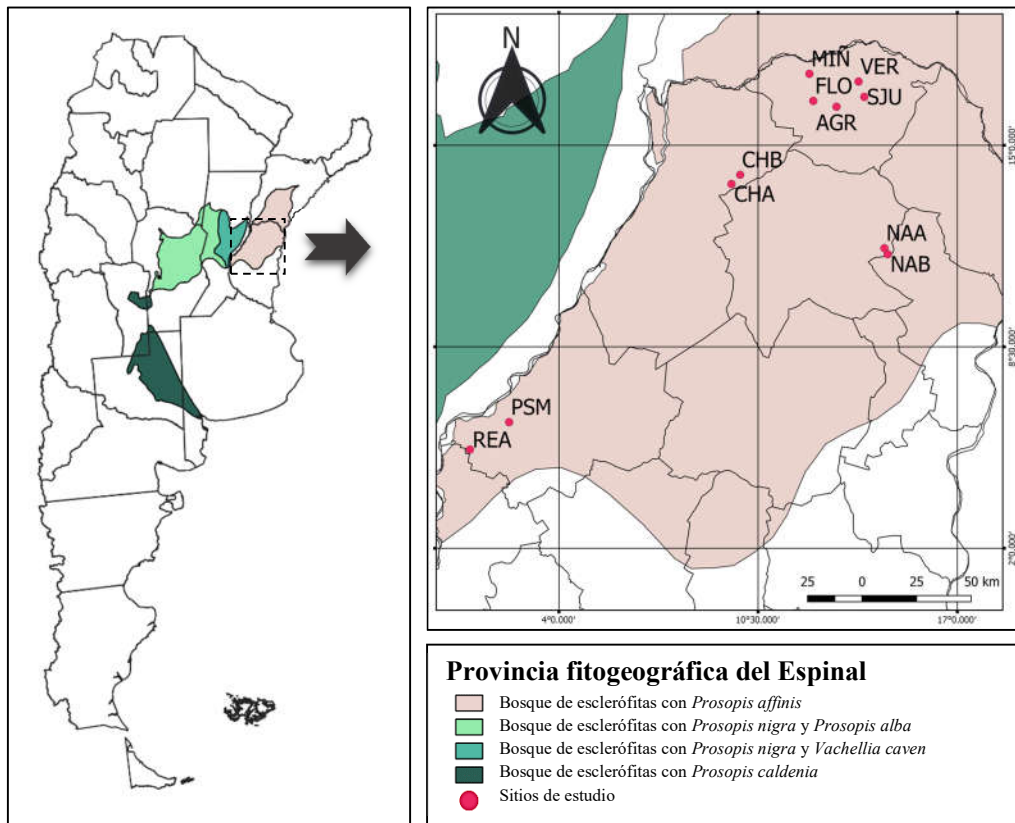


Fig. 1. Provincia Fitogeográfica del Espinal. Se muestran el Distrito del Ñandubay (Bosque de esclerófitas con *Prosopis affinis*), Distrito del Algarrobal (Bosque de esclerófitas con *Prosopis nigra* y *Prosopis alba* y Bosque de esclerófitas con *Prosopis nigra* y *Vachellia caven*) y Distrito del Caldenal (Bosque de esclerófitas con *Prosopis caldenia*) según Oyarzábal *et al.*, 2018. Se muestra también la ubicación de los 11 sitios de estudio.





Fig. 2. Imágenes de algunos sitios de muestreo dentro de establecimientos donde se lleva a cabo ganadería extensiva en remanentes de bosque nativo del Espinal, al norte de la provincia de Entre Ríos. Desde arriba hacia abajo: “Estancia Miño”, “La Horqueta”, “La Natividad” y “Chapuitá”.

### 3. El ensamble de aves dispersoras

#### *INTRODUCCIÓN*

La eficacia de dispersión de semillas en plantas con frutos carnosos puede cuantificarse como el número de semillas dispersadas por un agente dispersor (cantidad) multiplicado por la probabilidad de que cada una de esas semillas produzca un nuevo adulto (calidad) (Schupp, 1993; Schupp *et al.*, 2010). A su vez, cada uno de estos componentes puede subdividirse en varios subcomponentes. La cantidad dependerá de la abundancia de frugívoros, del número de visitas que los frugívoros hagan y de la cantidad de semillas que consuman en cada visita. En cambio, la calidad de la dispersión depende de la probabilidad de que la semilla sobreviva a la manipulación o tratamiento del frugívoro (en la boca y en el tracto digestivo) y alcance un lugar apropiado para germinar y desarrollarse luego como adulto. Por lo tanto, son los dispersores los que determinan cuánto, cómo y dónde se dispersan las semillas de esas plantas (García *et al.*, 2010; García y Martínez, 2012).

Entre las especies de aves que actúan como dispersoras de semillas figuran aquellas con una marcada preferencia por el consumo de frutos carnosos y otras consumidoras oportunistas que por su gran abundancia también pueden contribuir con el servicio ecosistémico (Carlo y Morales, 2016). Las especies frugívoras exclusivas son raras (la mayoría complementa su dieta con otro tipo de ítems) pero, además, no siempre son más efectivas dispersando semillas que las que consumen frutos ocasionalmente. Tampoco es necesariamente cierto que las especies que visitan las plantas con mayor frecuencia son las que consumen más frutos y dispersan mayor cantidad de semillas (Schupp *et al.*, 2010). La forma en que cada especie de frugívoro tiende a manipular, ingerir y procesar un fruto determinado también determina que la dispersión sea efectiva o no (Jordano, 2000). El tamaño de los frutos en relación con el tamaño corporal de los frugívoros (especialmente la comisura del pico) y el tamaño de la semilla en relación con el tamaño del fruto también influyen en el éxito de la dispersión (Jordano, 2000). El porcentaje de frutos que se caen al suelo mientras los individuos se alimentan tiende a disminuir notablemente en las aves de mayor tamaño con pico más ancho, pero resulta una tarea complicada para las especies pequeñas. La relación de tamaño también determina que las aves ingieran el fruto completo y luego defequen o regurgiten la semilla intacta, descarten la semilla antes de tragar o simplemente opten por picotear la pulpa mientras el fruto sigue pendiendo de la planta. Ocurre lo mismo con los frutos multiseminados: si las semillas son pequeñas son consumidos enteros incluso por aves pequeñas, pero a medida que el tamaño de las semillas aumenta las aves tienden a seleccionar la pulpa con el pico, separando y arrojando las semillas al suelo antes de tragar (Jordano, 2000). La escarificación de la semilla y los patrones de deposición difieren entre las aves que procesan las semillas dentro del tracto digestivo y luego las defecan, y aquellas que las separan en el pico o las regurgitan luego (Traveset *et al.*, 2007). Las primeras transportan las semillas mayores distancias, mientras que las últimas pueden desechar la semilla debajo de la misma planta cuando se encuentran alimentándose o bien pueden trasladarlas

pequeñas distancias al moverse de un sitio de alimentación a otro (Coates-Estrada y Estrada, 1986; Ortiz-Pulido y Rico-Gray, 2006; Traveset *et al.*, 2007; Schupp *et al.*, 2010). En el otro extremo se encuentran los frugívoros que consumen el fruto entero pero mastican y rompen la semilla, o la degradan profundamente durante la digestión, motivo por el cual pueden ser considerados granívoros o predadores de semillas (Janzen, 1970). Este comportamiento también es conocido como dispersión por “cosecha imperfecta”, dado que una proporción de las semillas eventualmente sobreviven y germinan, convirtiendo a los depredadores en dispersores ocasionales (Stiles, 2000; Hulme, 2002; Nogales *et al.*, 2002; Aguilar *et al.*, 2009). Sin embargo, no existen límites claros entre estas categorías; el hecho de que un frugívoro actúe como dispersor de semillas, consumidor de pulpa o granívoro/depredador depende en parte de sus adaptaciones anatómicas, morfológicas, fisiológicas, comportamentales y también de los frutos de los cuales se esté alimentando (Montaldo, 2005; Simmons *et al.*, 2018). En ocasiones, algunas aves insectívoras y otras consumidoras de néctar también pueden actuar como dispersoras de semillas (Stanley y Lill, 2002).

En cuanto al subcomponente de calidad de dispersión que indica dónde serán depositadas las semillas, se lo menciona frecuentemente en términos de “sitios seguros” (Harper, 1977). No conviene pensarlo de forma dicotómica (seguros vs. inseguros) sino más bien como una variación continua en el grado de aptitud o idoneidad para el reclutamiento de la planta, que al mismo tiempo es afectada por múltiples procesos que operan sobre las probabilidades de supervivencia y crecimiento después de establecida la plántula (Schupp *et al.*, 2010). Este subcomponente también está asociado a la identidad del dispersor (e.g. las distancias que recorre, el lugar donde se posa, la diversidad de sitios donde se alimenta). Ciertas afinidades parecen reflejar atracción o rechazo de las especies por áreas relativamente “abiertas” o “cerradas”. Lima y Valone (1991) señalan la existencia de especies “dependientes” e “independientes” de la cobertura vegetal. Las aves también responden de distinto modo frente a la heterogeneidad espacial del hábitat, las transformaciones en el ambiente y la degradación antropogénica. Todas estas particularidades inciden de manera directa en las probabilidades de dispersión de semillas en distintos tipos de áreas, con importantes consecuencias para las áreas deforestadas (Sekercioglu, 2006; Whelan *et al.*, 2008; García y Martínez, 2012). Es sabido que la tolerancia a los sitios degradados, los patrones de movimiento y las distancias de dispersión de las semillas por aves frugívoras varían entre especies y también pueden estar influenciados por la época del año, el género y el tamaño corporal (Corlett y Hau, 2000; Blendinger y Villegas, 2011; Díaz Vélez *et al.*, 2015). Los frugívoros más grandes tienden a dispersar semillas a mayores distancias que los frugívoros más pequeños, además de dispersar mayor cantidad y una gama más amplia de especies (Wotton y Kelly, 2012; Wotton y Mcalpine, 2015). Además, el área de actividad de los animales suele ser mayor en los machos que en las hembras (Peach *et al.*, 2004) y durante las épocas no reproductivas (Peach *et al.*, 2004; Blendinger *et al.*, 2015).

En síntesis, la provisión de este servicio ecosistémico varía notablemente entre las aves que consumen frutos y frecuentemente son sólo algunas especies las que efectivamente promueven la mayor parte de la dispersión (Bascompte y Jordano, 2006; Spiegel y

Nathan, 2007). Se hace evidente que para identificar las especies que proveen este servicio ecosistémico es necesario conocer el uso que cada una de ellas hace de los recursos en el ambiente, identificando los roles funcionales y las relaciones ecológicas que se establecen dentro de las tramas tróficas (Codesido y Bilenca, 2011).

El objetivo de este capítulo es examinar el ensamble de aves frugívoras que habitan el bosque del Espinal entrerriano, identificar aquellas que efectivamente actúan como dispersoras de semillas y reconocer a las que realizan una contribución importante al servicio ecosistémico.

## ***MÉTODOS***

### *Muestreo con redes de niebla*

En cada sitio de muestreo (11 en total) se dispusieron entre 4 y 10 redes de niebla (de 12 m de longitud, 2.6 m de altura, 4 paneles y apertura de malla de 36 mm). Las redes permanecieron abiertas de 6:30 a 11:30 horas y de 17:00 a 20:00 horas y fueron revisadas cada 30 minutos. Los horarios de apertura y cierre de las redes fueron modificados dependiendo de la estación del año y la temperatura del día, evitando las horas de excesivo calor (en estos casos la revisión de las redes también se hizo más frecuentemente). En el Parque General San Martín (PSM) los muestreos transcurrieron entre marzo de 2015 y mayo de 2016, mientras que en la Reserva Alberdi (REA) comenzaron en julio de 2015 y finalizaron también en mayo de 2016. En estos dos sitios los muestreos se realizaron durante dos días consecutivos en cada estación del año. En los 9 sitios del norte de Entre Ríos (Capítulo 2) los muestreos fueron de un solo día y se repitieron tres veces entre octubre y marzo (primavera-verano en el Hemisferio Sur) durante dos años consecutivos (2016-2017 y 2017-2018). En este caso, la mitad de las redes fueron dispuestas en el interior de la cubierta de bosque y la otra mitad en los márgenes forestales adyacentes a las áreas abiertas. Las redes se ubicaron separadas entre sí por una distancia mínima de aproximadamente 100 metros, que evitara altas tasas de recaptura pero también permitiera realizar la revisión completa en el tiempo estipulado.

Los individuos capturados fueron identificados a nivel de especie (Narosky e Yzurieta, 2010) y retenidos durante 30 min en bolsas de tela. Transcurrido este tiempo las aves eran liberadas. Se observó dentro de la bolsa de tela la presencia de deyecciones o regurgitados y se guardó la muestra en un sobre de papel para su posterior análisis en laboratorio. Las muestras obtenidas se analizaron bajo lupa binocular Nikon SMZ645 (con rango de zoom hasta 10 x 5= 50 X), registrando las semillas consumidas por cada individuo. Sólo fueron consideradas las semillas que se encontraban enteras y sin evidenciar daños por granivoría. Para la identificación de las muestras se realizó previamente una colección de semillas de referencia y se consultó el herbario del Instituto de Botánica Darwinion. Para las especies de plantas identificadas se detalló origen (nativa o exótica), forma de vida (árbol, arbusto, arbusto trepador, herbácea trepadora, cactus trepador), sexualidad (monoica, dioica, polígama) y fenología de la fructificación en base a observaciones personales y datos bibliográficos (Burkart, 1969; Jozami y Muñoz, 1984; Scarpa, 2013).

### *Curvas de acumulación de especies e interacciones*

Se realizaron curvas de acumulación de especies basadas en muestras para evaluar la completitud del inventario de aves en general, de especies dispersoras en particular y de especies de plantas cuyas semillas son dispersadas por esta vía. Las curvas de acumulación de especies fueron realizadas en el programa R 3.3.3 (R Development Core Team, 2018) con el paquete “*vegan*” (Oksanen *et al.*, 2017). Para estimar la riqueza de especies esperada se obtuvo el estadístico Chao 2, que utiliza un método no paramétrico basado en la idea de que las especies raras brindan información acerca de las que no aparecen en la muestra. El mismo está definido como  $SE = SO + (L2/2M)$ , donde L es el número de especies que aparecen sólo una vez en el muestreo, M es el número de especies que aparecen dos veces y SO es el número total de especies observadas (Chao, 2005). Los estadísticos de riqueza esperada se obtuvieron con la versión 9.1.0 del software EstimateS (Colwell, 2013). Finalmente, a partir de la riqueza observada y la riqueza esperada estimada se calculó el porcentaje de la riqueza total que pudo ser cubierta en los muestreos ( $\%SO=100 * SO/SE$ ).

### *Clasificación de especies dispersoras de semillas*

Para identificar las aves clave en la dispersión de semillas en los sitios estudiados se realizó una clasificación de especies de acuerdo a su posible contribución, multiplicando la abundancia relativa de la especie por su probabilidad de llevar semillas y por la cantidad promedio de semillas dispersadas. La probabilidad de llevar semillas se calculó como el número de individuos capturados de la especie que produjeron una muestra de heces o regurgitados que contenía semillas, dividida por el número total de individuos capturados de la especie. Para cada especie dispersora de semillas también se estableció una afinidad relativa al ambiente por el que se desplazan tomando como base la proporción de capturas realizadas en el interior de la cubierta de bosque o en áreas abiertas y bordes.

### *Observaciones de frugivoría*

Las observaciones de frugivoría se realizaron en los 9 sitios del norte de la provincia de Entre Ríos. En cada sitio se dispusieron 6 puntos de muestreo de 5 metros de radio (en total 54 puntos), separados entre sí por al menos 100 metros. Cada punto de muestreo fue visitado 3 veces durante cada temporada (octubre-marzo) durante dos años consecutivos (2016-2017 y 2017-2018). Las observaciones con binoculares (8 x 42) tuvieron una duración de 20 minutos en cada punto y fueron realizadas entre las 6.30 y las 11.30 por la mañana o entre las 16 y las 20 horas por la tarde (en algunas ocasiones estos horarios se modificaron para evitar las horas de excesivo calor). Para cada evento de frugivoría observado se intentó tomar registro de las especies involucradas en la interacción, del número de frutos consumidos por el individuo y del tipo de manipulación de los mismos, estableciendo cuatro categorías: 1) tragar el fruto entero, 2) sostener el fruto en el pico mientras se desplazan, 3) consumir la pulpa y 4) descartar o romper la semilla. La primera categoría de manipulación se corresponde con una dispersión efectiva, dado que implica el traslado de la semilla de un sitio a otro y la separación de la pulpa durante el proceso de digestión; la segunda categoría contempla la posibilidad de que el fruto se caiga del

pico mientras el ave lo manipula (la dispersión es a una corta distancia y las capas que recubren la semilla quedan prácticamente intactas); la tercera categoría no implica un transporte efectivo de la semilla, ya que ésta cae debajo de la planta madre, pero podría favorecer la germinación dado que se elimina la pulpa carnosa. La última categoría no contemplaría ningún tipo de dispersión. También se tomó nota de la dirección del vuelo después del consumo (otro núcleo de plantas con frutos carnosos en la cubierta del bosque o matriz abierta), distancia aproximada del traslado en metros y percha donde se posaba luego del traslado. Los eventos de frugivoría observados en el área de trabajo de manera ocasional (fuera de los intervalos de muestreo) también fueron considerados, tratando de tomar registro completo de los mismos. Las observaciones de frugivoría sirvieron para complementar los datos obtenidos en el caso de interacciones específicas que no se hubieran registrado durante los muestreos con redes de niebla.

## **RESULTADOS**

Se acumuló un total de 2072 horas/red (Tabla 1) y se capturaron 1116 individuos de 83 especies de aves, de las cuales 27 pueden considerarse especies dispersoras (743 individuos) dado que presentaron semillas intactas en las excretas. Estas 27 especies pertenecen a 9 familias: Columbidae, Furnariidae, Icteridae, Mimidae, Passerellidae, Picidae, Thraupidae, Turdidae y Tyrannidae (Tabla 2). Los tráupidos fueron la familia con mayor número de capturas ( $n = 156$  individuos), mientras que las especies más capturadas fueron *Furnarius rufus* ( $n = 110$ ), *Zenaida auriculata* ( $n = 108$ ), *Saltator aurantiirostris* ( $n = 96$ ), *Zonotrichia capensis* ( $n = 65$ ) y *Elaenia parvirostris* ( $n = 61$ ).

Las curvas de acumulación mostraron una tendencia a la estabilización, indicando que se realizó un esfuerzo de muestreo adecuado para aves que frecuentan el sotobosque. Las especies de aves capturadas durante el trabajo de campo representaron el 73.71% de las especies esperadas en el área de estudio de acuerdo al estimador (Chao 2 = 112.61; SD = 15.96), mientras que las especies de dispersores capturadas representaron el 97.33% de la riqueza esperada (Chao 2 = 27.74; SD = 1.41) (Fig. 3. a y b).

Se obtuvieron muestras fecales o regurgitados en el 80.82% de las capturas (902 muestras en total). En las muestras se registró un total de 2424 semillas pertenecientes a 39 especies de plantas, de las cuales fueron identificadas 20 (Tabla 3). Las 19 especies no identificadas (morfoespecies carnosas) representan un 33.04% de la abundancia total. De las 20 especies identificadas 16 son leñosas (9 árboles y 7 arbustos), 3 son herbáceas y 1 es un cactus. Una gran proporción de estas especies son trepadoras (4 de los arbustos, 2 de las herbáceas y el cactus). La curva de acumulación de semillas (Fig. 3. c) mostró que la riqueza observada representó 64.38% de las especies esperadas en el área de estudio de acuerdo al estimador obtenido (Chao 2=60.58; SD=13.72), no pudiéndose alcanzar la asíntota.

Tabla 1. Número de capturas de aves, número de capturas de dispersoras, número de semillas encontradas en heces y regurgitados y esfuerzo de muestreo (en horas/red) para cada sitio de muestreo. Las abreviaturas corresponden a “Escuela Agrotécnica” (AGR), “Chapuitá” (CHA y CHB), “El Campito” (FLO), “Estancia Miño” (MIÑ), “La Natividad” (NAA y NAB), “Parque Gral. San Martín” (PSM), “Reserva Alberdi” REA), “Establecimiento San Juan” (SJU) y “La Horqueta” (VER).

sitios	aves	dispersoras	semillas	esfuerzo muestreo
AGR	27	15	7	176
CHA	66	37	17	128
CHB	44	29	2	88
FLO	116	76	44	232
MIÑ	103	79	115	168
NAA	214	179	827	336
NAB	153	125	742	288
PSM	128	30	3	176
REA	161	103	237	160
SJU	8	6	0	64
VER	96	64	430	256
<b>Total</b>	<b>1116</b>	<b>743</b>	<b>2424</b>	<b>2072</b>

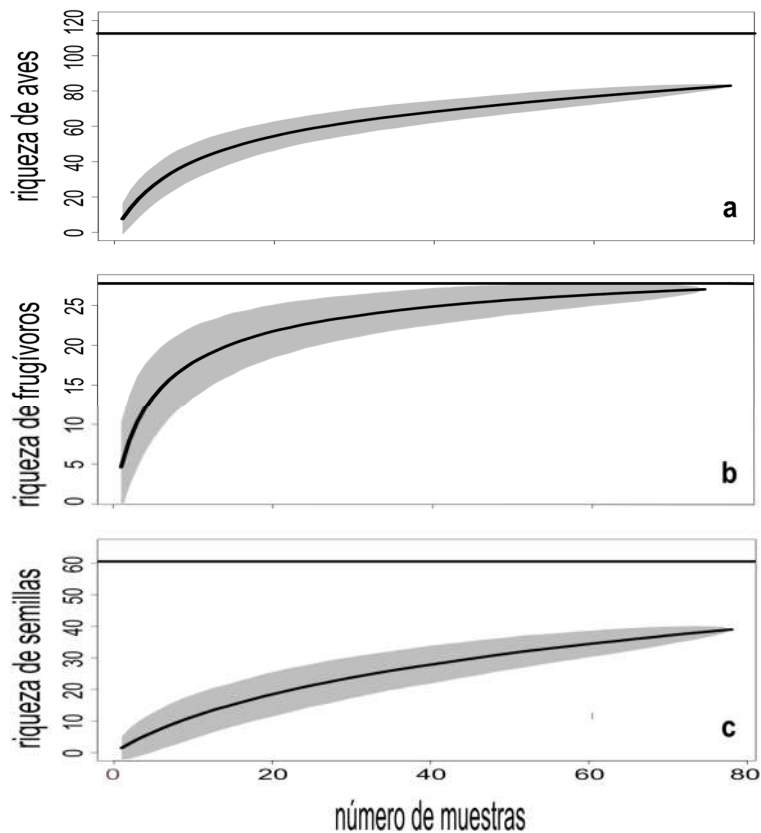


Fig.3. Curvas de acumulación de especies de aves (a), dispersoras de semillas (b) y plantas cuyas semillas fueron encontradas en las heces o regurgitados de las aves capturadas en las redes de niebla (c). En todos los casos se grafica cantidad de especies en función de incrementos en el esfuerzo de muestreo (número de muestras, igual a días de observación). La línea horizontal indica la riqueza esperada (Chao 2). El sombreado gris representa los intervalos de confianza.



### *Categorización de especies dispersoras de semillas*

En función de la abundancia relativa, la probabilidad de dispersar semillas y la cantidad de semillas que dispersan, pudo elaborarse una lista en la cual las especies de aves se ordenaron de acuerdo a su contribución a la dispersión de semillas (Tabla 4). Las especies que más contribuyeron fueron *Saltator aurantirostris*, *Elaenia parvirostris*, *Thraupis sayaca*, *Turdus amaurochalinus* y *Turdus rufiventris* (Tablas 4 y 5). Estas especies fueron las que mayor número de semillas dispersaron: de los 262 individuos capturados se obtuvieron 228 muestras de las cuales 54.39% contenían semillas, sumando un total de 2006 semillas. *Saltator aurantirostris* dispersó 786 semillas, *T. amaurochalinus* 469, *E. parvirostris* dispersó 346, *T. rufiventris* 234 y *T. sayaca* 171 (esta especie sólo fue capturada 8 veces pero presentó semillas en todas las muestras).

En promedio se observaron 3.26 semillas por muestra, aunque dependiendo de las especies de aves y plantas se observa una amplia variación. La especie frugívora en la que se registró mayor número promedio de semillas por muestra fue *T. sayaca* (21.37 semillas), seguida de *T. amaurochalinus* con un promedio de 8.37 semillas, *S. aurantirostris* con 8.19 semillas, *T. rufiventris* con 5.71 y *E. parvirostris* con 5.67.

La mayoría de las especies de aves presentaron heces o regurgitados con una sola especie de semilla. En el caso de *E. parvirostris*, *T. sayaca* y *S. aurantirostris* se registraron heces con hasta 4 especies diferentes, *Columbina picui* presentó heces con semillas de hasta 3 especies, mientras que *T. rufiventris*, *T. amaurochalinus*, *S. coerulescens* y *Melanerpes cactorum* registraron hasta 2 especies diferentes. *Elaenia parvirostris* fue la especie que interactuó con mayor número de especies de plantas considerando el total de muestras obtenidas (dispersó semillas de 13 especies distintas), seguida de *S. aurantirostris* (12), *T. amaurochalinus* (11), *T. rufiventris* (7) y *T. sayaca* (6). Para estas cinco especies frugívoras, el porcentaje de semillas nativas dispersadas fue considerablemente superior con respecto a las exóticas (por encima del 95%), salvo *T. rufiventris* que dispersó 50.43% de semillas nativas y 49.57% de exóticas.

Con respecto a las preferencias de hábitat y a las distancias recorridas luego de alimentarse en las plantas con frutos se observaron algunas diferencias. En el caso de *S. aurantirostris*, las capturas fueron efectuadas en los márgenes y en el interior de la cubierta de bosque en iguales proporciones y, de acuerdo a las observaciones de frugivoría, la distancia de vuelo promedio después de consumir frutos de las plantas fue de 27 metros. Algo similar ocurrió con *E. parvirostris*, que fue capturada en los márgenes de la cubierta de bosque el 50.88% de las veces y se desplazó 33 metros promedio después del consumo de frutos. *Thraupis sayaca* se capturó mayormente en los márgenes de la cubierta de bosque y fue la especie que mayores distancias se desplazó luego del consumo (40 metros en promedio). *Turdus amaurochalinus* y *T. rufiventris* fueron capturadas mayormente en el interior de la cubierta de bosque (63.89 y 75.00% respectivamente) y fueron las que realizaron menores distancias promedio después del consumo de frutos (10 y 15 m) (Fig. 4).



Tabla 2. Aves dispersoras de semillas. Se indica nombre científico, nombre vulgar, familia, estatus migratorio (R = residente a lo largo de todo el año, M = migrante, residente estival), gremio trófico (G: granívoro; F: frugívoro, I: insectívoro, O: omnívoro) y masa corporal en gramos.

nombre científico	nombre vulgar	familia	estatus migratorio	gremio trófico	masa corporal
<i>Agelaioides badius</i>	Tordo músico	Icteridae	R	O	47
<i>Colaptes campestris</i>	Carpintero campestre	Picidae	R	I	181
<i>Colaptes melanochloros</i>	Carpintero real	Picidae	R	I	131
<i>Columbina picui</i>	Torcacita común	Columbidae	R	G	47
<i>Elaenia albiceps</i>	Fío-fío silbón	Tyrannidae	M	F-I	15
<i>Elaenia parvirostris</i>	Fío-fío pico corto	Tyrannidae	M	F-I	15
<i>Embernagra platensis</i>	Verdón	Thraupidae	R	O	44
<i>Empidonomus aurantioatrocristatus</i>	Tuquito gris	Tyrannidae	R	I-F	35
<i>Furnarius rufus</i>	Hornero	Furnariidae	R	I	53
<i>Leptotila verreauxi</i>	Yerutí	Columbidae	R	G	203
<i>Melanerpes cactorum</i>	Carpinterito del cardón	Picidae	R	I-F	33
<i>Melanerpes candidus</i>	Carpintero blanco	Picidae	R	I-F	107
<i>Mimus saturninus</i>	Calandria grande	Mimidae	R	O	76
<i>Myiodynastes maculatus</i>	Benteveo rayado	Tyrannidae	M	I-F	46
<i>Paroaria coronata</i>	Cardenal común	Thraupidae	R	G-I	38
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Benteveo	Tyrannidae	R	O	60
<i>Poospiza nigrorufa</i>	Sietevestidos	Thraupidae	R	G	19
<i>Saltator aurantirostris</i>	Pepitero de collar	Thraupidae	R	O	51
<i>Saltator coerulescens</i>	Pepitero gris	Thraupidae	R	O	62
<i>Sicalis flaveola</i>	Jilguero dorado	Thraupidae	R	G	16
<i>Sublegatus modestus</i>	Suirirí pico corto	Tyrannidae	R	I	13
<i>Tachyphonus rufus</i>	Frutero negro	Thraupidae	R	F-I	36
<i>Thraupis sayaca</i>	Celestino común	Thraupidae	R	F	34
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Zorzal chalchalero	Turdidae	R	F-I	56
<i>Turdus rufiventris</i>	Zorzal colorado	Turdidae	R	F-I	71
<i>Zenaida auriculata</i>	Torcaza	Columbidae	R	G	134
<i>Zonotrichia capensis</i>	Chingolo	Passerellidae	R	G-I	23

Tabla 3. Plantas de frutos carnosos con semillas dispersadas por las aves. Se indica nombre científico, nombre vulgar, familia, forma de vida (árbol, arbusto, arbusto trepador, herbácea trepadora, cactus trepador), sexualidad (monoico, dioico, polígamo) y fenología de la fructificación.

nombre científico	nombre vulgar	familia	forma de vida	sex.	fenología
<i>Achatocarpus praecox</i>	Palo tinta	Achatocarpaceae	Árbol o arbusto	D	dic – feb
<i>Asparagus setaceus</i> *	Helecho plumoso	Asparagaceae	Arbusto trep.	M	feb – jun
<i>Castela tweedii</i>	Granadillo	Simaroubaceae	Arbusto	D	nov – dic
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	Tala	Ulmaceae	Árbol o arbusto	M	oct – mar
<i>Erythroxylum microphyllum</i>	Coca del monte	Erythroxylaceae	Arbusto	M	feb – mar
<i>Galium aparine</i>	Pegadera	Rubiaceae	Herbácea trep.	M	nov – feb
<i>Jodina rhombifolia</i>	Sombra de toro	Cervantesiaceae	Árbol o arbusto	M	jul – nov
<i>Lantana montevidensis</i>	Lantana	Verbenaceae	Arbusto	M	dic – jun
<i>Ligustrum lucidum</i> *	Ligustro	Oleaceae	Árbol	M	mar – oct
<i>Morus alba</i> *	Mora	Moraceae	Árbol	M	sep – dic
<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	Zarzaparrilla colorada	Polygonaceae	Arbusto trep.	M	may – jul
<i>Myrcianthes cispalatensis</i>	Guayabo colorado	Myrtaceae	Árbol	M	ene – abr
<i>Myrsine laetevirens</i>	Canelón	Myrtaceae	Árbol	P- D	ene – jun
<i>Passiflora</i> sp.	Pasionaria	Passifloraceae	Arbusto trep.	M	oct – jun
<i>Polygonum convolvulus</i>	Enredadera anual	Polygonaceae	Herbácea trep.	M	
<i>Rhipsalis lumbricoides</i>	Suelda consuelda	Cactaceae	Cactus trep.	M	
<i>Schinus longifolia</i>	Molle	Anacardiaceae	Árbol	M	oct – may
<i>Scutia buxifolia</i>	Coronillo	Rhamnaceae	Árbol	M	nov – mar
<i>Solanum laxum</i>	Falso jazmín	Solanaceae	Arbusto trep.	M	nov – ene
<i>Solanum sisymbriifolium</i>	Tutía	Solanaceae	Herbácea	M	nov – jun

\* Especies exóticas

Tabla 4. Aves dispersoras de semillas. Se indica número total de individuos capturados, abundancia relativa (teniendo en cuenta sólo las especies que dispersaron semillas), probabilidad de dispersar semillas (proporción de heces o regurgitados que presentaron semillas respecto de la cantidad total de heces obtenidas por especie), cantidad promedio de semillas dispersadas, valor asignado en la categorización de acuerdo a su contribución a la dispersión de semillas y el ambiente en el que concentra la actividad de acuerdo a las capturas realizadas (abierto refiere a bordes, claros o corredores; cerrado refiere al interior de la cubierta de bosque). Las especies están ordenadas de mayor a menor en función de su contribución a la dispersión de semillas.

especie	capturas	abundancia	probabilidad	cantidad	contribución	ambiente
<i>Saltator aurantiirostris</i>	96	12.92%	0.511	8.188	<b>54.096</b>	Abierto / Cerrado
<i>Elaenia parvirostris</i>	61	8.21%	0.654	5.672	<b>30.448</b>	Abierto (50.88%)
<i>Thraupis sayaca</i>	8	1.08%	1.000	21.375	<b>23.015</b>	Abierto (75.00%)
<i>Turdus amaurochalinus</i>	56	7.54%	0.356	8.375	<b>22.444</b>	Cerrado (63.89%)
<i>Turdus rufiventris</i>	41	5.52%	0.600	5.707	<b>18.896</b>	Cerrado (75.00%)
<i>Mimus saturninus</i>	2	0.27%	1.000	12.000	3.230	Abierto / Cerrado
<i>Pitangus sulphuratus</i>	17	2.29%	0.286	4.294	2.807	Cerrado (63.64%)
<i>Zonotrichia capensis</i>	65	8.75%	0.107	2.123	1.990	Cerrado (51.28%)
<i>Saltator coerulescens</i>	11	1.48%	0.273	1.545	0.624	Abierto / Cerrado
<i>Columbina picui</i>	31	4.17%	0.207	0.710	0.613	Abierto / Cerrado
<i>Melanerpes candidus</i>	4	0.54%	0.667	1.500	0.538	Abierto (100%)
<i>Tachyphonus rufus</i>	1	0.13%	1.000	3.000	0.404	Cerrado (100%)
<i>Melanerpes cactorum</i>	17	2.29%	0.100	1.706	0.390	Cerrado (64.71%)
<i>Empidonomus aurantioatrocristatus</i>	9	1.21%	0.286	1.111	0.385	Abierto (77.78%)
<i>Paroaria coronata</i>	29	3.90%	0.200	0.379	0.296	Cerrado (65.52%)
<i>Elaenia albiceps</i>	1	0.13%	1.000	2.000	0.269	-
<i>Embernagra platensis</i>	1	0.13%	1.000	2.000	0.269	-
<i>Leptotila verreauxi</i>	13	1.75%	0.111	1.077	0.209	Abierto (66.67%)
<i>Furnarius rufus</i>	110	14.80%	0.023	0.464	0.156	Cerrado (56.44%)
<i>Sublegatus modestus</i>	5	0.67%	0.250	0.600	0.101	Cerrado (60.00%)
<i>Colaptes campestris</i>	4	0.54%	0.500	0.250	0.067	Cerrado (75.00%)
<i>Myiodinastes maculatus</i>	2	0.27%	0.500	0.500	0.067	Cerrado (100%)
<i>Zenaida auriculata</i>	108	14.54%	0.037	0.065	0.034	Abierto (50.94%)
<i>Poospiza nigrorufa</i>	4	0.54%	0.250	0.250	0.034	-
<i>Sicalis flaveola</i>	9	1.21%	0.125	0.111	0.017	Cerrado (55.56%)
<i>Agelaioides badius</i>	16	2.15%	0.067	0.063	0.009	Abierto (66.67%)
<i>Colaptes melanochloros</i>	22	2.96%	0.067	0.045	0.009	Cerrado (75.00%)

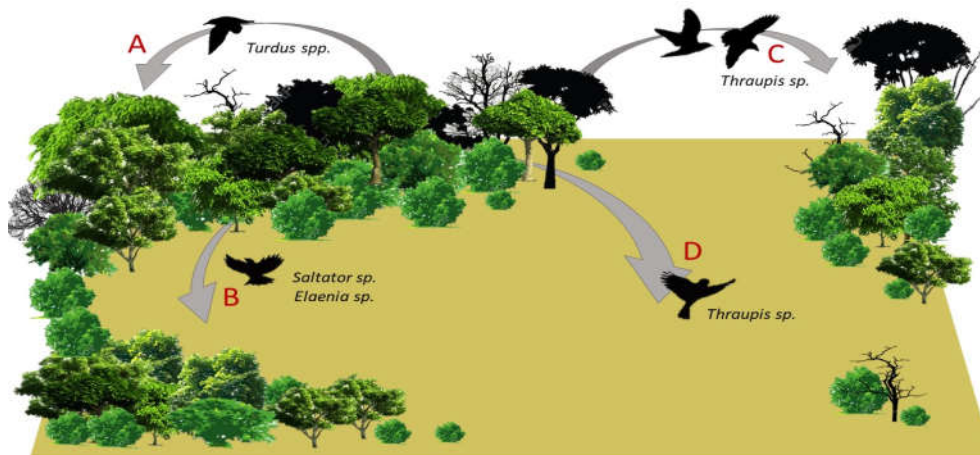


Fig. 4. Esquema que representa la manera en que las cinco especies de aves frugívoras que más contribuyeron a la dispersión trasladan semillas en el ambiente. Las especies del género *Turdus* mueven semillas en el interior de la cubierta de bosque (A), *Saltator aurantiirostris* y *Elaenia parvirostris* lo hacen entre el interior, los claros y los bordes (B), mientras que *Thraupis sayaca* se desplaza mayores distancias y saca las semillas de los parches, dispersándolas hacia los bordes de otros parches cubiertos de bosque (C) o hacia la matriz (D).

Tabla 5. Interacciones de las cinco especies de aves frugívoras que más contribuyeron a la dispersión de semillas. Para cada especie de planta se indica número total de semillas encontradas en las muestras obtenidas de las aves. Debajo se indica número total de individuos capturados, número total de muestras obtenidas, porcentaje de las muestras que contenían semillas, número total de semillas en las muestras, número total de especies dispersadas, porcentaje de semillas de especies nativas sobre el total de semillas dispersadas y la distancia promedio que vuelan los individuos al abandonar la planta luego de la actividad de alimentación.

plantas dispersadas	principales aves dispersoras de semillas				
	<i>Saltator aurantirostris</i>	<i>Elaenia parvirostris</i>	<i>Thraupis sayaca</i>	<i>Turdus amaurochalinus</i>	<i>Turdus rufiventris</i>
<i>Achatocarpus praecox</i>		1			
<i>Asparagus setaceus</i>				1	19
<i>Castela tweedii</i>		1			
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	1	24	8		
<i>Erythroxylum microphyllum</i>		58		2	
<i>Galium aparine</i>		63	11	59	66
<i>Lantana montevidensis</i>			1		
<i>Ligustrum lucidum</i>				16	73
<i>Morfo.sp carnososa 10</i>	379	4		4	
<i>Morfo.sp carnososa 42</i>	55				
<i>Morfo.sp carnososa 43</i>		11			
<i>Morfo.sp carnososa 44</i>		1			
<i>Morfo.sp carnososa 47</i>	1				
<i>Morfo.sp carnososa 53</i>	11				
<i>Morfo.sp carnososa 54</i>	69				
<i>Morfo.sp carnososa 55</i>			29		
<i>Morfo.sp carnososa 58</i>	2				
<i>Morus alba</i>	7			4	24
<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>					23
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>		2		2	
<i>Myrsine laetevirens</i>				1	21
<i>Passiflora sp.</i>		10	90	1	
<i>Rhipsalis lumbricoides</i>	73				
<i>Schinus sp.</i>		6			
<i>Scutia buxifolia</i>	1	33	32		8
<i>Solanum laxum</i>	186	132		378	
<i>Solanum sisymbriifolium</i>	1			1	
<b>Capturas</b>	<b>96</b>	<b>61</b>	<b>8</b>	<b>56</b>	<b>41</b>
<b>Muestras</b>	<b>88</b>	<b>52</b>	<b>8</b>	<b>45</b>	<b>35</b>
<b>Muestras c/ semillas (%)</b>	<b>51.14</b>	<b>65.38</b>	<b>100</b>	<b>35.55</b>	<b>60</b>
<b>Semillas en muestras</b>	<b>786</b>	<b>346</b>	<b>171</b>	<b>469</b>	<b>234</b>
<b>Spp. semillas en muestras</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>6</b>	<b>11</b>	<b>7</b>
<b>Semillas nativas (%)</b>	<b>99.11</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>95.52</b>	<b>50.43</b>
<b>Distancia de vuelo (m)</b>	<b>27</b>	<b>33</b>	<b>40</b>	<b>10</b>	<b>15</b>

### Observaciones de frugivoría

Durante los eventos de frugivoría no fue posible tomar registro de todas las variables tenidas en cuenta. El número de frutos consumidos por el individuo, la dirección del vuelo después del consumo y la percha donde las aves se posaban luego del traslado fueron las más difíciles de observar. La baja cantidad de datos obtenidos para las diferentes especies de aves hacen que la presentación de resultados en forma cuantitativa sea tendenciosa y se presenta sólo como observaciones de caso (ver Apéndice A).

Se pudo corroborar que *E. parvirostris*, *T. amaurochalinus* y *T. rufiventris* consumen los frutos carnosos tragándolos enteros. En cambio, se observó a *S. aurantirostris* consumiendo los frutos enteros la mayoría de las veces pero también descartando las

semillas debajo del árbol (18.52%), picoteando pulpa (18.52%), sosteniendo el fruto con el pico mientras se desplazaba de un sitio a otro (7.41%) y también rompiendo las semillas (14.81%). También se observó a *Sublegatus modestus* tragar frutos enteros de *Scutia buxifolia* y a *Tyrannus melancholicus* hacer lo mismo con los frutos de *Sapium haematospermum* (*T. melancholicus* fue capturado una sola vez en las redes pero no se encontraron semillas). Se pudo observar a *S. coerulescens* alimentándose de *Myrcianthes cisplatensis* pero, en este caso, sosteniendo el fruto en el pico y luego descartando las semillas. En dos ocasiones se observó a *Melanerpes cactorum* moverse sosteniendo en el pico frutos de *Sideroxylon obtusifolium* y también a *T. sayaca* consumiendo esta especie, pero picoteando la pulpa y descartando las semillas. Otra especie vista picoteando sólo la pulpa de los frutos es *Poospiza melanoleuca*, consumiendo *M. cisplatensis* y *Celtis ehrenbergiana* (esta especie fue capturada 15 veces en las redes pero en ninguna oportunidad se encontraron semillas en sus heces). Asimismo se observó a *Myiodinastes maculatus* picoteando frutos de *Passiflora caerulea*, pero en este caso puede considerarse este comportamiento como dispersión, ya que ésta es mayormente la forma en que las aves consumen y dispersan este tipo de frutos (bayas grandes multiseminadas). También se observó a *Myiopsitta monachus* romper las semillas de *S. buxifolia* (*M. monachus* también fue capturada 15 veces en las redes pero nunca se encontraron semillas en sus heces).

## **DISCUSIÓN**

El ensamble de aves muestreado en los 11 sitios de estudio estuvo compuesto por 83 especies de aves, de las cuales 27 dispersaron semillas de frutos carnosos. Las curvas de acumulación de especies indican que el muestreo de las aves que frecuentan el sotobosque y de las dispersoras en particular fue casi exhaustivo, pudiendo quedar fuera del inventario sólo algunas especies raras. Se sabe que en estos ambientes pueden estar presentes otras aves frugívoras, algunas incluso fueron vistas y oídas en el área (e.g. *Ortalis canicollis*, *Rhea americana*), pero por su gran tamaño y comportamiento, y debido a las limitaciones de la técnica utilizada, no fueron capturadas. También podrían llegar a incluirse especies que habitan los bosques en galería de la Selva Paranaense y ocasionalmente usan el bosque del Espinal. Sin embargo, la curva de acumulación de especies de semillas dispersadas por aves pone de manifiesto que los datos obtenidos representan sólo de manera parcial la riqueza, quedando una gran proporción de especies fuera del muestreo. Esto podría deberse en principio a las diferencias fenológicas de las distintas especies, ya que si bien la oferta de frutos maduros alcanza picos en primavera, verano y otoño, hay especies fructificando a lo largo de todo el año (Murriello *et al.*, 1993; Scherer *et al.*, 2007). A pesar de esto, se obtuvo una amplia representación de las semillas de frutos carnosos dispersadas por aves durante los meses de muestreo, que corresponden con los picos de fructificación de la mayor diversidad de especies de plantas (Murriello *et al.*, 1993; Abraham de Noir *et al.*, 2002; Scarpa, 2013; Palacio *et al.*, 2014; Blendinger *et al.*, 2015; Díaz Vélez *et al.*, 2015).

El análisis minucioso de las aves que habitan los bosques del Espinal entrerriano sugiere como principales frugívoros dispersores de semillas a *S. aurantirostris*, *E. parvirostris*, *T. sayaca*, *T. amaurochalinus* y *T. rufiventris*. Estas cinco especies llevan a cabo la mayor proporción de las dispersiones teniendo en cuenta su abundancia relativa en el ensamble, la probabilidad de presentar semillas en sus heces o regurgitados, la cantidad de semillas que dispersan y la riqueza de especies de plantas que consumen.

*Saltator aurantirostris* es una especie omnívora oportunista que ha sido considerada granívora, folívora e insectívora terrestre y arborícola (Ochoa de Masramón, 1979; Marone, 1992), pero también consume frutos, pudiendo llegar a representar casi un 40% de su dieta (Beltzer *et al.*, 1999; López de Casenave, 2001; de la Peña y Pensiero, 2017). Aunque frecuentemente se la observó masticando los frutos, es la especie que mayor cantidad de semillas dispersó dentro del ensamble. En la mayoría de los casos, las semillas dispersadas por esta especie son muy pequeñas o demasiado duras, lo que imposibilita que pueda romperlas con el pico. Teniendo en cuenta que muchas veces también arroja las semillas debajo del árbol o sostiene el fruto con el pico mientras se desplaza de un sitio a otro, se puede sospechar que su contribución al servicio ecosistémico sería incluso mayor a raíz de estos tipos de manipulación (que si bien no constituyen una dispersión efectiva, a veces se traducen en pequeños traslados o implican la eliminación de la cáscara y la pulpa, lo que puede facilitar la germinación de las semillas). Durante los muestreos se registraron tres nuevas relaciones interespecíficas para la especie (consumo y dispersión de *Rhipsalis lumbricoides*, *Scutia buxifolia* y *Solanum sisymbriifolium*).

*Elaenia parvirostris* es una especie frugívora-insectívora, migradora estival presente en el área de estudio durante los meses en que la fructificación de plantas alcanza niveles máximos. Las especies migradoras suelen incorporarse a los sistemas, pasando a formar parte integral del grupo de dispersores, de manera similar a lo que se observa en especies invasoras (Ramos-Robles *et al.*, 2016). De hecho, es normal que muchas plantas florezcan en primavera y verano y fructifiquen entre fines de verano y principios de otoño, aprovechando la presencia de las especies migradoras que se alimentan para acumular reservas antes de emprender viaje (Thompson y Willson, 1979; Eriksson y Ehrlén, 1998; Hanya, 2005). Por contrapartida, muchos aspectos del ciclo anual de los frugívoros (reproducción, cría, migración) suelen estar asociados a los picos estacionales de producción de frutos (Jordano, 2000). *Elaenia parvirostris* presenta altas tasas de consumo de frutos a lo largo de todo el año (Lopez de Casenave *et al.*, 1998; Marini y Cavalcanti, 1998; Francisco y Galetti, 2001; Montaldo, 2005; Basler *et al.*, 2009; de la Peña y Pensiero, 2017). Esta especie fue la que interactuó con la mayor cantidad de especies de plantas (semillas de 13 especies) y sus heces presentaron semillas de hasta 4 especies de diferentes. En base a una revisión bibliográfica, al menos siete relaciones interespecíficas para la especie se registran por primera vez en esta tesis (consumo y dispersión de *Achatocarpus praecox*, *Castela tweedii*, *Erythroxylum microphyllum*, *Gallium aparine*, *Myrcianthes cisplatensis*, *Passiflora caerulea* y *Scutia buxifolia*). Algunos estudios de campo en ambientes productivos altamente modificados indican que las especies que migran grandes distancias son menos sensibles a las alteraciones del hábitat que las especies sedentarias y residentes (Mas y Dietsch, 2004; Dardanelli *et al.*,

2006), pero por lo que se sabe este no sería el caso. Esta especie se muestra altamente sensible a disturbios antrópicos de diverso tipo, como ser regímenes intensos de fuego (Albanesi *et al.*, 2014), explotación forestal y ganadera (Cueto y López de Casenave, 2000; Codesido *et al.*, 2009) e invasiones exóticas de árboles y arbustos (Fandiño *et al.*, 2010).

*Thraupis sayaca* es una especie frugívora (Pacheco y Grau, 1997; Pizo, 2004; Blendinger *et al.*, 2012; Hilty, 2019) que puede actuar como predatora de semillas al aplastar los frutos con el pico si la pulpa es blanda (Levey, 1987; Sallabanks, 1993; de la Peña y Pensiero, 2017) o como dispersora efectiva si los frutos poseen semillas pequeñas o si la pulpa es firme y difícil de separar de la semilla (Levey, 1987; Figueiredo *et al.*, 1995; Montaldo, 2005; de la Peña y Pensiero, 2017). Esta especie fue capturada pocas veces durante los muestreos pero presentó semillas en todas las oportunidades y dispersó la mayor cantidad promedio de semillas, con hasta cuatro especies diferentes en una misma muestra (siempre nativas). El registro de *T. sayaca* dispersando semillas de *Scutia buxifolia* no ha sido reportado previamente.

*Saltator aurantirostris* y *E. parvirostris* fueron capturadas tanto en áreas abiertas de los márgenes o claros dentro de la cubierta de bosque como en áreas cerradas (Lopez de Casenave *et al.*, 1998; Dardanelli *et al.*, 2006; Narosky e Yzurieta, 2010; Díaz Vélez *et al.*, 2015). *Thraupis sayaca* fue capturada con mayor frecuencia en las áreas abiertas y fue la que tuvo desplazamientos de mayor distancia promedio luego de alimentarse de los frutos (Pacheco y Grau, 1997; Pizo, 2004; Vagner de Araújo, 2005; Pizo y dos Santos, 2010). Esta tolerancia o preferencia hacia las áreas abiertas les confiere un rol sustancial en la restauración del bosque de Espinal, ya que los habilita a trasladar semillas hacia los bordes de la matriz en ambientes fragmentados, conectando distintos elementos del paisaje y aumentando las probabilidades de recolonizar parches deforestados.

Por su parte, las especies del género *Turdus* usualmente son descriptas como omnívoras. Aunque es habitual que una proporción de las semillas ingeridas sea regurgitada debajo de la misma planta (Sallabanks, 1993; Montaldo, 2005) y que parte de los frutos caigan al suelo durante la manipulación, son frugívoros muy importantes, de tamaño relativamente grande y dispersores legítimos de semillas en diversos ambientes de Argentina y en paisajes fragmentados en otras partes del mundo (Gutián *et al.*, 1994; Caziani, 1996; Codesido y Bilenca, 2004; Amico y Aizen, 2005; Montaldo, 2005; Martínez *et al.*, 2008; Corrêa Côrtes *et al.*, 2009; García *et al.*, 2010; Mokotjomela *et al.*, 2013; Iglesias, 2015; Vergara-Tabares, 2017; Wyman y Kelly, 2017). Las dos especies registradas en este trabajo pueden encontrarse en bosques y matorrales en el centro de Argentina (Lopez de Casenave *et al.*, 1998; Dardanelli *et al.*, 2006), si bien pueden salir a las áreas abiertas y las zonas urbanas, se mueven rápidamente entre distintos tipos de hábitat y lo hacen con menor frecuencia que otras especies más generalistas de hábitat (Díaz Vélez *et al.*, 2015). Al parecer tienen cierta preferencia por los bordes, donde pasan la mayor parte del tiempo y se mueven a menores velocidades (Da Silveira *et al.*, 2016). Efectivamente, ambas especies fueron capturadas en ambientes cerrados en el interior de la cubierta de bosque la mayoría de las veces y fueron las que se desplazaron menores

distancias promedio luego de alimentarse. Este comportamiento incrementa las probabilidades de que la deposición de semillas se realice en el interior de los fragmentos, de modo que pueden actuar aumentando la abundancia de leñosas y enriqueciendo la flora dentro del bosque, pero difícilmente llevan semillas hacia los ambientes abiertos. Por contrapartida, ambas dispersaron mayores cantidades de semillas exóticas que las otras especies, principalmente en el caso de *T. rufiventris*, que registró un porcentaje de 50% de semillas exóticas en sus heces. Esto coincide con estudios previos que indican que consumen con asiduidad frutos de *Ligustrum lucidum* y tienen cierta preferencia por fragmentos de bosques donde predominan especies introducidas e invasoras (Montaldo, 1993; Fandiño *et al.*, 2010). Para estas dos especies también fueron registradas nuevas relaciones interespecíficas (*T. amaurochalinus* dispersando semillas de *E. microphyllum*, *G. aparine*, *P. caerulea*, *S. laxum* y *S. sisymbriifolium* y *T. rufiventris* dispersando semillas de *A. setaceus*, *G. aparine*, *M. sagittifolia* y *S. buxifolia*).

Si bien estas cinco especies resultaron ser las principales contribuyentes al servicio ecosistémico, dispersando casi el 85% de las semillas encontradas en las heces, es de destacar que la riqueza de especies de aves dispersoras es grande en comparación con otros sistemas templados (Jordano, 1987; Scherer *et al.*, 2007). El ensamble de dispersoras es amplio y diverso, e incluye especies de mayor y menor calidad (con mayores y menores probabilidades de dispersar las semillas efectivamente). *Mimus saturninus*, *Melanerpes candidus*, *Tachyphonus rufus*, *Embernagra platensis*, *Colaptes campestris* y *Myiodinastes maculatus* fueron capturadas en pocas oportunidades (principalmente por limitaciones de la técnica, salvo el caso de *T. rufus* y *Elaenia albiceps* que presentan pocos registros en la zona y podrían considerarse especies raras), pero mostraron altas probabilidades de dispersión de semillas y podrían contribuir en gran medida. Además, se comprobó el consumo de frutos por parte de especies normalmente categorizadas como granívoras como *Zonotrichia capensis*, *Paroaria coronata*, *Columbina picui* y *Zenaida auriculata*, o por *Furnarius rufus*, considerada insectívora del estrato bajo de la vegetación y del suelo (Canevari *et al.*, 1991; Cueto, 1996; Milesi *et al.*, 2002; Horlent *et al.*, 2003). Una gran cantidad de las interacciones observadas estarían siendo registradas por primera vez en este trabajo (de la Peña y Pensiero, 2017): *C. picui* dispersando semillas de *P. convolvulus* y *S. laxum*; *E. platensis* dispersando semillas de *Morus alba*; *M. candidus* dispersando semillas de *M. cisplatensis* y *S. buxifolia*; *M. saturninus* dispersando semillas de *G. aparine*; *M. maculatus* dispersando semillas de *P. caerulea*; *P. sulphuratus* dispersando semillas de *A. setaceus*, *J. rhombifolia* y *S. laxum*; *S. coerulescens* dispersando semillas de *M. laetevirens*; *Z. auriculata* dispersando semillas de *P. convolvulus* y *S. laxum*; y *F. rufus*, *E. aurantioatrocristatus*, *L. verreauxi*, *M. cactorum*, *P. coronata* y *Z. capensis* dispersando semillas de *S. laxum*.

Los resultados obtenidos refuerzan la idea de que la frugivoría es un rasgo relativamente oportunista para algunas especies que incluyen frutos en su dieta durante la época del año en que la disponibilidad de estos ítems es máxima, sobre todo en biomas templados y subtropicales donde los frugívoros estrictos están casi ausentes (Pizo, 2004; Reid y Armesto, 2011). Si bien estas especies oportunistas dispersan semillas de manera

ocasional, se caracterizan por ser muy abundantes, de modo que sus aportes podrían ser significativos para el servicio ecosistémico (Ponce *et al.*, 2012). También es remarcable el hecho de que tengan comportamientos diferentes y frecuenten otro tipo de ambientes en el paisaje (Pizo y dos Santos, 2010), encontrándose a veces incluso hasta favorecidas por la fragmentación y los cambios en el uso de la tierra. La dispersión llevada a cabo por múltiples especies en ocasiones es considerada perjudicial (entendiéndose como una dispersión “competitiva”), dado que la distribución y el crecimiento poblacional de una especie de planta pueden verse limitados cuando los frutos son consumidos por dispersores de “menor calidad”, dejando de estar disponibles para los dispersores de “mayor calidad” (Vander Wall y Longland, 2004). Sin embargo, en determinados escenarios un ensamble que incluye dispersores de menor calidad puede proporcionar una dispersión de semillas más efectiva que un único dispersor de semillas de alta calidad (Schupp *et al.*, 2010).

La identificación de las aves que realizan contribuciones mayoritarias en la dispersión de semillas constituye una primera aproximación para la descripción de dicho servicio ecosistémico en el área de estudio. Los datos obtenidos no sólo refieren al componente cuantitativo de la dispersión, también se hace mención de los sitios donde podrían ser depositadas las semillas, en función de los ambientes que frecuentan los dispersores y las distancias que recorren normalmente. Asimismo, en este trabajo pudieron reconocerse muchas otras especies que si bien no se consideran buenas dispersoras de acuerdo a la categorización elaborada, son importantes en la provisión del servicio ecosistémico, dado que a raíz de su abundancia, sus hábitos o la tolerancia que muestran en ambientes antropogénicamente modificados, ocasionalmente pueden trasladar semillas desde el interior de la cubierta de bosque hasta bordes y áreas abiertas degradadas.



#### 4. Red de interacciones entre plantas de frutos carnosos y aves dispersoras

##### *INTRODUCCIÓN*

Las plantas de frutos carnosos son consumidas y dispersadas por distintas aves frugívoras, y estas aves, a su vez, se alimentan y dispersan semillas de distintas especies de plantas. Considerando las relaciones múltiples y simultáneas entre las especies de estos sistemas, las redes de interacción son una buena aproximación para su estudio (Bascompte *et al.*, 2003; Jordano *et al.*, 2009; Carlo y Yang, 2011). De hecho, actualmente es sustancial que los esfuerzos de conservación para mantener la integridad de los ecosistemas naturales frente a los cambios inminentes se focalicen en redes de interacción más que en especies puntuales (Harvey *et al.*, 2017). Las interacciones pueden perderse incluso antes de que la riqueza de especies decline, por ejemplo cuando la abundancia de las poblaciones disminuye a tal punto que el encuentro entre dos especies mutualistas es poco probable (en ocasiones por extinciones locales) o cuando se produce una desincronización de los períodos de actividad de las especies.

El análisis de redes ha emergido como una herramienta útil para abordar este tipo de mutualismos, dado que puede modelar y simplificar la complejidad de las múltiples interacciones de especies en la comunidad. Teniendo en cuenta que un muestreo inadecuado o restringido puede afectar seriamente las propiedades de la red de interacciones (Nielsen y Bascompte, 2007; Vázquez *et al.*, 2009; Blüthgen, 2010; Dorado *et al.*, 2011), es importante que los datos provengan de un procedimiento lo más robusto, exhaustivo y bien diseñado que se pueda (Jordano *et al.*, 2009; Chacoff *et al.*, 2012). Sin embargo, muestrear la diversidad de interacciones para construir redes apropiadas, representativas y complejas es una labor muy intensa (que consume tiempo e implica altos costos) y una de las principales limitantes para el desarrollo de la investigación de redes ecológicas dentro de la biología de la conservación (Morales-Castilla *et al.*, 2015). Por lo general las redes se reconstruyen a lo largo de varios años, integrando información de distintas fuentes complementarias (e.g. consultas a expertos, análisis de muestras fecales, observaciones directas, datos de co-ocurrencia). Incluso así, muchas veces estas aproximaciones pueden dar lugar a falsos negativos (no se llegan a observar enlaces de gran importancia y raramente se alcanza a visualizar la red de manera exhaustiva), falsos positivos (enlaces hipotéticos basados en simples datos de co-ocurrencia que en realidad no suceden) o sobreestimaciones de la importancia de algunos enlaces (Morales-Castilla *et al.*, 2015; Harvey *et al.*, 2017).

Si bien el estudio de redes es relativamente reciente y aún queda mucho por entender, existen ciertas características aparentemente generales en la estructura de las redes que indican que 1) el grado (número de enlaces por especie) es altamente sesgado, es decir pocas especies tienen muchos enlaces y muchas especies tienen pocos enlaces, o bien responde a una distribución truncada de la ley potencial (*power law*), de modo que hay menos especies con número intermedio de enlaces de las que se esperarían por azar (Jordano *et al.*, 2003; Vázquez y Aizen, 2003); 2) las interacciones tienden a ser asimétricas en la dependencia, de modo que las especies de plantas especialistas

interactúan con especies de aves generalistas (y viceversa), y 3) están organizadas de un modo anidado (Bascompte *et al.*, 2003; Vázquez y Aizen, 2004; Bascompte *et al.*, 2006), es decir que hay un cierto orden que manifiesta la tendencia de las especies especialistas a interactuar con un subconjunto de las especies generalistas y de las especies generalistas a interactuar entre sí y con muchas especies especialistas (Almeida-Neto *et al.*, 2007; Almeida-Neto *et al.*, 2008), aunque también pueden exhibir algún grado de modularidad (Olesen *et al.*, 2006). Al parecer, estas características serían responsables de que las redes de interacción planta-animal observadas sean más robustas o tolerantes a la extinción de especies que las redes generadas por azar (Memmott *et al.*, 2004; Jordano *et al.*, 2009).

El análisis de redes permite examinar las consecuencias de la disminución de especies bajo distintos escenarios. En grupos funcionales en los cuales las especies son redundantes, el impacto creado por la pérdida de algunas de ellas es de una u otra manera compensado por las otras (Naeem, 1998). Sin embargo, algunas especies realizan contribuciones únicas al funcionamiento del ecosistema y su pérdida o disminución puede desencadenar cambios drásticos (Walker, 1992). Incluso si no se pierde ninguna especie insustituible, una variación mínima en la constitución de un sistema altamente diverso da lugar a un pequeño cambio en el funcionamiento del ecosistema. A medida que estas pequeñas pérdidas se acumulan y la redundancia decrece, los cambios funcionales (incluyendo la provisión de servicios) pueden pasar a ser significativos (Jones *et al.*, 1994; Power *et al.*, 1996), poniendo de manifiesto que la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema es asintótica.

En última instancia, observar lo que sucede dentro de la red de interacciones habilita un mejor entendimiento de la dinámica actual de regeneración vegetal en el ambiente, un paso indispensable que permitiría luego dilucidar posibles implicancias y aplicaciones, por ejemplo, en proyectos de manejo, conservación y restauración ecológica. El objetivo específico de este capítulo es analizar la estructura de la red de interacciones entre plantas de frutos carnosos y aves dispersoras en el bosque del Espinal entrerriano.

## **MÉTODOS**

### *Construcción de la red de interacciones*

A partir de los datos de tres años de muestreos con redes de niebla (ver Métodos, Capítulo 3) se construyó una matriz cualitativa con las interacciones efectivas entre plantas y aves que dispersaron semillas. Los vectores columna representan aves (nivel superior) y los vectores fila representan especies de plantas (nivel inferior). Se calcularon los estadísticos de tamaño de la red bipartita, que incluyen número de especies de plantas (P), número de especies de aves dispersoras de semillas (A), total de especies que interactúan ( $T = P + A$ ), número de interacciones observadas entre plantas y aves (I) y tamaño de la red ( $P \times A$ ). Como medida de segundo orden se calculó la conectancia, que refiere a la proporción de interacciones efectivas dentro de todas las que son posibles para la red (Dunne *et al.*, 2002) y se calcula sumando las interacciones observadas y dividiendo por el tamaño de la red ( $C = I / P \times A$ ). En este sentido, la teoría de redes define el número de enlaces posibles como equivalente al tamaño de la red, sin tener en cuenta las restricciones

biológicas que hacen que, en realidad, ciertos enlaces sean imposibles de observar en la naturaleza (por ejemplo, frutos grandes que no pueden ingeridos por algunas aves pequeñas, preferencias alimentarias, etc.). Para evaluar la completitud del inventario de interacciones se estimó la cantidad de enlaces esperados (Chao 2) con la versión 9.1.0 del software EstimateS (Colwell, 2013) y se calculó el porcentaje de enlaces que pudieron ser detectados en los muestreos. La curva de acumulación de interacciones a medida que aumentaba el esfuerzo de muestreo se realizó en R 3.3.3 usando el paquete “vegan” (Oksanen *et al.*, 2017; R Development Core Team, 2018).

#### *Análisis de la estructura de la red de interacciones*

Se construyó una segunda matriz de interacciones entre plantas y aves dispersoras, esta vez cuantitativa, en la cual se especifica la intensidad de la interacción. En ella cada elemento  $a_{ij} \neq 0$  toma valores que corresponden al número de semillas de cada especie de planta dispersadas por cada especie de ave. Todos los análisis de la red de interacciones se llevaron a cabo en R 3.3.2 (R Development Core Team, 2018) usando el paquete “bipartite” (Dormann *et al.*, 2009, 2017).

Se midió el grado de anidamiento teniendo en cuenta tres medidas: temperatura de anidamiento, anidamiento ponderado y NODF (*Non-Overlapping Decreasing Fill*). La primera adopta valores entre 0 (implica frío, red con alto anidamiento) y 100 (calor, caos, bajo anidamiento), el anidamiento ponderado es una versión que tiene en cuenta la frecuencia de las interacciones (Galeano *et al.*, 2009) y adopta valores entre 0 (caos perfecto) y 1 (anidamiento total), interpretándose de manera opuesta al índice anterior. Por último, el NODF adopta valores que pueden variar entre 0 (sin anidamiento) y 100 (matriz perfectamente anidada), con valores intermedios que implican interacciones al azar entre las especies (si bien esta medida fue desarrollada más recientemente y es aconsejada por ser la más consistente, se decidió tener en cuenta también las otras para poder realizar comparaciones con estudios similares). La significancia del anidamiento se evaluó comparando los valores observados con los provistos por tres modelos nulos conservativos, analizando si el valor observado cae dentro del intervalo del 95% resultante de 1000 iteraciones del modelo nulo (Gotelli y Graves, 1996; Vázquez y Aizen, 2003, 2004; Vázquez *et al.*, 2007; Blüthgen *et al.*, 2008). El uso de estos modelos permite probar si el anidamiento observado es una propiedad ecológica intrínseca, de modo que lo que está afectando la estructura de la red es la distribución de las interacciones entre los pares de especies, o bien si es un mero producto de la distribución de frecuencias de especies (i.e., que sólo refleja propiedades del muestreo subyacente). El primer modelo es llamado *Patefield*, mantiene fijos los totales marginales en la red (dados por el número de aves de una especie que consume semillas de todas las especies de plantas y por el número de semillas de una especie de planta particular consumidas por todas las especies de aves dispersoras, respectivamente). El segundo modelo nulo utilizado, llamado *Shuffle*, dispersa y reubica de modo aleatorio los valores de interacción observados en la red, manteniendo sus dimensiones. El tercer modelo es llamado *Swap*, mantiene fijos los totales marginales, conserva la conectancia de la red pero reduce el número de enlaces observados. Si bien el anidamiento es la estructura prevaleciente en interacciones de alta

diversidad entre especies de vida libre, es sólo una de las posibles dentro de un amplio rango de estructuras de interacción (Lewinsohn *et al.*, 2006; Jordano *et al.*, 2009). En una matriz perfectamente anidada no hay compartimentos (o hay un número muy bajo), pero al desviarse de esta situación se pueden encontrar subconjuntos de especies que interactúan más entre sí que con el resto. La existencia de módulos, grupos, *sub-sets* o *clusters* de especies con alta conectancia interna y pocas conexiones con otras especies en la red se evaluó calculando la modularidad (Lewinsohn *et al.*, 2006; Olesen *et al.*, 2007), que tiene un rango de valores posibles de 0 (red sin módulos) a 1 (modularidad máxima).

Se determinó la especialización complementaria a nivel de la red (H'2) para medir el grado de complementariedad o particionamiento de nichos entre especies, cuantificando la superposición de especies dispersoras entre las diferentes especies de plantas y la superposición de especies de plantas entre las diferentes especies de dispersoras (Blüthgen *et al.*, 2006). Los valores de H'2 van de 0 (completa generalización) a 1 (total especialización). A diferencia de lo que ocurre con la conectancia (que también se utiliza para referir a la especialización de la comunidad que interactúa), este índice tiene la ventaja de no verse afectado por el tamaño de la red ni por la intensidad de muestreo. También se calculó superposición de nichos a nivel de grupo, para aves y plantas: los valores cercanos a 0 indican que no hay uso común de nichos, mientras que valores cercanos a 1 indican una superposición perfecta de nichos (Dormann *et al.*, 2009; Devoto *et al.*, 2012). Finalmente, se analizó la pendiente de extinción de especies, que evalúa cuán robusto o sensible es el grupo de plantas a la hipotética remoción de especies dispersoras. Las consecuencias se pudieron analizar en base a dos tipos de simulaciones: remoción aleatoria de especies o siguiendo un orden específico que, en este caso, fue en función del grado (en una secuencia desde la especie más conectada a la menos conectada). Se realizó una prueba de Wilcoxon para evaluar las diferencias entre estos dos procedimientos.

A nivel de especie se calculó grado o número de enlaces por especie ( $k$ ), fuerza (*species strength*), intermediación (*betweenness*), intermediación balanceada e índice de especialización ( $d'$ ). El grado es el número de especies con el que una determinada especie focal interactúa y el promedio se define como  $k_p = I / P$  para plantas y  $k_a = I / A$  para aves. Se analizó la topología o forma que adopta la distribución de grados de las especies de cada grupo (plantas y aves) para constatar si se ajusta mejor a un modelo exponencial, a una ley potencial o a una ley potencial truncada. Las redes de interacciones planta-animal suelen seguir pautas similares, caracterizadas con un patrón en la distribución de frecuencias de  $k$  que se aproxima a una ley potencial: numerosas especies tienen pocas interacciones y muy pocas tienen muchas (Jordano *et al.*, 2003; Bascompte y Jordano, 2006; Jordano *et al.*, 2009). La fuerza es una extensión cuantitativa del grado que refiere a la suma de las dependencias de cada especie y cuantifica la relevancia de una especie entre las especies con las que interactúa (Bascompte y Jordano, 2006). Se analizó también la distribución de frecuencias relativas de las dependencias. La intermediación describe la centralidad de la especie en la red determinando su importancia relativa a partir de su posición entre las demás especies (es una medida medial dado que cuantifica la frecuencia

o el número de veces que la especie actúa como un puente a lo largo del camino más corto entre otras dos especies). La intermediación balanceada se estima de la misma manera, pero está basada en la representación ponderada de las especies en la red. El índice de especialización (también llamado índice de selectividad o de diversidad de interacciones) indica la desviación con respecto a una muestra al azar de las parejas de interacción esperadas de acuerdo al número de interacciones totales de la especie (Blüthgen *et al.*, 2006). En otras palabras, el índice expresa cuán selectiva es una especie con respecto a los recursos que tiene disponible. Se mide con un rango de 0 (generalista o no selectiva) a 1 (especialista o altamente selectiva).

## **RESULTADOS**

Dentro de la red interactuaron 66 especies en total, entre aves dispersoras de semillas (27) y plantas con frutos carnosos (39). Fueron detectados 89 enlaces de los 1053 que son posibles teniendo en cuenta el tamaño de la red (Fig. 5). La conectancia de la red fue de 0.084, con una conectancia ponderada de 0.048 (Tabla 6). La curva de acumulación de interacciones no alcanzó la asíntota, de modo que se puede suponer que si se realizaran nuevos muestreos podrían seguir registrándose nuevas interacciones que complementan la red (Fig. 6). El número de interacciones observadas representan el 43.93% respecto de la cantidad de enlaces esperados de acuerdo a la estimación (Chao 2 = 202.58).

El grado de anidamiento varió ampliamente entre los distintos estimadores calculados. Se obtuvo una temperatura de 9.195 (anidamiento alto), un anidamiento ponderado de 0.369 (anidamiento medio o bajo) y un NODF de 11.277 (anidamiento bajo). Este último índice fue puesto a prueba utilizando modelos nulos. El modelo nulo I (*Patefield*) dio lugar a redes con mayor anidamiento que el observado, al contrario que el modelo nulo II (*Shuffle*) que generó redes con menor anidamiento que el observado. El modelo nulo III (*Swap*) dio lugar a redes con anidamientos similares pero igualmente mayores al índice observado en la red (Fig. 7). En ninguno de los casos el índice observado estuvo dentro de los intervalos de confianza de los modelos nulos, de modo que el anidamiento es significativo y se podría decir que se trata de una propiedad intrínseca de la red (Dormann *et al.*, 2009). En cambio, la red exhibió un índice de modularidad medio (0.552) y pudo identificarse la existencia de nueve grupos de especies con alta conectancia interna y pocas conexiones con otras especies de la red (Fig. 8). Cada uno de estos módulos estuvo representado por entre una y once especies de plantas y entre una y seis especies de aves.

Se observó un número promedio de enlaces mayor en las aves que en las plantas y valores similares de número promedio de pares compartidos en ambos grupos (Tabla 7). La especialización complementaria de la red en su conjunto ( $H^2$ ) fue de 0.613, es decir que priman las interacciones especialistas o selectivas con respecto a los recursos disponibles. La superposición de nichos fue muy baja tanto para aves como para plantas (prácticamente inexistente en ambos casos), indicando que no hay gran similitud en el patrón de interacción entre las especies de cada grupo. En ambos niveles de la red se observó un predominio de especies con índices de especialización moderada, algo más notorio entre las especies de aves que entre las especies de plantas (Tabla 8).

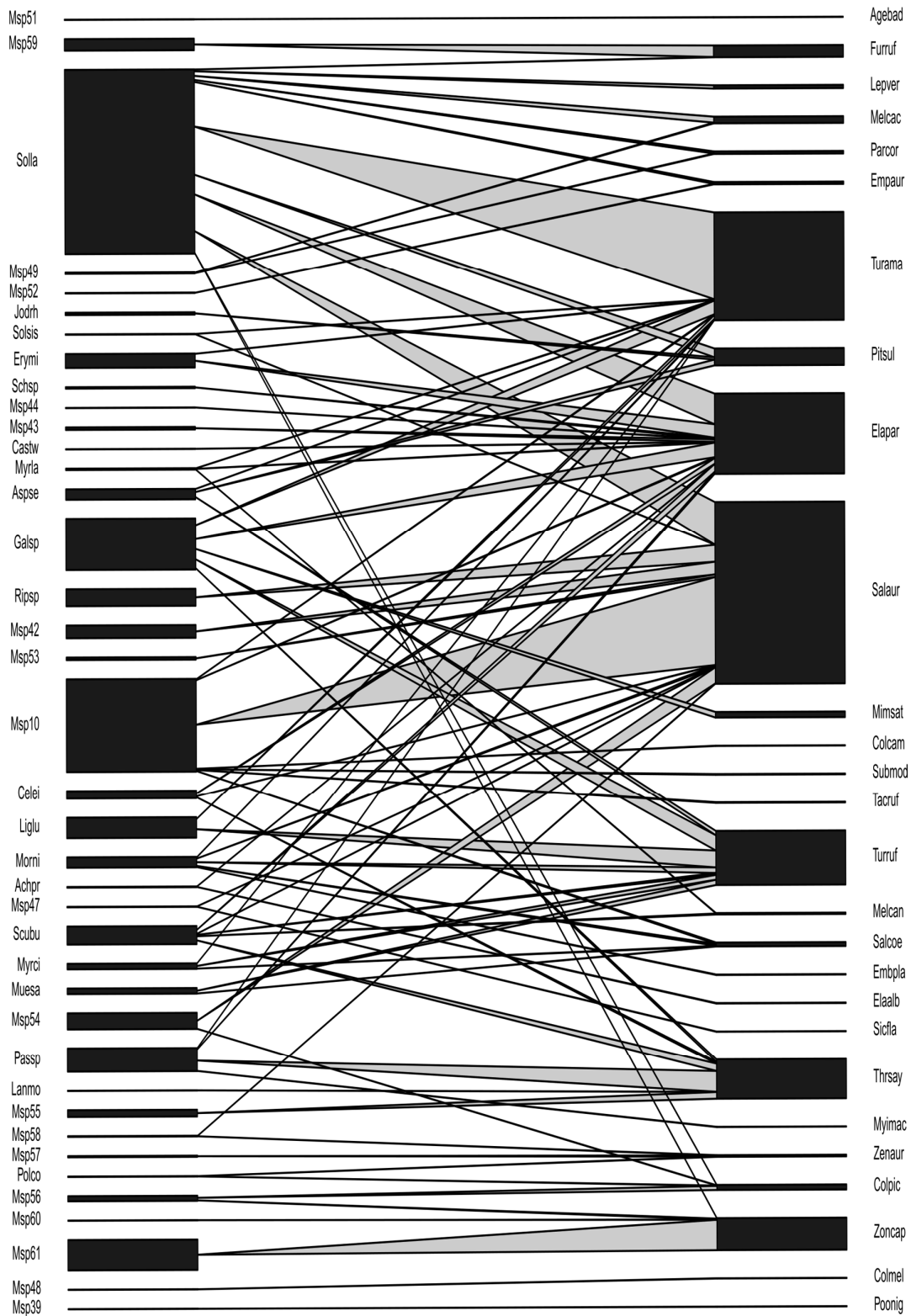


Fig. 5. Gráfico bipartito de la red cuantitativa de interacciones aves dispersoras de semillas-plantas con frutos carnosos detectadas en bosques del Espinal de la provincia de Entre Ríos. Las especies de aves (derecha) y plantas (izquierda) están representadas por los rectángulos negros; el ancho de los rectángulos y el grosor de las líneas que ligan a las especies entre sí indican la intensidad de las interacciones (o frecuencia de las interacciones). Los acrónimos usados para cada especie se indican en las Tablas 1 y 2 del Apéndice B.

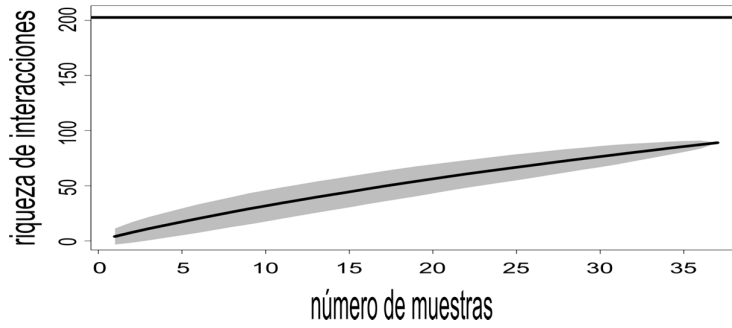


Fig. 6. Curva de acumulación de interacciones entre dispersores de semillas y plantas con frutos carnosos en función del esfuerzo de muestreo (número de muestras, igual a días de observación). La línea horizontal indica la cantidad de interacciones esperadas (Chao 2). El sombreado gris representa la desviación estándar.

Tabla 6. Índices descriptivos de la estructura de la red de interacciones entre aves dispersoras de semillas y plantas de frutos carnosos en bosques del Espinal de la provincia de Entre Ríos.

Número de especies aves dispersoras de semillas (nivel superior)	27
Número de especies vegetales dispersadas por aves (nivel inferior)	39
Número total de especies que interactúan	66
Tamaño de la red de interacciones	1053
Número de enlaces observados	89
Conectancia	0.084
Conectancia ponderada	0.048
Anidamiento (temperatura de la red)	9.195
Anidamiento ponderado	0.369
NODF	11.277
Modularidad	0.552
Especialización complementaria H'2	0.613

Tabla 7. Índices descriptivos a nivel de grupo para aves dispersoras de semillas y plantas de frutos carnosos que participan de las interacciones interespecíficas en bosques del Espinal de la provincia de Entre Ríos.

	aves	plantas
Número promedio de enlaces	9.476	6.176
Número promedio de pares compartidos	0.385	0.356
Superposición de nichos	0.093	0.115

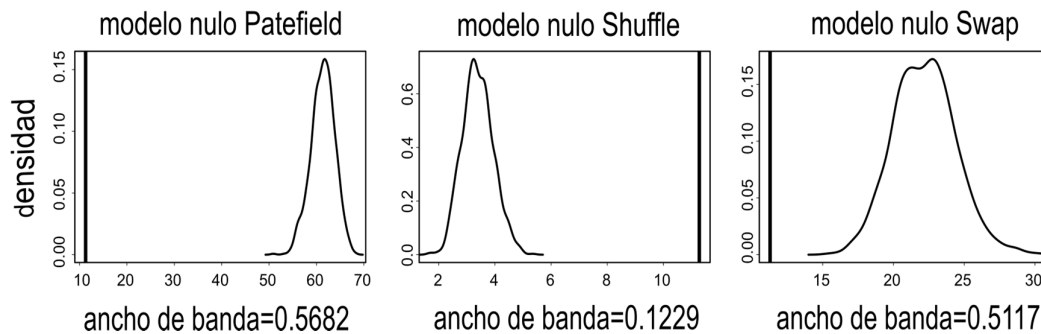


Fig. 7. Comparación entre el valor del índice NODF observado en la red (11.277, indicado con una línea vertical) y el intervalo de confianza de los valores obtenidos por tres modelos nulos (en cada caso, N=1000).

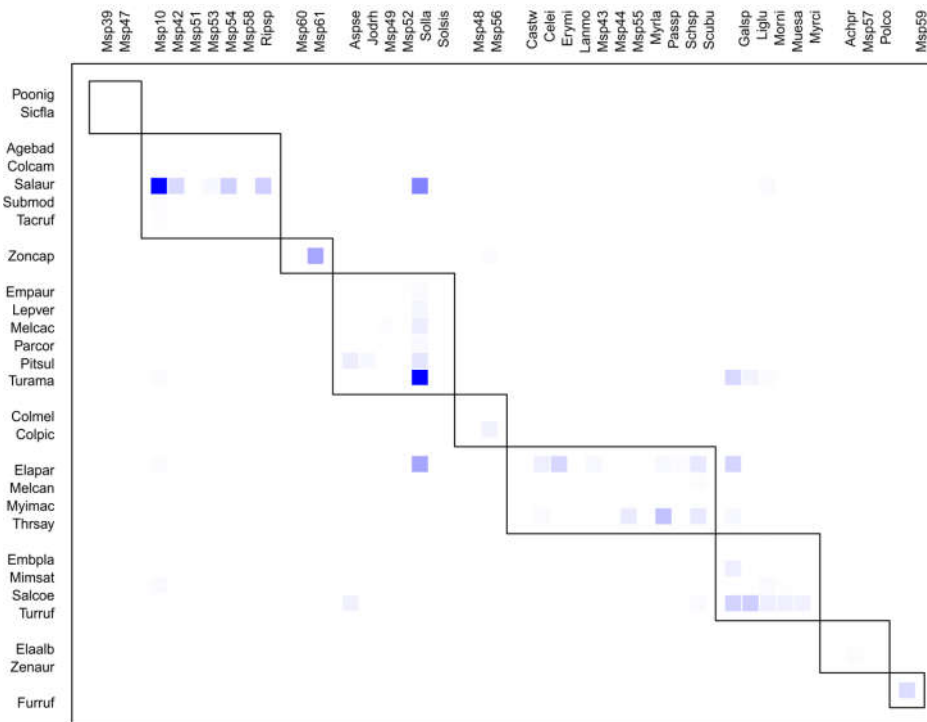


Fig. 8. Gráfico de modularidad que muestra grupos de especies que poseen alta conectancia interna y pocas conexiones con otras especies de la red. La intensidad de colores en las interacciones se corresponde con el peso de los totales marginales.

Los análisis a nivel de especie indicaron que las aves dispersoras de semillas que tienen mayor relevancia para las especies de plantas con las que interactúan (de acuerdo a la fuerza o sumatoria de dependencias) fueron: *C. picui*, *E. parvirostris*, *P. sulphuratus*, *S. aurantirostris*, *T. sayaca*, *T. amaurochalinus*, *T. rufiventris*, *Z. auriculata* y *Z. capensis* (Tabla 8). Las especies de aves dispersoras de semillas que ocuparon lugares centrales en la red de interacciones (de acuerdo a la intermediación balanceada) fueron *E. parvirostris*, *S. aurantirostris*, *T. sayaca*, *T. amaurochalinus* y *T. rufiventris*. Las plantas de frutos carnosos identificadas que tuvieron mayor relevancia para las especies de aves dispersoras con las que interactúan fueron *A. praecox*, *G. aparine*, *Morus alba*, *Passiflora* sp. y *S. laxum*. Las especies que ocupan lugares centrales en la red de interacciones fueron *G. aparine*, *L. lucidum*, *Passiflora* sp., y *S. laxum*.

La distribución de grados se ajustó mejor a la ley potencial truncada en ambos niveles (Tabla 9 y Fig. 9), es decir que muchas especies interactúan con pocas especies del otro grupo y viceversa (pocas especies interactúan con muchas). Al analizar la distribución de frecuencias relativas de las dependencias entre especies de la red de interacciones se observó claramente la forma sesgada del gráfico, con más del 97% de los datos incluidos dentro del primer rango (dependencia entre 0.00 y 0.07) y frecuencias muy bajas para el resto de las clases (Fig. 10).



Tabla 8. Grado, fuerza (sumatoria de dependencias de cada especie), intermediación e intermediación balanceada (de acuerdo a su representación en la red) y grado de especialización para cada una de las especies que componen la red de interacción (dispersoras y plantas). Con negrita se indican los mayores valores. Se incluyen sólo las plantas identificadas a nivel de especie.

	grado	fuerza	intermediación	intermediación balanceada	especialización
<b>aves</b>					
<i>Agelaioides badius</i>	1	1.000	0.000	0.000	1.000
<i>Colaptes campestris</i>	1	0.002	0.000	0.000	0.103
<i>Colaptes melanochloros</i>	1	1.000	0.000	0.000	1.000
<i>Columbina picui</i>	<b>4</b>	<b>1.335</b>	0.032	0.006	0.795
<i>Empidonomus aurantioatrocristatus</i>	1	0.667	0.000	0.000	0.936
<i>Elaenia albiceps</i>	1	0.044	0.000	0.000	0.509
<i>Elaenia parvirostris</i>	<b>13</b>	<b>7.340</b>	0.318	<b>0.296</b>	0.404
<i>Embernagra platensis</i>	2	1.010	0.000	0.000	0.281
<i>Furnarius rufus</i>	2	1.001	0.000	0.000	0.966
<i>Leptotila verreauxi</i>	1	0.018	0.000	0.000	0.171
<i>Melanerpes cactorum</i>	2	0.633	0.000	0.000	0.277
<i>Melanerpes candidus</i>	2	0.385	0.000	0.000	0.574
<i>Mimus saturninus</i>	1	0.108	0.000	0.000	0.502
<i>Myiodinastes maculatus</i>	1	0.010	0.000	0.000	0.308
<i>Paroaria coronata</i>	2	0.411	0.000	0.000	0.240
<i>Pitangus sulphuratus</i>	<b>3</b>	<b>1.603</b>	0.001	0.000	0.485
<i>Pospiza nigrorufa</i>	1	1.000	0.000	0.000	1.000
<i>Saltator aurantirostris</i>	<b>12</b>	<b>7.032</b>	0.348	<b>0.303</b>	0.643
<i>Saltator coerulescens</i>	4	0.318	0.012	0.000	0.414
<i>Sicalis flaveola</i>	1	0.500	0.000	0.000	0.896
<i>Sublegatus modestus</i>	1	0.007	0.000	0.000	0.188
<i>Tachyphonus rufus</i>	1	0.007	0.000	0.000	0.188
<i>Thraupis sayaca</i>	<b>6</b>	<b>3.584</b>	0.015	<b>0.038</b>	0.813
<i>Turdus amaurochalinus</i>	<b>11</b>	<b>1.958</b>	0.238	<b>0.317</b>	0.431
<i>Turdus rufiventris</i>	<b>7</b>	<b>4.008</b>	0.027	<b>0.040</b>	0.727
<i>Zenaida auriculata</i>	<b>3</b>	<b>1.833</b>	0.000	0.000	0.952
<i>Zonotrichia capensis</i>	<b>4</b>	<b>2.184</b>	0.000	0.000	0.952
<b>plantas</b>					
<i>Achatocarpus praecox</i>	<b>2</b>	<b>1.003</b>	0.000	0.000	0.687
<i>Asparagus setaceus</i>	3	0.426	0.018	0.000	0.544
<i>Castela tweedii</i>	1	0.003	0.000	0.000	0.123
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	3	0.117	0.067	0.000	0.318
<i>Erythroxylum microphyllum</i>	2	0.172	0.008	0.000	0.479
<i>Galium aparine</i>	<b>5</b>	<b>1.654</b>	0.042	<b>0.191</b>	0.352
<i>Jodina rhombifolia</i>	1	0.137	0.000	0.000	0.628
<i>Lantana montevidensis</i>	1	0.006	0.000	0.000	0.229
<i>Ligustrum lucidum</i>	2	0.346	0.003	<b>0.013</b>	0.524
<i>Morus alba</i>	<b>5</b>	<b>1.591</b>	0.029	0.000	0.363
<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	2	0.157	0.000	0.000	0.484
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	3	0.343	0.008	0.000	0.322
<i>Myrsine laetevirens</i>	3	0.209	0.003	0.000	0.439
<i>Passiflora</i> sp.	<b>4</b>	<b>1.557</b>	0.032	<b>0.047</b>	0.691
<i>Polygonum convolvulus</i>	2	0.188	0.017	0.000	0.607
<i>Rhipsalis lumbricoides</i>	1	0.093	0.000	0.000	0.316
<i>Schinus longifolia</i>	1	0.017	0.000	0.000	0.296
<i>Scutia buxifolia</i>	5	0.985	0.101	0.000	0.374
<i>Solanum laxum</i>	<b>11</b>	<b>5.584</b>	0.504	<b>0.516</b>	0.406
<i>Solanum sisymbriifolium</i>	2	0.003	0.019	0.000	0.000

Tabla 9. Ajustes de la distribución de grados para los tres modelos (exponencial, ley potencial y ley potencial truncada) en ambos niveles tróficos: inferior (plantas) y superior (aves). Se muestran los coeficientes estimados, el error estándar y los valores P, R<sup>2</sup> y AIC. El mejor modelo se indica en negritas.

	coeficiente	error estándar	Pr(> t )	R <sup>2</sup>	AIC
<b>plantas</b>					
exponencial	0.618	0.034	<0.001	0.998	-25.844
ley potencial	1.214	0.102	<0.001	0.991	-17.280
ley potencial truncada	0.342	0.255	<0.001	0.998	<b>-25.844</b>
<b>aves</b>					
exponencial	0.391	0.050	<0.001	0.985	-18.990
ley potencial	0.942	0.036	<0.001	0.997	-35.608
ley potencial truncada	0.755	0.061	<0.001	0.999	<b>-43.366</b>

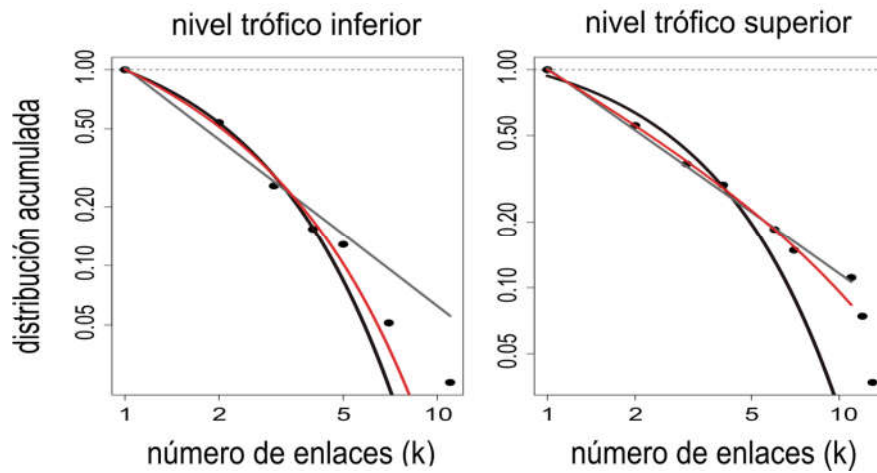


Fig. 9. Distribución acumulada de probabilidades de número de enlaces promedio en función del grado (k). El gráfico de la izquierda corresponde a las plantas (nivel trófico inferior) y el de la derecha a las aves dispersoras de semillas (nivel trófico superior). Se muestran los ajustes para la distribución exponencial (línea negra), ley potencial (línea gris oscuro) y ley potencial truncada (línea roja).

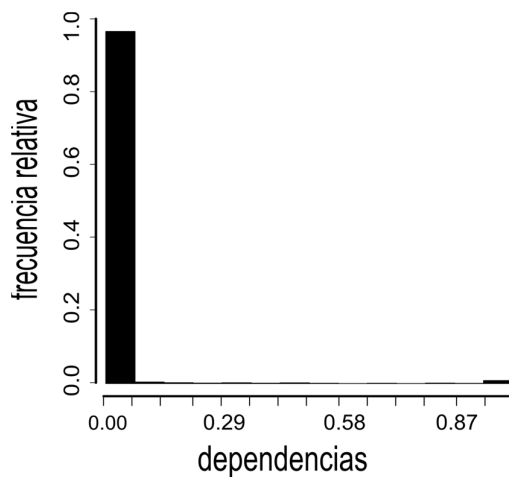


Fig. 10. Distribución de frecuencias relativas de las dependencias entre especies de la red de interacciones aves dispersoras de semillas-plantas con frutos carnosos detectadas en bosques del Espinal de la provincia de Entre Ríos.

Las simulaciones de extinción de aves dispersoras de semillas indicaron que la estructura de la red sería más robusta a la extinción aleatoria de las especies pero muy sensible si lo que ocurriera primero fuera la pérdida de las especies generalistas (las que están más conectadas en la red). Las curvas fueron significativamente diferentes ( $V = 378.0$ ;  $p = 0.001$ ), estando la primera caracterizada por una asíntota y la segunda por una relación lineal (Fig. 11).

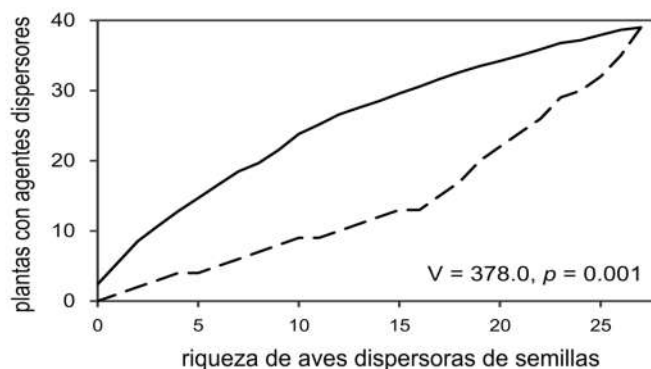


Fig. 11. Curvas de simulación mostrando la dispersión de semillas en función de la riqueza de especies de aves dispersoras. La línea entera corresponde a un escenario en el cual las especies de aves dispersoras de semillas se extinguen de manera aleatoria y la línea punteada representa la pérdida de especies generalistas primero, desde las más conectadas a las menos conectadas de la red.

## DISCUSIÓN

La red de interacciones de plantas con frutos carnosos y aves dispersoras de semillas en el bosque de Espinal de la provincia de Entre Ríos se caracteriza por tener un tamaño moderado (reflejando la biodiversidad que puede encontrarse en este distrito de la ecorregión), muy baja conectividad, una estructura poco anidada y modular y un nivel moderado de especialización en ambos niveles.

El análisis de completitud del inventario de interacciones revela que aún quedan por detectar alrededor del 50% de las relaciones interespecíficas, a pesar de que se pudo identificar una proporción relativamente alta de las especies en ambos niveles. El muestreo de las aves dispersoras de semillas fue casi exhaustivo, quedando afuera sólo algunas especies que no pudieron ser capturadas por las limitaciones metodológicas y otras que habitan los bosques en galería de la Selva Paranaense y ocasionalmente llegan a introducirse en el bosque de Espinal, mientras que la curva de acumulación de especies de plantas con frutos carnosos, en cambio, pone de manifiesto que aún queda una buena proporción de especies fuera del muestreo, probablemente por tener períodos de fructificación distintos a los de la mayoría (véase Capítulo 3). Tal como advierten Chacoff *et al.* (2012), para este tipo de trabajos existen múltiples causas que pueden explicar la detección relativamente baja, en este caso de especies de plantas y de interacciones interespecíficas: lógicamente una de ellas es que el muestreo haya sido efectivamente insuficiente. Otra posible causa es que el estimador utilizado (Chao 2), basándose en las especies o las interacciones infrecuentes (apariciones únicas o duplicados), sobreestime

el número de interacciones no detectadas (i.e., todas las especies o interacciones que hayan sido registradas sólo una o dos veces aumentan considerablemente la riqueza esperada). Dado que la completitud en el inventario ocurre cuando todas las especies o interacciones han sido observadas en más de dos oportunidades, se omite la existencia de especies o interacciones raras, suponiendo que con mayor esfuerzo de muestreo la abundancia de estas especies o interacciones aumentaría indefectiblemente (Colwell y Coddington, 1994; Chao *et al.*, 2009). Esto puede ser cierto en algunos casos, pero no en todos. La gran diferencia registrada entre la proporción de especies y de interacciones detectadas puede deberse en parte a un muestreo deficiente, pero también a las interacciones raras o al consumo oportunista de las especies de aves frugívoras generalistas (Stang *et al.*, 2009; Simmons *et al.*, 2018). Otra posibilidad es que la presencia y las abundancias varíen a lo largo de la temporada y de un año al otro, de modo que observar más de dos veces algunas interacciones sea poco probable (Herrera, 1988; Petanidou *et al.*, 2008; Chacoff *et al.*, 2012; Ramos-Robles *et al.*, 2016). Dado que algunos índices son notablemente más sensibles a las dimensiones de la red cuando son pequeñas (menos de 50 especies en total), se requiere un tamaño mínimo de la red para poder utilizar estos índices con cierta confianza (Dormann *et al.*, 2009). El tamaño de la red determinado por las 66 especies totales permite suponer que las dimensiones no serían un problema; en cambio, los efectos de la intensidad del muestreo suelen ser más evidentes y en este caso podrían tener alguna consecuencia (Dormann *et al.*, 2009), por ejemplo sobre la conectancia. La conectancia de las redes ecológicas a menudo es baja y las matrices de interacción suelen ser matrices dispersas, con una baja frecuencia de elementos no-nulos que incluso tiende a disminuir a medida que aumenta el número de especies interactuantes (Jordano, 1987; Dunne *et al.*, 2002; Jordano *et al.*, 2009). Sin embargo, la conectancia observada en la red estudiada es muy baja en comparación con otras redes mutualistas de ambientes templados o subtropicales (media  $0.40 \pm \text{SD de } 0.13$  en Jordano, 1987).

Aunque el grado de anidamiento de la red varía ampliamente entre los distintos estimadores calculados, tomando como referencia sólo el índice de NODF se puede decir que es bajo en contraposición con la mayoría de los estudios basados en redes (Bascompte *et al.*, 2003; Dupont *et al.*, 2003; Alarcón *et al.*, 2008; Ramos-Robles *et al.*, 2016). A diferencia de los otros índices, NODF es relativamente insensible al tamaño y la forma de la matriz; sin embargo, la conectancia sí puede afectarlo: para un determinado número de especies, redes con mayor número de interacciones muestran un grado de anidamiento significativamente mayor (Bascompte *et al.*, 2003; Almeida-Neto *et al.*, 2008). El anidamiento es una característica ecológica y evolutiva que de acuerdo a distintas hipótesis podría surgir a raíz de diferencias en la abundancia de especies (Preston, 1980; Sugihara, 1980; Lewinsohn *et al.*, 2006), tasas de extinción más elevadas en las especies especialistas que interactúan entre sí (Ollerton *et al.*, 2003) o bien convergencia y complementariedad de rasgos dentro de un conjunto de especies (Thompson, 2005; Guimarães, 2006; Santamaria y Rodríguez-Girones, 2007). Los estudios en redes de interacción predicen que cuando la temperatura es baja (mayor índice de anidamiento) la robustez contra la extinción aleatoria de especies aumenta, de modo que el orden de

extinción de especies sería “completamente predecible” (Atmar y Patterson, 1993; Memmott *et al.*, 2004; Burgos *et al.*, 2007). Siguiendo este razonamiento, un bajo índice de anidamiento podría poner de manifiesto mayor sensibilidad de la red frente a la extinción aleatoria de especies. Esto sucede porque las redes anidadas son altamente cohesivas (plantas y animales generalistas interactúan entre sí, formando un núcleo en el que un pequeño conjunto de especies lidera la mayor parte de las interacciones) e incluyen interacciones asimétricas (las especies especializadas tienden a interactuar con las especies más generalistas). Por lo tanto, cuando se produce una extinción en una red con alto grado de anidamiento la activación de distintas vías alternativas ocurre más fácilmente. Al ser más redundante, las parejas de interacción de la especie extinta pueden mantener cohesión con el resto de la red, siendo menos probable la fragmentación de la red, o sea, el hecho de que estos pares queden aislados y se vean seriamente afectados frente a la perturbación (Bascompte *et al.*, 2003; Bascompte, 2009). En teoría, si los dispersores se extinguieran en orden decreciente de generalización (i.e., del más generalista al más especializado), las extinciones de plantas ocurrirían antes y con mayor velocidad que si las extinciones sucedieran aleatoriamente. La asimetría en la especialización de las especies interactuantes hace que mientras persistan las especies más generalizadas de dispersores, la mayoría de las plantas permanezcan conectadas a la red (Jordano, 1987; Lawton y May, 1995; Dupont *et al.*, 2003; Ollerton *et al.*, 2003). Efectivamente, esto frecuentemente ocurre así dado que las especies generalistas tienden a ser más abundantes y resistentes a las perturbaciones que las especialistas y las especies raras. Finalmente, si bien el anidamiento es considerado una característica más o menos generalizada en la estructura de las redes de interacción, de acuerdo a algunos autores es una propiedad que podría haber sido sobreestimada por los índices utilizados anteriormente (Almeida-Neto *et al.*, 2008). Si se compara el índice de anidamiento ponderado obtenido (0.369) con el promedio que registran las redes de interacción de dispersión de semillas en ambientes templados y subtropicales (0.798) puede verse que efectivamente se trata de un grado de anidamiento bajo; sin embargo, para 4 de los 6 conjuntos de datos de redes en ambientes templados analizados por Bascompte *et al.*, (2003) el índice obtenido no es significativo. El anidamiento en la red podría estar afectado por la baja conectancia detectada (restando por identificar algunas interacciones, sobre todo de las especies “especialistas” que interactúan entre sí), por la presencia en la red de especies que también actúan como predadoras de semillas (Simmons *et al.*, 2018) o bien tratarse de una tendencia propia de las redes mutualistas en ambientes templados o subtropicales (Schleuning *et al.*, 2012).

La modularidad detectada en la red es otra propiedad común de las redes de interacción, principalmente aquellas de grandes dimensiones (Olesen *et al.*, 2007). Algunos trabajos indican que estos módulos también podrían funcionar como subredes que a su vez muestran una estructura anidada (Lewinsohn *et al.*, 2006). La modularidad puede reflejar heterogeneidad de hábitat y también agrupamiento filogenético de especies emparentadas (Lewinsohn *et al.*, 2006; Olesen *et al.*, 2007). En el caso de la red analizada, dado que la mayoría de las especies de plantas son de familias diferentes, la modularidad no estaría relacionada a un agrupamiento filogenético. Además, se ha considerado que estos

módulos podrían actuar como vórtices en los cuales la intensidad de interacciones es mayor, favoreciendo la dinámica co-evolutiva de selección divergente dentro de ellos (Bascompte y Jordano, 2006; Jordano *et al.*, 2009). En este caso particular, se cree que también podría responder a las características de una red de tipo antagonista y, nuevamente, tener algún correlato con los casos en los que la dispersión es del tipo conocido como cosecha imperfecta (Simmons *et al.*, 2018). Como ya se explicó antes, en este proceso de dispersión realizado por aves granívoras que se alimentan de semillas una pequeña proporción de éstas eventualmente sobrevive y germina, convirtiendo a los depredadores en dispersores ocasionales (Aguilar *et al.*, 2009). Este comportamiento se atribuiría a especies de las familias Columbidae, Furnariidae y Passerellidae que, aunque en este trabajo se hayan evidenciado como tales, normalmente no son consideradas frugívoras ni mucho menos dispersoras de semillas.

Por su parte, la distribución de grados  $k$  indica que la red encuadra en un modelo de dispersión en el cual muchas especies interactúan con pocas especies del otro grupo y viceversa (pocas especies interactúan con muchas). El ajuste a los modelos por lo general suele presentar complicaciones dado que implica una demanda de datos extrema. Sin embargo, los que se obtuvieron durante el muestreo (2424 interacciones efectivas, con 10 niveles de grado diferentes en un rango del 1 al 13) fueron suficientes para hacer visible el ajuste de la distribución de grados a la ley potencial truncada. Un patrón de este tipo es esperable cuando el desarrollo de la red sigue una pauta de enlace preferencial: los nuevos nodos que entran a formar parte de la red lo hacen enlazándose preferencialmente con los nodos que ya están más enlazados, de modo que éstos se tornan más ricos aún. Pero, por otra parte, hay menos especies súper-generalistas que lo que cabría esperar. El gráfico de distribución de frecuencias de dependencias, tal como suele ocurrir (independientemente del tipo de mutualismo), está sesgado hacia la derecha con un predominio de dependencias débiles y pocas dependencias fuertes. Esta característica también promueve la coexistencia comunitaria (Bascompte y Jordano, 2006). Con respecto a la especialización, se observó un predominio de especies con índices de especialización moderada, algo más evidente entre las especies de aves dispersoras de semillas que entre las plantas. En concordancia con los índices de especialización por especie, la especialización complementaria de la red en su conjunto fue moderada, es decir que priman las interacciones selectivas con respecto a los recursos disponibles y no hay gran superposición de nichos en ninguno de los grupos.

Muchas redes mutualistas se caracterizan por tener una sobre-abundancia de especialistas y extremadamente pocas especies generalistas, que a su vez, por ser las que más contribuyen a la conectividad de la red, son consideradas críticas para la estabilidad de la comunidad (Carlo y Yang, 2011; Menke *et al.*, 2012; Blendinger *et al.*, 2015; Ramos-Robles *et al.*, 2016). En este caso, las aves dispersoras que tienen mayor relevancia para las plantas y ocupan lugares centrales en la red de interacciones (teniendo en cuenta la fuerza y la intermediación balanceada) son *E. parvirostris*, *S. aurantirostris*, *T. sayaca*, *T. amaurochalinus* y *T. rufiventris*, las mismas especies posicionadas primeras en la categorización de dispersores de semillas (Capítulo 3). Todas estas especies mostraron niveles intermedios de especialización y podrían considerarse generalistas, salvo *T.*

*sayaca* que registró un índice de especialización de 0.813. *Thraupis sayaca* se desplaza a gran altura y pudo ser capturada pocas veces en las redes de niebla, y aún así presentó la mayor cantidad de especies de semillas en las heces, de modo que cabría suponer que este índice sea en realidad más bajo. Las plantas de frutos carnosos identificadas que tienen mayor relevancia para las aves y ocupan lugares centrales en la red de interacciones son *G. aparine*, *L. lucidum*, *Passiflora* sp. y *S. laxum*. Una de ellas es exótica (*L. lucidum*) y el resto son plantas trepadoras. El hecho de que no todas las especies sean igualmente importantes para la dinámica y estabilidad de la red se pone de manifiesto al observar las curvas de simulación que muestran cómo disminuye rápidamente la dispersión de semillas cuando la extinción comienza por las especies generalistas (desde las más conectadas a las menos conectadas) y la diferencia con respecto a cuando la pérdida ocurre de manera aleatoria (Albert *et al.*, 2000; Jeong *et al.*, 2000; Memmott *et al.*, 2004). Las especies generalistas son especies clave dado que tienen mayores índices de intermediación y, por ello, conectan distintas partes de la red y son importantes para mantener su cohesión (Martín González *et al.* 2010).

Como puede verse, muchas de las especies raras registran un bajo número de interacciones y se presentan como especialistas. Este hecho puede entenderse como sesgo de muestreo pero también puede tratarse de verdaderos mecanismos biológicos implícitos (Bascompte *et al.*, 2003; Jordano *et al.*, 2003; Vázquez y Aizen, 2003; Dorado *et al.*, 2011). En relación con estos últimos se manejan dos hipótesis principales. La hipótesis de los enlaces prohibidos (*forbidden links*) refiere a la falta de sincronía fenológica entre fructificación y presencia de las especies frugívoras. Las interacciones nulas por falta de coincidencia temporal es indicada por algunos autores como una causa importante en ambientes templados, dado que muchos de los dispersores principales no residen de manera permanente en el área (Thompson y Willson, 1979; Herrera, 1982). Esta causa se desestima en este caso dado que la mayoría de las aves son residentes permanentes en el área de estudio. Esta hipótesis también considera incompatibilidades o limitaciones morfológicas por tamaño de los frutos y los dispersores, factores que afectan la visita y selección de las especies de plantas en relación a la fisiología digestiva de las aves, selección en base a la apariencia, distribución, concentración de nutrientes, atractivos químicos y visuales de los frutos, entre otras. (Jordano, 1987; Schupp, 1993). La otra es conocida como hipótesis de neutralidad y postula que los patrones de la red resultan del hecho de que los individuos interactúan al azar, por lo cual las especies más abundantes interactúan más frecuentemente y con más especies que las especies raras (Vázquez y Aizen, 2003), sin descartar la posibilidad de que la frecuencia de las interacciones y la abundancia sean consecuencias directas de la especialización debido al uso restringido de los recursos y no lo opuesto. Las evidencias sugieren que en algún punto ambas contribuyen a la estructura de las redes (Dupont *et al.*, 2003; Ollerton *et al.*, 2003; Vázquez *et al.*, 2007; Dorado *et al.*, 2011).

Los patrones observados en la red refuerzan las descripciones realizadas para otras comunidades vegetales neotropicales (Montaldo, 2000; Francisco y Galetti, 2002; Silva *et al.*, 2002; Scherer *et al.*, 2007). Las aves que interactúan en este tipo de sistemas suelen

ser de pequeño tamaño y complementan su dieta con alimentos de origen animal (Howe, 1993). Efectivamente, en este caso las aves especialistas de la red son en su mayoría especies insectívoras, granívoras u omnívoras, y consumen frutos de manera oportunista (Simmons *et al.*, 2018). Por su parte, las especies de plantas de este tipo de sistemas suelen presentar semillas pequeñas, alta fecundidad anual y gran producción, tasa de remoción de frutos reducida y alta exposición de los frutos (para atraer un ensamble mayor en abundancia y riqueza de especies). En un esquema contrapuesto de especies que invierten poco o mucho, se trataría de especies de la primera categoría, que son, por cierto, más comunes en ambientes templados (Howe y Smallwood, 1982). Las segundas son más comunes en regiones tropicales, suelen tener frutos grandes, pulpas ricas en nutrientes o semillas con reservas (promoviendo mayor probabilidad de germinación y supervivencia de las plántulas) y se asocian a un ensamble frugívoro más pequeño y específico.

El número promedio de enlaces de plantas y de aves coinciden con el promedio reportado para estos sistemas (Jordano, 1987). Si se realizaran nuevos muestreos posiblemente se reconocerían nuevas interacciones entre las especies que ya han sido observadas, pero difícilmente se podrían adicionar nuevas especies a la red. En todo caso, si así fuera, serían especies raras con pocas interacciones, lo que disminuiría incluso más la conectancia, enfatizando los patrones observados (Jordano, 1987; Ramos-Robles *et al.*, 2016). Aun si se pudieran detectar todas las interacciones esperadas de acuerdo a los estimadores, la conectancia de la red del bosque de Espinal de Entre ríos seguiría siendo relativamente baja en comparación con la reportada en otras partes del mundo.

Gracias al desarrollo teórico-práctico que el campo de las interacciones ecológicas ha tenido en los últimos tiempos, las posibilidades de análisis son enormes (Kaiser-Bunbury *et al.*, 2017; Schleuning *et al.*, 2011; Menke *et al.*, 2012; Ramos-Roble *et al.*, 2016). Este trabajo constituye un paso importante para el entendimiento de la red de interacciones entre plantas de frutos carnosos y aves dispersoras de semillas, para una región que carece de este tipo de información.



## 5. Relación de los frugívoros y la dispersión de semillas con la ganadería extensiva

### *INTRODUCCIÓN*

Dado que cada especie tiene requerimientos únicos e interactúa a su vez con otros componentes del ambiente, las relaciones dentro de los ecosistemas son de por sí enormemente complejas. Los ensambles de plantas y dispersores varían espacial y temporalmente, y los patrones de interacción pueden cambiar entre los individuos de una población, entre parches o hábitats dentro de un sitio, entre las poblaciones dentro de una región, entre regiones o a lo largo de las estaciones y los años (Herrera, 1984, 1988; Guitián *et al.*, 1992; Willson y Whelan, 1993; Jordano, 1994; Jordano y Schupp, 2000; García *et al.*, 2001; Wang y Smith, 2002; Rey y Manzaneda, 2007). A su vez, la actividad frugívora alrededor de una planta puede verse afectada por atributos como tamaño y abundancia de frutos (Jordano, 1987, 2000; Sallabanks, 1993; Laska y Stiles, 1994; Davidar y Morton, 1996; Blendinger y Villegas, 2011; Palacio *et al.*, 2017), por características ambientales como estructura de la vegetación y del hábitat (Herrera, 1984; Levey, 1988; Alcántara *et al.*, 1997), o por la abundancia y proximidad de otras plantas conespecíficas o de distintas especies (Moore y Willson, 1982; Herrera, 1984; Denslow *et al.*, 1987; Sargent, 1990; Englund, 1993; Carlo y Morales, 2008).

Las perturbaciones ocasionadas por los humanos incrementan aún más la complejidad de los ambientes naturales al modificar gradualmente sus condiciones (Alcamo, 2003). En sistemas donde el componente forestal se conjuga con la ganadería, la presencia del ganado de por sí produce cambios en las características del suelo y en la estructura y composición florística, debido al pisoteo, el sobrepastoreo y el consumo selectivo de especies palatables. Las prácticas de manejo son muy similares en los establecimientos con ganadería extensiva, aunque no son uniformes ni constantes en el tiempo y el espacio. Los propietarios suelen tomar decisiones a escalas de potrero, respondiendo a la heterogeneidad interna del campo, de modo que las rotaciones del ganado, los tiempos de pastoreo y descanso y la carga de animales varían ampliamente en cada sector del predio a lo largo del año (Bailey, 1995; Barnes *et al.*, 2008). Los bosques utilizados con estos fines normalmente requieren de la remoción de algunos árboles o arbustos que resultan de poco interés forrajero para el ganado bovino (práctica conocida como desarbustado o desbarejado), dado que disminuyen la visibilidad, impiden con sus ramas que el ganado pueda buscar alimento debajo de ellos o producen demasiada sombra y no permiten el crecimiento del pasto. Esta tarea se lleva a cabo con maquinarias grandes, pesadas y poco maniobrables como topadoras, o bien con rolo, que consiste en un cilindro metálico con cuchillas cortantes soldadas a su alrededor, tirado por maquinaria agrícola pequeña (como tractor o caballo) y que, a su paso, va cortando, triturando y aplastando la vegetación existente (Kunst *et al.*, 2008; Albanesi *et al.*, 2013). A través de estos procedimientos se abre y se eleva en promedio la altura del bosque, dejando en pie los individuos maduros de las especies de gran porte que poseen una copa de mayor altura (e.g., algarrobo, quebracho blanco) y eliminando las especies del estrato arbóreo bajo y arbustivo, que son precisamente las que en su mayoría poseen frutos carnosos. También se suele recurrir a

la poda (mecánica o química) como rutina de mantenimiento, desmalezamiento y limpieza (Sabattini *et al.*, 2002; Coirini y Karlin, 2011). Las quemas sistemáticas con fuego son utilizadas en ocasiones para reducir el volumen de los restos leñosos y también para eliminar algunas especies como *Trithrinax campestris* (palma caranday), que según los productores supone un riesgo para los animales que chocan con ella, produciendo heridas superficiales que se infectan y tardan en sanar (Karlin y Bernasconi, 2005). Los árboles muertos y la madera seca también suelen ser extraídos para comercializar la leña y aprovechar mejor la superficie. En algunos sitios también se utiliza el ganado caprino para controlar la vegetación en la parte baja del dosel, ya que estos animales se alimentan de pastos y rebrotes tiernos de arbustos.

Dado que la vegetación provee alimento y refugio para la fauna e influye en la cantidad de luz que penetra en el bosque y, por lo tanto, puede afectar la producción de frutos, es de esperar que los disturbios ocasionados por las actividades ganaderas desencadenen cambios sobre la diversidad de aves del bosque (Mastrangelo y Gavin, 2012; Macchi *et al.*, 2013). Normalmente el reemplazo de los bosques nativos por ambientes productivos altera las proporciones de los grupos funcionales de aves, desplazándose hacia ensambles con especies menos especializadas (Sekercioglu, 2012; Newbold *et al.*, 2014). La respuesta de las aves frugívoras a las modificaciones producidas por el uso de la tierra es muy variable, algunas pueden ser más sensibles a los cambios y poco propensas a utilizar una matriz degradada (Santos *et al.*, 1999; Cordeiro y Howe, 2003; Kirika *et al.*, 2008; Aguilar *et al.*, 2009; Breitbach *et al.*, 2010) o verse afectadas por una escasez de frutos en el paisaje, aun cuando no haya diferencias aparentes en la cobertura vegetal del hábitat (Rey, 1995; Tellería *et al.*, 2005), mientras otras son capaces de persistir en ambientes altamente modificados (Sekercioglu, 2007; Gomes *et al.*, 2008) y dispersar semillas en esos ambientes (Pejchar *et al.*, 2008; Herrera y García, 2009). Algunos autores sugieren que ciertas prácticas como el rolado selectivo de baja intensidad o los sistemas agroforestales implementados en ambientes tropicales podrían incluso favorecer el funcionamiento de los ecosistemas a través del suministro de hábitats para las especies, aumentando la conectividad y disminuyendo los efectos de borde (Fischer *et al.*, 2006; Kunst *et al.*, 2008), mostrando potencial para utilizarse en áreas *buffer* alrededor de vegetación con alto valor de conservación para las aves (Sekercioglu, 2012; Coria *et al.*, 2015). Finalmente, la calidad de los ambientes productivos como hábitat para la fauna dependerá de la similitud estructural que tengan con los parches de bosque nativo (Fischer *et al.*, 2006), de modo que cuanto menos contraste haya, más similares serán las composiciones de los ensambles (Mastrangelo y Gavin, 2012). Vale aclarar que, ecológicamente, la reducción de las poblaciones y las extinciones locales puede ser tan importantes como la pérdida de especies (Sekercioglu, 2006). A su vez, la reducción de la riqueza específica no siempre produce cambios en la abundancia, biomasa o función de los ensambles (Greenberg *et al.*, 2000; Perfecto *et al.*, 2004). Al parecer, el componente cuantitativo de la lluvia de semillas depende tanto de la abundancia como de la riqueza de dispersores. Tal como se ha hecho referencia en capítulos anteriores, la identidad de los dispersores afecta también la calidad del proceso determinando qué semillas, cómo y dónde se dispersan. En principio, un ensamble de aves dispersoras con

mayor número de especies proporcionaría un mejor servicio ecosistémico dado que las especies poseen diferentes estrategias ecológicas, comportamentales y fisiológicas, se alimentan de distintos frutos y proveen una lluvia de semillas más diversa (Pejchar *et al.*, 2008; Herrera y García, 2010; García y Martínez, 2012).

De manera directa o indirecta, ya sea por las transformaciones sobre la vegetación o a raíz de las modificaciones que puede experimentar el ensamble de aves (Aguilar *et al.*, 2009), la dispersión de semillas puede mostrar sensibilidad a los cambios en el uso de la tierra (Schupp, 1993; Holl, 1999; Dosch *et al.*, 2007; Schupp *et al.*, 2010). Hay evidencias de que la abundancia y diversidad de semillas de plantas nativas y especies frugívoras decrecen a lo largo de un gradiente de tipos de matrices, desde bosques secundarios, plantaciones de exóticas, cultivos y pasturas (Gardner *et al.*, 2009; McConkey *et al.*, 2012). Sin embargo, los mecanismos y las dinámicas implícitas en la regeneración vegetal parecen retrasar las respuestas, haciendo que las comunidades experimenten transiciones graduales, poco evidentes y con umbrales de cambio indefinidos, motivo por el cual no siempre se sabe lo que les está sucediendo realmente y es difícil tomar medidas a tiempo. Podría ser que los componentes de la resiliencia cobren mayor importancia para las plantas, o bien que los umbrales de respuesta estructurales y funcionales estén desacoplados en el espacio, lo cual impondría limitaciones en el uso de indicadores de degradación de los ecosistemas y en las predicciones acerca de las trayectorias del sistema (Chillo y Ojeda, 2014).

Los bosques, cada vez más degradados, escasos y valiosos, han pasado a considerarse sistemas adaptativos complejos integrados en paisajes multifuncionales (Chazdon *et al.*, 2016). Desde un nuevo enfoque socio-ecológico se entiende que las propiedades de los bosques surgen de la autoorganización y de las interacciones entre los componentes internos y externos, y que los humanos están inmersos, interactuando estrechamente a través de flujos que involucran medios de vida, mercados, bienes y servicios ecosistémicos. Probablemente el desafío en el futuro no sea cuantificar y monitorear el área de bosques per se, sino evaluar la capacidad de los paisajes para satisfacer la diversidad de necesidades sociales cada vez más amplia (Sloan y Sayer, 2015). Por ello, para preservar el proceso de dispersión de semillas, es importante que las actividades humanas (en este caso productivas), se desarrollen comprendiendo qué elementos del paisaje intervenido influyen específicamente sobre las aves que brindan este servicio (Sanford *et al.*, 2008). Al mismo tiempo, es necesario reconocer cuáles son los componentes del ensamble de dispersores que regulan el servicio de dispersión de semillas y que otras variables lo afectan también. Entender esto facilitaría luego la búsqueda de indicadores sensibles a los cambios, que den cuenta de las condiciones ambientales existentes y del potencial biológico del ecosistema para proveer niveles socialmente aceptables del servicio (Altesor *et al.*, 2011). Los objetivos específicos de este capítulo son a) determinar qué factores (estructura y composición de la vegetación, abundancia de frutos y actividad ganadera) se relacionan con la abundancia y riqueza de aves dispersoras de semillas, y b) determinar qué atributos del ensamble de las aves dispersoras y qué elementos del paisaje modificado por las actividades productivas están

relacionados con los componentes cuantitativos y cualitativos de la dispersión de semillas.

## **MÉTODOS**

### *Muestreo de vegetación, carga ganadera y actividades de manejo*

Los muestreos de vegetación se realizaron en los 11 sitios de la provincia de Entre Ríos descritos en el Capítulo 2. En cada sitio se establecieron puntos de 5 metros de radio donde se registró cobertura arbórea (en los núcleos de plantas con frutos carnosos y en el parche en general), cobertura arbustiva y estructura de la vegetación (proporción que ocupa la vegetación en un cubo de 5 metros de lado que en su base incluye el centro del punto de muestreo). Todas estas mediciones se estimaron visualmente, como porcentajes de 0 a 100. También se identificaron las especies de plantas con frutos carnosos y se estimó para cada una un índice de abundancia de frutos (IAF) con seis categorías logarítmicas: 0, sin frutos; 1, 1–10 frutos; 2, 11–100; 3, 101–1.000; 4, 1.001–10.000; y 5, >10.000 (García *et al.*, 2010). Además, se registró la presencia de especies leñosas que no poseen frutos carnosos. En el Parque General San Martín se dispusieron 16 puntos de muestreo, separados entre sí al menos por 25 metros. En la Reserva Alberdi se dispusieron 10 puntos de muestreo, separados entre sí por 25 metros. En estos dos sitios se realizaron dos muestreos de vegetación dentro de la cobertura de bosque para cada estación del año, entre mayo de 2015 y mayo de 2016. En el resto de los sitios (los establecimientos del norte de la provincia) se dispusieron 6 puntos de muestreo por sitio, separados entre sí por al menos 100 metros. En estos 9 sitios los muestreos de vegetación se repitieron 3 veces a lo largo de la época de mayor fructificación (octubre-marzo), durante dos años consecutivos (2016-2017 y 2017-2018).

En 9 de los 11 sitios se estimó la carga ganadera instantánea de manera indirecta, contabilizando las heces del ganado de gran porte (vacuno y equino) que había dentro de los 5 metros de radio establecidos para el punto de muestreo (Cingolani *et al.*, 2002; Tate *et al.*, 2003; von Müller *et al.*, 2012). Las deposiciones de los herbívoros se descomponen a una tasa relativamente baja y permanecen sobre el suelo durante períodos de tiempo prolongados (Van Soest, 1994; Aerts, 1997; Tate *et al.*, 2003). Para desestimar las heces que ya habían sido registradas en los muestreos anteriores, se tuvieron en cuenta sólo las que estaban frescas al momento del muestreo. También se midió la altura del pasto como variable inversamente relacionada con la presión de pastoreo y el pisoteo ocasionado por el ganado. Finalmente, como variable inversamente asociada con la extracción de leña se registró presencia (1) o ausencia (0) de madera seca dentro de cada punto de muestreo.

### *Tratamiento de datos*

Se obtuvieron los valores de abundancia de aves, dispersoras y semillas dispersadas sumando el número de capturas en redes de niebla para cada sitio (ver “*Muestreo con redes de niebla*” en sección Métodos- Capítulo 3). Se utilizó el programa EstimateS para calcular, para cada sitio, la riqueza estimada de plantas leñosas (se calculó Chao 2 basado en la incidencia, dado que no se tenían datos de abundancia), aves (Chao 1), aves

dispersoras de semillas (Chao 1) y semillas dispersadas (Chao 1). Se estimó un promedio por sitio para cada variable respuesta obtenida durante los muestreos de vegetación y carga ganadera. Para la extracción de leña se calculó la frecuencia relativa de la presencia de madera seca (cociente entre la cantidad de veces que se registró madera seca y el número total de mediciones realizadas). Para los sitios PSM y REA se consideró que la cantidad de heces de ganado era igual a cero dado que allí no se realizan actividades ganaderas y se tomó como frecuencia relativa de madera seca el valor máximo obtenido en el resto de los sitios. Se realizó un análisis de correlación de Pearson y un gráfico con la función “*scatterplotMatrix*” utilizando el paquete “*car*” (Fox y Weisberg, 2011) para explorar si existían variables redundantes que deberían eliminarse.

### *Análisis de datos*

Para modelar la variación en abundancia y riqueza de aves, dispersores y semillas de frutos carnosos dispersadas se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM). Fueron incluidas como variables explicativas de efectos fijos la riqueza estimada de plantas leñosas, cobertura arbórea y arbustiva, estructura de la vegetación, índice de abundancia de frutos, cantidad de heces de ganado, altura del pasto y frecuencia relativa de madera seca. Para analizar los efectos sobre las variables respuesta de los dispersores también se incluyeron en el modelo la abundancia y riqueza del ensamble de aves como variables explicativas. Para el análisis de los efectos sobre las semillas dispersadas se incluyeron también las variables de abundancia y riqueza de dispersores. Todos los análisis y gráficos fueron realizados en R, versión 3.3.3 (R Development Core Team, 2018), con los paquetes “*MASS*” (Venables y Ripley, 2002) y “*glmmTMB*” (Magnusson *et al.*, 2016). Para modelar las variables respuesta abundancia de aves, dispersoras y semillas se utilizaron distribuciones binomiales negativas y se incluyó como *offset* la cantidad total de horas que las redes permanecieron abiertas en cada sitio (horas de muestreo x número de redes). Para modelar las variables respuesta riqueza de aves, aves dispersoras y semillas de frutos carnosos se utilizaron distribuciones normales con función de enlace logarítmica. En todos los casos la selección de modelos se llevó a cabo de acuerdo al criterio de Akaike con corrección para muestras de pequeño tamaño (AICc). Las comparaciones se realizaron teniendo en cuenta la  $\Delta AICc$ , que es la diferencia entre el valor de AICc más bajo (i.e., el modelo más adecuado) y el AICc de todos los demás modelos (Burnham y Anderson, 2002).

## **RESULTADOS**

La mayor riqueza de especies de aves fue estimada para Estancia “Miño” (MIÑ), mientras que la mayor riqueza de especies de aves dispersoras de semillas correspondió a uno de los sitios de la Estancia “La Natividad” (NAA), el mismo que registró la mayor riqueza de especies de semillas de frutos carnosos dispersadas (Tabla 10).

Durante los muestreos de vegetación fueron registradas en total 55 especies de plantas leñosas entre árboles y arbustos, de las cuales 32 (58%) poseen frutos carnosos. La riqueza de especies de plantas leñosas estimada por sitio mostró un promedio de 22.46 con un rango entre 29.92 y 10 (Tabla 11). El porcentaje de cobertura arbórea promedio

en los núcleos de plantas con frutos carnosos obtuvo valores entre 0 % (en el sitio de muestreo de Establecimiento San Juan, donde no se observaron núcleos) y 90.33% (promedio: 60.63%), mientras que el porcentaje promedio de cobertura arbórea general osciló entre 8.33% y 60.03% (promedio: 39.42%). Esta última variable, al igual que la estructura de la vegetación, no fue tenida en cuenta para los análisis subsiguientes por presentar alta correlación con las otras variables. El porcentaje de cobertura arbustiva promedio mostró valores entre 31.67 % y 70.96 % (promedio de 53.09 %).

Tabla 10. Abundancia y riqueza esperada de aves, especies dispersoras y semillas dispersadas. W es el esfuerzo de muestreo para cada sitio (corresponde a la cantidad de horas de red acumuladas x número de redes).

sitio	w	abundancia aves	riqueza aves	abundancia dispersores	riqueza dispersores	abundancia semillas	riqueza semillas
AGR	176	27	22.57	15	12.33	7	2.50
CHA	128	66	32.63	37	15.95	17	2.00
CHB	88	44	24.99	29	18.72	2	2.50
FLO	232	116	40.57	76	18.95	44	5.71
MIÑ	168	103	49.57	79	20.11	115	8.86
NAA	336	214	44.24	179	23.22	827	36.44
NAB	288	153	43.99	125	21.13	742	14.56
SJU	64	8	9.50	6	4.83	0	0.00
VER	256	96	48.90	64	17.94	430	7.24
REA	160	161	39.53	103	13.25	237	7.97
PSM	176	128	41.05	30	12.87	3	2.50

Tabla 11. Valores promedio de las variables registradas en los distintos sitios a lo largo del estudio: riqueza de plantas leñosas, cobertura arbórea en los núcleos de plantas con frutos carnosos (arbo-n), cobertura arbórea del parche en general (arbo-g), cobertura arbustiva (arbust), estructura (estruc), índice de abundancia de frutos (IAF), cantidad de heces de animales de gran porte, altura del pasto y frecuencia relativa de la presencia de madera seca. Se incluye también el valor promedio de cada variable para todos los sitios

sitio	riqueza leñosas	arbo-n	arbo-g	arbust	estruc	IAF	heces	pasto	madera seca
AGR	23.25	83.48	48.45	59.87	60.88	0.21	1.30	22.70	0.17
CHA	22.39	50.55	37.12	70.96	65.34	0.26	0.23	25.34	0.00
CHB	29.92	53.41	45.91	68.94	67.88	0.22	1.15	18.34	0.21
FLO	17.83	42.00	47.09	39.82	44.00	0.41	2.71	14.70	0.16
MIÑ	26.75	84.59	25.26	59.70	50.49	0.44	2.16	5.12	0.00
NAA	17.28	90.33	60.04	54.00	62.42	0.50	2.42	14.59	0.00
NAB	27.25	82.26	49.26	63.47	66.21	0.32	0.51	15.07	0.00
SJU	10.00	0.00	8.33	31.67	21.67	0.00	1.83	6.58	0.66
VER	21.67	34.57	33.33	33.10	37.44	0.46	4.35	6.68	0.60
REA	26.35	81.12	NA	48.16	58.79	0.24	0.00*	NA	0.66**
PSM	24.41	64.59	NA	54.34	60.21	0.30	0.00*	NA	0.66**
<b>promedio</b>	<b>22.46</b>	<b>60.63</b>	<b>39.42</b>	<b>53.09</b>	<b>54.12</b>	<b>0.31</b>	<b>1.52</b>	<b>14.35</b>	<b>0.20</b>

\* Se consideró cantidad de heces igual a 0 por tratarse de sitios donde no hay ganado.

\*\* Se tomó como medida el índice máximo obtenido en los sitios, dado que tampoco se realiza extracción de leña.

Los valores del índice de abundancia de frutos (IAF) fueron siempre muy bajos (Tabla 11). De hecho, algunas especies de plantas fueron registradas en los sitios, pero nunca tuvieron frutos dentro de los puntos de muestreo: *Berberis* sp., *Cereus argentinensis*, *Cestrum parqui*, *Jodina rhombifolia*, *Ligaria cuneifolia*, *Lycium boerhaviaefolium*, *Phoradendron* sp., *Phytolacca dioica*, *Rhipsalis lumbricoides*, *Salpichroa origanifolia* y *Schinus fasciculata*. Además, las especies mostraron una gran variabilidad en la abundancia de frutos para los distintos sitios e incluso entre los puntos de muestreo de un mismo sitio.

Con respecto a las variables que refieren a la carga ganadera, la mayor cantidad de heces se observó en el establecimiento “La Horqueta” (VER) y el pasto de menor altura se registró en la Estancia “Miño” (MIÑ). Finalmente, en cuatro sitios no se observó madera seca, por lo que se supone que se realiza una meticulosa extracción de la leña: el establecimiento “Chapuitá” (CHA), los dos sitios en Estancia “La Natividad” (NAA y NAB) y Estancia “Miño” (MIÑ) (Tabla 11).

Para la abundancia de aves se encontraron dos variables significativas: el índice de abundancia de frutos (IAF) y la cantidad de heces de ganado (Tabla 12). El IAF tuvo una relación positiva sobre la abundancia de aves, mientras que las heces de ganado tuvieron una relación negativa (ver Apéndice C). A pesar de ser el modelo más apropiado según el criterio de AICc, la devianza de este modelo es baja (63.45).

La riqueza de aves estuvo relacionada significativamente con el IAF, la riqueza de especies leñosas, la cobertura arbustiva y la cantidad de heces (Tabla 12). Como en el caso de la abundancia de aves, el IAF tuvo una relación positiva y las heces una relación negativa (ver Apéndice C), siendo estas dos variables las más relevantes en el modelo.

El modelo que presenta la variación en la abundancia de aves dispersoras de semillas incluyó como variables significativas el IAF, la riqueza de plantas leñosas, la cobertura arbórea (no significativa) y arbustiva, la cantidad de heces, la altura del pasto, la presencia de madera seca, la riqueza y la abundancia del ensamble de aves (Tabla 12). Entre éstas, las más relevantes fueron el IAF (mostrando una relación negativa), las heces (relacionada positivamente) y la presencia de madera seca (relacionada negativamente) (Apéndice C).

Las variables que tuvieron significancia para la riqueza de especies de aves dispersoras de semillas fueron el IAF, la riqueza de especies leñosas, el porcentaje de cobertura arbórea, la presencia de madera seca, la riqueza y la abundancia de aves (Tabla 12). De todas ellas, las más relevantes fueron el IAF (que se relacionó de manera positiva con la riqueza de especies) y la presencia de madera seca (con una relación negativa) (ver Apéndice C).

El modelo que mejor expone la variación en la abundancia de semillas de frutos carnosos dispersadas incluyó al IAF, la riqueza de plantas leñosas, la cobertura arbórea y arbustiva, la cantidad de heces, la altura del pasto, la presencia de madera seca, la riqueza y la abundancia de aves dispersoras de semillas (Tabla 12). Salvo la cobertura arbórea y la abundancia de dispersores, todas las variables fueron importantes. El IAF, la riqueza de plantas leñosas, la cantidad de heces y la altura del pasto estuvieron relacionadas positivamente con la variable respuesta, en tanto que la cobertura arbustiva, la presencia de madera seca y la riqueza de dispersores estuvieron relacionadas de manera negativa.

Finalmente, la riqueza de especies de las semillas dispersadas sólo estuvo relacionada a la abundancia de dispersores, de forma positiva (Tabla 12). La devianza de este modelo, sin embargo, es algo más baja que el resto (84.23).

Tabla 12. Resumen de la selección de los modelos mixtos lineales generalizados para las variables respuesta abundancia de aves, riqueza de aves, abundancia de dispersores de semillas, riqueza de dispersores de semillas, abundancia de semillas dispersadas y riqueza de semillas dispersadas. Se incluye la devianza de cada modelo. Se indica en negritas el valor del estimador para las variables explicativas más importantes. En la última columna se representa con asteriscos el código de significancia (0 '\*\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' ).

<b>abundancia de aves</b>				devianza = 63.45
	estimador	error estándar	valor z	pr (> z )
(Intercepto)	- 1.40	0.27	- 5.18	< 0.001 ***
IAF	<b>3.78</b>	0.94	4.01	< 0.001 ***
heces ganado	<b>- 0.34</b>	0.09	- 3.90	< 0.001 ***
<b>riqueza de aves</b>				devianza = 96.82
	estimador	error estándar	valor t	pr (> t )
(Intercepto)	2.65	0.22	11.92	< 0.001 ***
IAF	<b>3.18</b>	0.36	8.77	< 0.001 ***
riqueza leñosas	0.03	0.01	4.64	0.003 **
cobertura arbustiva	- 0.01	0.00	- 4.06	0.007 **
heces ganado	<b>- 0.13</b>	0.03	- 4.24	0.005 **
<b>abundancia aves dispersoras de semillas</b>				devianza = 97.97
	estimador	error estándar	valor z	pr (> z )
(Intercepto)	1.84	0.08	22.56	< 0.001 ***
IAF	<b>- 3.29</b>	0.20	- 15.94	< 0.001 ***
riqueza leñosas	0.06	0.00	22.42	< 0.001 ***
cobertura arbórea	0.00	0.00	- 0.40	0.687
cobertura arbustiva	- 0.02	0.00	- 22.11	< 0.001 ***
heces ganado	<b>0.26</b>	0.01	22.82	< 0.001 ***
altura pasto	0.03	0.00	15.94	< 0.001 ***
madera seca	<b>- 1.40</b>	0.02	- 64.30	< 0.001 ***
riqueza aves	0.03	0.00	14.51	< 0.001 ***
abundancia aves	0.01	0.00	83.71	< 0.001 ***
<b>riqueza de aves dispersoras de semillas</b>				devianza = 98.74
	estimador	error estándar	valor t	pr (> t )
(Intercepto)	1.73	0.15	11.25	< 0.001 ***
IAF	<b>2.53</b>	0.40	6.35	0.003 **
riqueza leñosas	0.05	0.01	7.17	0.002 **
cobertura arbórea	- 0.01	0.00	- 4.21	0.013 *
madera seca	<b>- 0.47</b>	0.09	- 5.42	0.006 **
riqueza aves	- 0.02	0.00	- 3.79	0.019 *
abundancia aves	0.00	0.00	5.20	0.006 **
<b>abundancia de semillas de frutos carnosos dispersadas</b>				devianza = 100
	estimador	error estándar	valor z	pr (> z )
(Intercepto)	- 197.10	3.62	- 54.37	< 0.001 ***
IAF	<b>246.40</b>	4.61	53.39	< 0.001 ***
riqueza leñosas	<b>5.98</b>	0.10	58.20	< 0.001 ***
cobertura arbórea	0.02	0.00	13.43	< 0.001 ***
cobertura arbustiva	<b>-1.06</b>	0.02	-51.26	< 0.001 ***
heces ganado	<b>5.64</b>	0.07	71.72	< 0.001 ***
altura pasto	<b>4.20</b>	0.07	54.24	< 0.001 ***
madera seca	<b>- 37.59</b>	0.06	-58.06	< 0.001 ***
riqueza dispersores	<b>- 2.12</b>	0.03	- 65.57	< 0.001 ***
abundancia dispersores	0.03	0.00	32.66	< 0.001 ***
<b>riqueza de semillas de frutos carnosos dispersadas</b>				devianza = 84.23
	estimador	error estándar	valor t	pr (> t )
(Intercepto)	- 4.20	2.31	-1.81	0.102
abundancia dispersores	<b>0.18</b>	0.03	6.93	< 0.001 ***



## ***DISCUSIÓN***

En el bosque de Espinal entrerriano las actividades ganaderas estuvieron relacionadas de distinta manera con el ensamble general de aves y con los dispersores de semillas. La abundancia y la riqueza del ensamble general de aves estuvieron asociadas negativamente con la cantidad de heces de ganado de gran porte (que representa la carga ganadera instantánea) y positivamente con la abundancia de frutos (IAF). Dentro de los modelos analizados, el más apropiado para interpretar la abundancia de aves tuvo sólo dos variables significativas (IAF y heces de ganado), aunque su devianza puso en evidencia que sobre esta variable tienen influencia otros factores que no han sido tenidos en cuenta y escapan al alcance de esta tesis. La abundancia de dispersores estuvo relacionada positivamente con la extracción de madera seca para leña, la cantidad de heces de ganado, en tanto que se relacionó de manera negativa con la abundancia de frutos carnosos. La riqueza de especies de dispersores incrementó significativamente en relación con la extracción de madera seca para leña y la abundancia de frutos. Por último, la abundancia de semillas de frutos carnosos dispersadas por las aves estuvo favorecida principalmente en relación con la abundancia de frutos, la extracción de leña, la carga ganadera, la altura del pasto y la riqueza de plantas leñosas, y disminuyó en relación con la cobertura arbustiva y la riqueza de dispersores; mientras que la riqueza de semillas sólo se vio asociada de manera positiva con la abundancia del ensamble de dispersores.

Los cambios producidos por la actividad ganadera no parecieron perjudicar la abundancia de dispersores y, por el contrario, éstos se mostraron favorecidos en relación con varias de las alteraciones que la actividad comprende. En concordancia con lo expresado por algunos autores que se refieren al rolado selectivo de baja intensidad o a ciertos sistemas agroforestales, el paisaje con ganadería extensiva parecería favorecer la abundancia y riqueza de algunas especies, en este caso, de las aves dispersoras de semillas (Levey, 1988; Fischer *et al.*, 2006; Mastrangelo y Gavin, 2012; Coria *et al.*, 2015). Este escenario podría estar asociado al hecho de que los principales frugívoros dispersores de la red de interacciones presentan índices de especialización moderada (en efecto, la mayoría puede considerarse generalista en la selección de frutos) y el resto de los dispersores, si bien tienen índices de especialización elevados, son en su mayoría frugívoros oportunistas que pueden adaptarse con cierta facilidad a nuevos hábitats cuando las fuentes de alimentos importantes no están disponibles (Howe, 1993; Saracco *et al.*, 2004). En ambientes tropicales también se ha detectado que, en comparación con los bosques primarios, los sistemas agroforestales pierden algunos frugívoros grandes más especialistas, pero albergan mayor proporción de especies frugívoras pequeñas que rastrean recursos estacionales (Sekercioglu, 2012). Asimismo se ha registrado que en los claros dentro de la cubierta de bosque provocados por caída de árboles y arbustos (o, en este caso, por tala seguida de poda, extracción de leña y sobrepastoreo) algunos frugívoros suelen ser más abundantes, probablemente debido a que allí la producción de frutos es mayor, más nutritiva, la maduración se adelanta o son más predecibles en el tiempo (Aalders *et al.*, 1969; Thompson y Willson, 1978; Blake y Hoppes, 1986; Denslow *et al.*, 1986; Levey, 1988; Pacheco y Grau, 1997). Sin embargo, algunos autores han señalado que a diferencia de lo que normalmente ocurre con la fragmentación o la pérdida de hábitat, las tendencias

que se observan en sitios degradados en realidad no tienen relación con cambios en la abundancia relativa o la riqueza de especies (Schleuning *et al.*, 2011). Al modificar las condiciones ambientales locales y la distribución de los recursos, la degradación incide principalmente en el comportamiento de estos animales (sobre todo en este caso, tratándose de taxones altamente móviles). Así por ejemplo, cambios en la disponibilidad de los frutos carnosos o una distribución altamente agregada de estos, atrae a mayor cantidad de aves frugívoras hacia los árboles frutales remanentes. Efectivamente, en ambientes templados de América se ha observado que las aves que consumen frutos suelen ser más activas en los claros (*gaps*) dentro del dosel y a lo largo de los bordes de la cubierta de bosque, lo que sugeriría que la actividad de alimentación de estas especies podría verse favorecida en áreas más abiertas que permiten mejor la localización de los frutos (Thompson y Willson, 1978; Blake y Hoppes, 1986; Levey, 1988; Malmborg y Willson, 1988; Willson *et al.*, 1994; Restrepo, 1999; Galetti, 2003; Merke *et al.*, 2012).

Por su parte, los análisis sobre la dispersión de semillas pusieron en evidencia que este servicio ecosistémico de provisión tuvo relación con una multiplicidad de covariables potencialmente predictivas: el índice de abundancia de frutos, la riqueza de especies de plantas leñosas, la cobertura arbustiva, la carga ganadera, la altura del pasto, la extracción de leña y la abundancia y riqueza de especies de aves dispersoras. Nuevamente, las actividades ganaderas extensivas en el bosque nativo se relacionaron de manera positiva con el servicio ecosistémico de dispersión de semillas. El indicador de carga ganadera instantánea y la extracción de leña fueron variables significativas asociadas de manera positiva con el servicio ecosistémico. La disminución de la cobertura arbustiva también apareció como una variable relacionada con el incremento cuantitativo de la dispersión de semillas (i.e., a la abundancia de semillas dispersadas). Por contrapartida, la riqueza de especies de plantas leñosas fue una variable significativa para la abundancia de semillas dispersadas (en concordancia con lo que ocurre para las aves y los dispersores). De esta manera, los resultados podrían indicar que el servicio ecosistémico no se vería afectado por las variables estructurales que refieren concretamente a las actividades de manejo para “abrir y elevar” el bosque, pero sí por la disminución de la riqueza específica en la vegetación leñosa. La dispersión de semillas de frutos carnosos podría beneficiarse con un desmonte selectivo, desarbustado o desbarejado, siempre y cuando la extracción de individuos se realice procurando mantener la diversidad de plantas. La altura del pasto también pareció tener relación particular: en los sitios donde el pasto estaba alto la abundancia de dispersores fue mayor, y lo mismo ocurrió para la abundancia de semillas dispersadas. Esto parece una contradicción frente al resultado que arrojó la carga ganadera instantánea, aunque en este caso, la altura del pasto (inversamente proporcional a la presión o intensidad de pastoreo) estaría en relación con el tiempo que pasa el ganado en cada potrero (es decir, tiempo de rotación y descanso). En general, si los productores hacen un buen manejo del pastoreo deben asignar mayor carga ganadera en lugares donde el pasto está más alto. Esta diferencia en las variables que refieren a las actividades de manejo del ganado remarca la conveniencia de medirlas y analizarlas por separado. Frecuentemente se evalúan los efectos en función de un único índice general. Si bien esta puede ser una simplificación necesaria, hay evidencia de que los patrones de intensidad

de pastoreo, bosteo y pisoteo no sólo varían espacial y temporalmente, sino que, además, no son congruentes y no están correlacionados (Kohler *et al.*, 2006). En este caso, la intensidad del pastoreo podría ser importante como indicador para determinar, desde la perspectiva de uso de la tierra, si la ganadería ha pasado a ser el uso predominante y ya no es válida la categoría de bosque (FAO, 2012b).

Con respecto a los efectos de la abundancia y riqueza del ensamble de aves dispersoras, el componente cuantitativo de la dispersión de semillas mostró una relación positiva con la abundancia de dispersores, pudiendo favorecerse de la misma (aunque el valor del estimador indica poca relevancia), en tanto que la relación con la riqueza de dispersores fue significativamente negativa. Esto podría deberse a que, como se ha dicho en capítulos anteriores (ver capítulos 3 y 4), un ensamble más rico en especies no siempre favorece al servicio ecosistémico, al menos en lo que a este aspecto se refiere. En este caso, la red de interacciones develó que la mayor proporción de semillas son dispersadas por las cinco especies posicionadas primeras en la categorización de dispersores. A medida que aumenta la riqueza de dispersores comienzan a interactuar en la red especies dispersoras de carácter secundario que, aunque dispersan semillas, lo hacen en menor cantidad y con menor frecuencia. Si bien estas especies oportunistas son importantes (porque pueden ser muy abundantes, se comportan de manera diferente y frecuentan otro tipo de ambientes en el paisaje), no aportan de manera significativa a la abundancia de semillas dispersadas. Esto, sin embargo, estaría en contradicción con los efectos de muestreo detectados por García y Martínez (2012), que manifiestan que en un ensamble de aves con mayor riqueza las especies dominantes monopolizan la dispersión e incrementan fuertemente la magnitud del servicio. Por su parte, aquí el componente cualitativo de la dispersión de semillas tuvo relación positiva sólo con la abundancia de las aves dispersoras. Se puede pensar que al aumentar la abundancia de las aves frugívoras, el consumo de frutos de distintas especies de plantas se incrementa por una exploración más exhaustiva de los recursos. Esto no concuerda con otros sistemas donde en cambio, se ha detectado que la abundancia de dispersores resulta ser un buen sustituto de la magnitud de la dispersión de semillas y que la riqueza de semillas dispersadas depende principal o casi exclusivamente de la riqueza de frugívoros (Fleming, 2005; Kissling *et al.*, 2007; García y Martínez, 2012). En este caso, mantener abundancias altas de las principales especies dispersoras podría ser crucial para maximizar el rol que cumplen estos animales en la conservación del bosque (Pejchar *et al.*, 2008; García y Martínez, 2012; Montaña-Centellas, 2013).

Para la abundancia de frutos se encontraron grandes diferencias espaciales y temporales, un patrón similar al observado en ambientes templados (Howe y Smallwood, 1982; Armesto *et al.*, 2001; Blendinger *et al.*, 2012, 2015). La variabilidad en los valores del índice se puso de manifiesto de un año al otro, entre sitios, puntos de muestreo y también de una planta a la otra. La abundancia de frutos tuvo una relación positiva sobre la abundancia y la riqueza del ensamble de aves en general y también sobre la riqueza de dispersores, pero se relacionó de forma negativa con el componente cuantitativo del ensamble de dispersores. Esta diferencia sugiere que la respuesta de las aves a la disponibilidad de frutos varía de manera específica (Rey, 1995, 2011; Borgmann *et al.*, 2004; Tellería *et al.*, 2008; Blendinger *et al.*, 2012). La relación entre los cambios

espacio-temporales en la abundancia local de las aves frugívoras vinculados a cambios en la abundancia de frutos carnosos ha sido ampliamente estudiada (Levey, 1988; Loiselle y Blake, 1991; Rey, 1995; Moegenburg y Levey, 2003; Borgmann *et al.*, 2004; García y Ortiz-Pulido, 2004; Saracco *et al.*, 2004; Crampton *et al.*, 2011). Aquí puede verse que cuando aumenta la disponibilidad de frutos más especies se ven atraídas (incluso las que consumen frutos de manera oportuna pero no son buenas dispersoras de semillas), pero esto opera negativamente sobre la abundancia de los dispersores. Una de las hipótesis sobre la que se ha trabajado es que las aves pasan relativamente poco tiempo en plantas o parches con gran abundancia de frutos para evitar ser encontrados por sus predadores (Howe y Smallwood, 1982; Mayor *et al.*, 2009). Otra posibilidad es que cuando los individuos que se están alimentando alcanzan cierta densidad en las plantas entren en juego otro tipo de interacciones comportamentales (como la competencia o la territorialidad intra e interespecífica), de modo que la respuesta frente a la abundancia de frutos cambie (Ramos-Robles *et al.*, 2016). También podría suceder que cuando hay mayor disponibilidad de frutos los frugívoros se distribuyan más homogéneamente en todo el parche, de manera dispersa, y no se concentren sólo en determinadas plantas. En un estudio realizado en las Yungas australes (Tucumán, Argentina), la abundancia y el consumo de los frugívoros no tuvieron relación con la disponibilidad de frutos a escala de paisaje, aunque se encontró una fuerte asociación a escala local (Blendinger *et al.*, 2015). Al parecer el comportamiento de búsqueda de alimento también podría variar a diferentes escalas, por lo que sería necesario profundizar el muestreo focalizado sobre las plantas con frutos carnosos para confirmar si en este caso la dinámica que se observa a escala de paisaje se refuerza también a escalas menores. Además, los frugívoros pueden seleccionar la fruta que consumen no sólo en base a su disponibilidad en el ambiente, sino también a su tamaño, su contenido nutricional, la digestibilidad, entre otros factores (Moermond *et al.*, 1986; Denslow *et al.*, 1987; Levey *et al.*, 1994).

Con respecto a la relación entre esta variable y la dispersión de semillas, se observó que la abundancia de frutos se relaciona de manera positiva con la abundancia pero no tiene incidencia sobre la riqueza de las semillas dispersadas. Al parecer, en los sitios donde la abundancia de frutos es grande la riqueza de dispersores aumenta, la abundancia de dispersores disminuye, pero la cantidad de semillas dispersadas es mayor. En muchos casos se ha detectado que la abundancia de frutos no constituye una buena indicadora de la probabilidad de consumo o dispersión (Sallabanks, 1993; Herrera, 1998; Restrepo, 1999; Malizia, 2001; Guitián y Munilla, 2008; Lefevre y Rodd, 2009; Blendinger *et al.*, 2012). Puede suceder que en parches con gran abundancia de frutos, los frugívoros pasen más tiempo alimentándose sobre las mismas plantas pero no se trasladen tanto en busca de frutos de una planta a la otra. En una serie de simulaciones con datos de campo se ha detectado que en parches en los cuales las plantas tienen una distribución agregada y están más próximas de otras plantas en fructificación, aumenta el consumo de frutos pero el traslado de las aves y la distancia de dispersión de las semillas decrece (Carlo y Morales, 2008). Aunque aquí se trate de ambientes más abiertos, podría suceder que el consumo de frutos aumente en sitios con mayor abundancia de frutos, pero dado que las aves no se desplazan tanto para proseguir la búsqueda, o están distribuidas de manera homogénea y

dispersas en todo el parche, la probabilidad de captura en las redes de niebla disminuya. De ser así, la técnica utilizada podría no estar reflejando de manera adecuada la cantidad de dispersores y, en cambio, se requiera mayor esfuerzo de muestro en las observaciones focalizadas sobre las plantas. Por lo general, los efectos de la disponibilidad de frutos suelen establecerse solamente en relación a la abundancia de frugívoros, no resultando claro qué sucede con respecto al consumo de frutos o a la dispersión efectiva de semillas. Nuevamente, se pone de manifiesto la importancia de ser precisos y establecer diferencias claras en la metodología de muestreo (Blendinger *et al.*, 2012).

Determinar qué aspectos de la comunidad de aves y qué elementos del paisaje contribuyen a la dispersión de semillas (y, en definitiva, al sostenimiento y recuperación de los bosques bajo manejo ganadero) es crucial porque las estrategias basadas en procesos naturales tienen más probabilidades de ser exitosas y rentables (Duncan y Chapman, 1999, 2002; Pejchar *et al.*, 2008). En este caso, la abundancia de los principales frugívoros dispersores pareciera cumplir un rol importante en el sostenimiento del servicio ecosistémico. La ganadería extensiva no mostró incidencias negativas sobre el ensamble de dispersores de semillas. Al contrario, las relaciones observadas sugieren que las modificaciones ocasionadas en los estratos de la vegetación durante los procedimientos utilizados para “abrir y elevar” el bosque, el desmalezamiento y la extracción de madera seca para leña como rutina de limpieza y mantenimiento periódico de los sitios, podrían favorecer la presencia, el desplazamiento y la búsqueda de alimento por parte de los frugívoros, y también la dispersión de semillas. La carga ganadera que se utiliza tampoco pareció constituir un problema. En cambio, los resultados indican que la riqueza de especies de plantas leñosas y la intensidad del pastoreo podrían constituir componentes clave para el sistema y deberían ser tenidos en cuenta.

## 6. Perchas artificiales para aves como herramienta de restauración

### *INTRODUCCIÓN*

La falta de aptitud de los suelos para el desarrollo de la agricultura intensiva en el sector entrerriano del Espinal promueve que con frecuencia una gran proporción de campos sometidos a este tipo de actividades sufra importantes pérdidas de fertilidad y entren en desuso a los pocos años, al verse reducido su potencial productivo (Moran y Brondizio, 1994; Cardoso da Silva, Uhl y Murray, 1996; Holl, 1998; Pejchar *et al.*, 2008). En campos ganaderos donde la carga no es debidamente controlada, el sobrepastoreo del ganado promueve la invasión de malezas, otro proceso habitual de degradación del suelo. Frente a este panorama y teniendo en cuenta los distintos factores de cambio que aún ponen en riesgo la sostenibilidad del ecosistema, la conservación de los pocos relictos de bosque que quedan no alcanza como única estrategia para resolver el problema. Idealmente, un plan integral de mejoramiento a escala de paisaje debería basarse en el establecimiento de áreas protegidas, disminución de la transformación paisajística en las tierras que cambian de uso y restauración de las áreas altamente transformadas, diseñando intervenciones que minimicen los impactos negativos y potencien los positivos.

Restaurar los ambientes degradados es una buena manera de contrarrestar los efectos adversos de la fragmentación, reducir los efectos de borde, potenciar la función de los corredores biológicos y “trampolines ecológicos” (*stepping-stones*) (Martínez-Garza y Howe, 2003; Donald y Evans, 2006; Mori *et al.*, 2017). Mediante un arreglo espacial estratégico, los pequeños parches y corredores de bosques secundarios o en recuperación (e incluso los árboles aislados) pueden contribuir a disminuir el contraste entre la vegetación de las áreas conservadas y su entorno modificado. Teniendo en cuenta que la ecorregión del Espinal constituye un inmenso corredor arbolado para la dispersión de animales que habitan los bosques, el aumento, la reconexión y el enriquecimiento de las áreas boscosas permitiría ampliar las áreas potencialmente utilizables por especies actualmente afectadas por la caza, la transformación y la pérdida de hábitat (Finegan, 1992; Arturi, 2006; SAyDS, 2006b; Matteucci, 2012), a la vez que favorecería a las actividades ganaderas y forestales, e incluso, podría percibirse como un beneficio para la sociedad en términos ambientales y estéticos.

En los proyectos de restauración de áreas abiertas, una de las principales barreras para la regeneración vegetal suele ser un banco de semillas pobre, sumado a que tampoco llegan nuevos propágulos (McClanahan y Wolfe, 1993; Martínez-Garza y Howe, 2003; WWF International, 2005; Shoo y Catterall, 2013; Elgar *et al.*, 2014). Con frecuencia, la densidad de semillas muestra una fuerte disminución (tanto en el banco como en la lluvia de semillas) a medida que aumenta la distancia desde los bordes del ecosistema nativo (Ingle, 2003; Devlaeminck *et al.*, 2005; Parejo *et al.*, 2013). Incluso cuando los campos están rodeados de vegetación nativa, sólo unas pocas especies llegan al ambiente alterado y son las semillas dispersadas por el viento las que suelen estar mejor representadas (Cubiña y Aide, 2001; Vicente *et al.*, 2010; Zwiener *et al.*, 2014). Dado que las tierras deforestadas sin intervención normalmente muestran una reversión muy lenta hacia la

forma del ecosistema nativo, o adoptan la de un nuevo ecosistema con una composición de especies diferente (Hobbs *et al.*, 2006; Holl y Aide, 2010), los programas de restauración suelen inducir la entrada de propágulos. Por otra parte, los proyectos de restauración suelen ser más exitosos y menos costosos cuando se basan en procesos que permiten la expresión de los mecanismos de recuperación utilizados por la naturaleza, reflejando la capacidad de resiliencia de los ecosistemas y priorizando su bio-funcionalidad (Duncan y Chapman, 1999; Reis *et al.*, 2003; Campanhã Bechara *et al.*, 2007; Sekercioglu, 2007; Pejchar *et al.*, 2008; Tres y Reis, 2009). Teniendo en cuenta que la capacidad de regeneración del bosque semixerófilo entrerriano se considera excelente (Muñoz *et al.*, 2005), sería factible pensar en un proyecto de restauración de las áreas deforestadas basado en el servicio ecosistémico que proveen las aves dispersoras de semillas.

Si bien los ambientes degradados reciben algunas semillas de frutos carnosos, no es algo que ocurra comúnmente (Corlett y Hau, 2000; Pejchar *et al.*, 2008; García *et al.*, 2010). Típicamente las aves encuentran poco incentivo en alejarse de la cubierta de bosque e introducirse en las áreas abiertas o degradadas, donde la abundancia de frutos es baja y las probabilidades de ser capturadas por sus predadores son más altas (Howe y Smallwood, 1982; Cardoso da Silva *et al.*, 1996; Carlo y Yang, 2011; Ponce *et al.*, 2012; Mastrangelo, 2014). Es razonable entonces que la lluvia de semillas disminuya a medida que la distancia al borde de la cubierta de bosque aumenta. Para anular la resistencia de las aves e incentivarlas a atravesar las áreas abiertas, utilizando y extendiendo los tiempos de permanencia en los parches degradados, no sólo es importante la proximidad a las áreas mejor conservadas sino también la estructura y la calidad de la matriz (Armesto *et al.*, 2001; Fischer y Lindenmayer, 2002; Lwanga, 2003; Donald y Evans, 2006; Pejchar *et al.*, 2008). Además, dado que la deposición de semillas por defecación y regurgitación ocurre más a menudo cuando las aves se posan o inmediatamente después de que emprenden el vuelo (McDonnell y Stiles, 1983; Burrows, 1994), las semillas dispersadas tienden a concentrarse debajo de los sitios de percha o descanso (Ferguson y Drake, 1999; Pausas *et al.*, 2006; Chimera y Drake, 2010; Wotton y Mcalpine, 2015). En consecuencia, la presencia de árboles aislados, cercos vivos u otro tipo de vegetación remanente que haya sobrevivido a las perturbaciones afecta en gran medida la composición florística, la fenología, la productividad y la distribución de la biomasa de los estratos inferiores (Guevara *et al.*, 1986; Slocum, 2001; Samuels y Levey, 2005; Schlawin y Zahawi, 2008; Pizo y dos Santos, 2010; Zwiener *et al.*, 2014).

Las perchas artificiales constituyen una herramienta de restauración utilizada con el propósito de incrementar la complejidad estructural en áreas deforestadas que carecen de perchas naturales, haciéndolas más atractivas para las aves, promoviendo su presencia y facilitando la dispersión de semillas (Melo *et al.*, 2000; Rincón Guarín, 2005; Bocchese *et al.*, 2008; Vicente *et al.*, 2010; Graham y Page, 2012; Elgar *et al.*, 2014; Zwiener *et al.*, 2014). En general, los resultados de estas experiencias muestran un aumento significativo del número de semillas zoócoras y de especies dispersadas debajo de las perchas respecto de las áreas abiertas utilizadas como control (Guidetti *et al.*, 2016). Esta técnica acelera la sucesión creando núcleos de regeneración bajo las perchas (Guevara *et al.*, 1992;

Debussche y Isenniann, 1994; Holl, 1999; Tres y Reis, 2009), promoviendo parches de vegetación que luego continúan irradiándose naturalmente hasta ocupar los espacios vacíos entre ellos (Guedes *et al.*, 1997; Melo *et al.*, 2000; Reis *et al.*, 2010; Marchesini Grassotti dos Santos *et al.*, 2011). A través de esta intervención, las comunidades degradadas son re-direccionadas, integrándolas a los remanentes del paisaje a través de un flujo ecológico en el que los fragmentos conservados cercanos actúan como fuente de recursos (Bengtsson *et al.*, 2003; Tres y Reis, 2009; Reis *et al.*, 2010; Corbin y Holl, 2012). El objetivo específico de este capítulo es evaluar la efectividad de las perchas artificiales para favorecer la dispersión de semillas por aves en áreas donde los bosques nativos fueron reemplazados por cultivos, pastizales o pasturas implantadas. Las preguntas que se intentaron responder son: a) ¿las perchas artificiales incrementan la abundancia de semillas y riqueza de especies leñosas dispersadas por aves desde remanentes de bosque hacia áreas deforestadas?, b) ¿difiere la lluvia de semillas dentro de la cubierta de bosque, en las áreas deforestadas y debajo de las perchas artificiales?, y c) ¿las perchas artificiales incrementan el establecimiento de plántulas en los ambientes degradados? Para abordarlas se realizó una serie de meta-análisis (revisiones sistemáticas que sintetizan estadísticamente la información de un conjunto de estudios publicados referidos a un tema en particular) que permitieran conocer los resultados obtenidos con el uso de perchas artificiales en todo el mundo y se llevó a cabo una experiencia de campo con perchas artificiales a escala local en el Espinal de la provincia de Entre Ríos.

## **MÉTODOS**

### *Búsqueda bibliográfica*

Para obtener un conjunto lo más completo posible de estudios que cumplieran los criterios específicos de los meta-análisis, se realizaron búsquedas de palabras clave en las bases de datos Scopus, CAB Abstracts y Biological Abstracts y en el buscador Google Scholar (en este último caso se tuvieron en cuenta los primeros 400 resultados). Los términos de búsqueda surgieron a partir de la terminología utilizada en la literatura. La búsqueda se realizó entre junio y agosto de 2014 y se utilizaron los siguientes términos en inglés: “*bird perch\* AND seed dispers\**”. Luego, la búsqueda se complementó con la revisión de las referencias citadas en los artículos ya seleccionados. En primera instancia se leyeron los títulos y los resúmenes de los artículos realizando un cribado; si referían a perchas artificiales entonces se leía la publicación completa para determinar su inclusión en el meta-análisis. De los artículos revisados se conservaron aquellos que cumplieron los siguientes requisitos: (1) contaban con un tratamiento con perchas artificiales (excluyéndose árboles aislados) y un control correspondiente, con trampas de semillas para ambos tratamientos, (2) las perchas y los controles estaban ubicados en una matriz perturbada adyacente o cercana al ecosistema nativo (se supuso que la lluvia de semillas provenía de allí) y (3) los promedios y las desviaciones estándar de la abundancia de semillas estaban especificados en cada caso (alternativamente, también se aceptaron resultados de pruebas de t-student con valores *p* y estadísticos F con valores *p*).



Las estimaciones de la cantidad de semillas dispersadas fueron compiladas directamente desde los valores reportados en el texto, desde las tablas de resumen o extraídas de gráficos usando el programa DataThief (Tummers, 2006). Como último recurso, cuando la información que se requería no había sido reportada en los artículos, se contactó a los autores para pedirles el envío de la misma siempre que fuera posible (la mayoría de las veces los datos que faltaban eran las desviaciones estándar y las medias de los controles). Se utilizó el mismo conjunto de artículos para extraer la riqueza de especies de semillas dispersadas y las medias de abundancia de plántulas. Para facilitar futuras interpretaciones de los datos obtenidos o para identificar ciertos vacíos de información, también fueron compilados datos acerca del país, la zona geográfica (tropical, subtropical o templada), tipo de ecosistema nativo, tipo de matriz o disturbio, extensión temporal y espacial de los experimentos, y distancia desde las perchas al ecosistema nativo.

### *Meta-análisis*

Se utilizó la media y la desviación estándar de la abundancia de semillas y de la abundancia de plántulas establecidas para los tratamientos de perchas artificiales y controles. Para cada pareja de tratamiento en comparación se obtuvo un tamaño de efecto mediante el índice  $g$  de Hedges (la diferencia entre las medias del grupo de perchas y el grupo de control sin perchas), estandarizado a partir de la desviación estándar combinada de ambos tratamientos (Hedges, 1981). Como excepciones, también se utilizó el tamaño de muestra, medias y  $t$ -student (Tres, 2006); tamaño de muestra y  $t$ -student (Reis *et al.*, 2010) y tamaño de muestra total con  $F$ -test (Melo *et al.*, 2000), convirtiendo primero estas medidas al tamaño de efecto  $d$  de Cohen con intervalos de confianza (Cohen, 1969, 1987). Se definió el tamaño de efecto como positivo cuando la diferencia en el resultado indicaba mayor lluvia de semillas, número de especies o establecimiento de plántulas debajo de las perchas, respectivamente. De manera contraria, los valores del tamaño de efecto menores a cero indicaban que el grupo de control sin perchas era más beneficioso para la dispersión de semillas o el establecimiento de plántulas que el grupo de perchas artificiales. El cálculo del tamaño de efecto se realizó de acuerdo al modelo de efectos aleatorios, dado que se esperaba que el verdadero tamaño de efecto varíe entre un estudio y otro. En algunos casos, los autores de los artículos incluidos en el meta-análisis habían reportado múltiples resultados en el mismo trabajo, dado que median la abundancia de semillas y plántulas en distintos sitios (Scott *et al.*, 2000), a diferentes distancias del ecosistema nativo (Assunção, 2006; Parejo *et al.*, 2013) o utilizando distintos modelos de perchas (Holl, 1998). En Parejo *et al.*, (2013), las semillas fueron clasificadas como nativas y exóticas, mientras que en Carmona *et al.* (Carmona *et al.*, 2010) los resultados fueron reportados diferenciando cuatro especies de plantas. Para evitar sesgos, se incluyó sólo un resultado de cada uno de estos artículos, combinándolos y usando la media de los distintos resultados. Cuando los resultados eran considerados independientes, se utilizó cada resultado como un estudio diferente en el meta-análisis (Hinman *et al.*, 2008; McCay *et al.*, 2008; Heelemann *et al.*, 2012; Elgar *et al.*, 2014). En caso de que el artículo incluyera múltiples tratamientos, sólo se utilizaron los datos del tratamiento control asociado al de perchas artificiales (Bevilacqua Marcuzzo *et al.*, 2013). Finalmente, se examinó la heterogeneidad ( $Q$ ) a partir de una prueba Chi-cuadrado para asignar la

inconsistencia del tamaño de efecto de las perchas artificiales sobre la abundancia de semillas y plántulas a lo largo del conjunto de estudios, y se obtuvo el porcentaje de variación de los efectos estimados que se explica por heterogeneidad más que por azar ( $I^2$ ). Todos los análisis fueron realizados a través del programa CMA (Comprehensive Meta-Analysis, versión 2.2.064) (Borenstein *et al.*, 2009).

Para explorar lo que sucede con la riqueza de especies de semillas dispersadas en las áreas abiertas degradadas no fue posible realizar un meta-análisis dado que los artículos reportaban el número total de especies por cada tratamiento (en lugar de un promedio de especies dispersadas por cada percha artificial). Por esta razón, se calculó un tamaño de efecto único, utilizando cada estudio como un dato independiente.

### *Sesgo de publicación*

Para evaluar el impacto que podría tener la incorporación de artículos que supuestamente faltarían en el análisis debido a sesgos de publicación (e.g. resultados negativos o no significativos que no se llegan a publicar, información de literatura gris difícil de encontrar), se realizaron gráficos de embudo y se obtuvieron los números a prueba de fallos de Rosenthal y Orwin (Rosenthal, 1979; Orwin, 1983). Los gráficos de embudo presentan el tamaño de efecto ( $g$  de Hedges) de cada estudio en función del error estándar. Si no existe sesgo de publicación, los artículos representados en el gráfico se distribuyen simétricamente alrededor de la media del tamaño de efecto (normalmente se esperaría que los artículos tengan simetría en la cima del embudo, haya unos pocos artículos faltantes en el medio y la mayor cantidad de faltas se ubique cerca de la base). El programa CMA incorpora el método de “ajuste y relleno” (*trim and fill*) en el gráfico de embudo, de modo que se puede observar cómo se desplazaría el tamaño de efecto medio cuando se incluyen los artículos faltantes (Duval y Tweedie, 2000a, 2000b). El número a prueba de fallos de Rosenthal computa cuántos artículos faltantes con un tamaño de efecto igual a cero se requeriría incorporar en el análisis para que el valor  $p$  deje de ser significativo. Si para anular el efecto se requiere sólo un número pequeño de artículos (menos de  $5n + 10$ , donde  $n$  es el número de artículos), entonces es muy probable que el verdadero tamaño de efecto sea efectivamente cero. El número a prueba de fallos de Orwin indica cuántos artículos faltantes o perdidos serían necesarios para llevar el tamaño de efecto medio por debajo de un determinado valor que es seleccionado y representa el menor tamaño de efecto considerado de importancia sustancial (en este caso 0.100). También permite especificar un tamaño de efecto medio de los artículos faltantes distinto de cero.

### *Experiencia de campo a escala local*

Se establecieron 24 estaciones de muestreo, 14 en el Parque Gral. San Martín (PSM) entre diciembre de 2014 y mayo de 2016, y otras 10 en la Reserva Alberdi (REA) entre mayo de 2015 y mayo de 2016. Cada estación estuvo conformada por un área con cobertura de bosque nativo y un área deforestada lindante (entre 10 y 40 metros de distancia desde el borde de la cubierta de bosque). Las estaciones de muestreo se ubicaron separadas entre sí al menos por 25 m de distancia.

Para estudiar la lluvia de semillas generada por las aves dispersoras se instalaron trampas de semillas para retener las heces de las aves. Cada trampa consistió en una tela plástica tipo “mosquitera” de  $0.5 \times 0.5$  m, elevada del suelo 0.25 m con estructuras de alambre galvanizado para evitar la depredación por parte de los roedores (García, Zamora y Amico, 2010). En cada estación de muestreo se colocaron 2 trampas de semillas dentro del área con cobertura de bosque nativo (tratamiento “bosque”) separadas entre sí por 2 metros, y 2 trampas de semillas en las áreas deforestadas. Dentro de las áreas deforestadas, una de las trampas se situó debajo de una percha artificial (tratamiento “percha”) construida con una caña de 2 m de alto y dos varillas de madera de 1 m de largo y 5 mm de diámetro, cruzadas entre sí y amarradas al extremo superior de la caña. La otra trampa se ubicó a 2 m de distancia de la percha artificial, en un área a cielo abierto, sin percha (tratamiento “abierto”) (Fig. 12).

El contenido de las trampas fue recolectado cada 20 días. Las muestras fueron secadas en estufa durante 60 minutos a  $80^\circ\text{C}$  para eliminar la humedad y se conservaron en sobres de papel en lugares secos y oscuros. Fueron descartadas las semillas provenientes de los frutos caídos directamente desde las plantas madre. Para la identificación a ojo desnudo o bajo lupa binocular de las semillas encontradas en las trampas se utilizó una colección de referencia con semillas de especies con frutos carnosos de la zona, se consultó material bibliográfico (Alzugaray y Carnevale, 2009; Abraham de Noir y Bravo, 2014) y se revisaron ejemplares del herbario del Instituto de Botánica Darwinion. Durante la identificación de especies sólo se tuvieron en cuenta como morfoespecies aquellas semillas no reconocidas que de acuerdo a las características morfológicas no presentaban signos de adaptación a la anemocoria y parecían provenir de frutos carnosos. Dado que en estos dos sitios de estudio en particular las semillas de las únicas especies exóticas con fruto carnoso existentes han podido ser muy bien identificadas (*Ligustrum* sp., *Morus alba* y *Asparagus setaceus*), se considera que las morfoespecies corresponderían a especies nativas. Para corroborar esta suposición fue revisado el listado de especies exóticas invasoras dispersadas por aves en el país (<http://www.inbiar.uns.edu.ar>) y la distribución por provincias de estas especies (<http://www.darwin.edu.ar>). Luego de confirmar que no había correspondencia con las semillas de especies exóticas que podrían estar presentes en el área, se incluyó a las morfoespecies como especies nativas en los análisis.

Se colocaron 4 cámaras trampa (Bushnell Trophy Cam) direccionadas hacia las perchas artificiales para registrar las especies de aves que las utilizaban. Las cámaras fueron programadas para capturar videos con una resolución de  $640 \times 480$  píxeles por cuadro, de 20 segundos de duración a intervalos de 10 segundos (el tiempo que la cámara “espera” hasta responder a cualquier otro disparador adicional al sensor de movimiento luego de detectar un animal y que éste permanezca dentro del rango del sensor). Se estableció un nivel alto de sensibilidad para el sensor de movimiento. Se procuró rotar las cámaras cada 15 días, intentando tener un registro de todas las perchas.

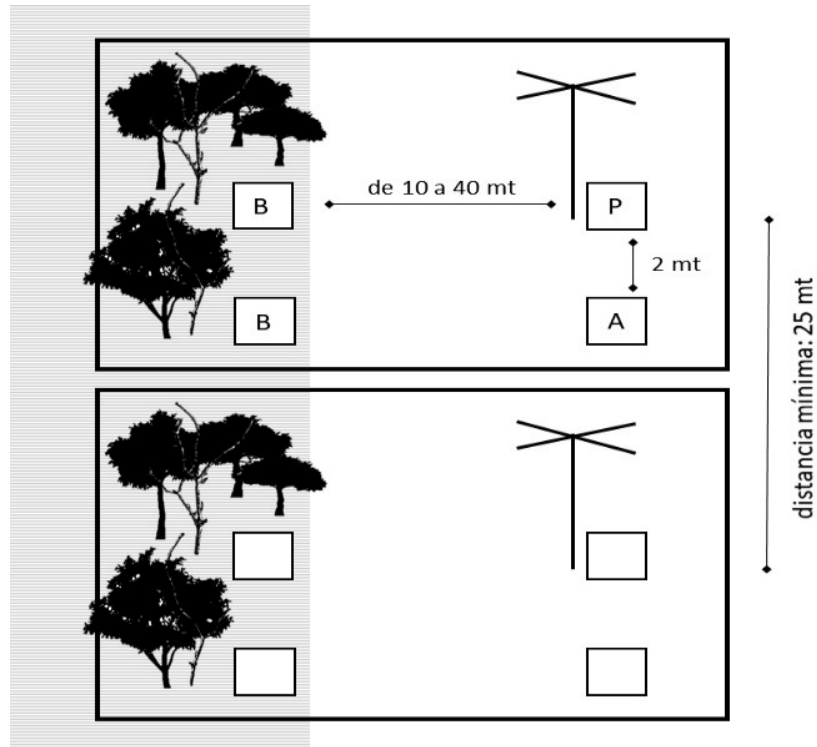


Fig.12. Esquema del diseño experimental. Dentro de cada bloque de muestreo (rectángulos), se ubicaron dos trampas de semillas en el área con cobertura de bosque (color gris) y dos trampas de semillas en el área deforestada (sin colorear), una de las trampas debajo de una percha artificial y otra a cielo abierto.

### *Análisis de datos*

Para evaluar el efecto de las perchas artificiales sobre la abundancia de semillas que llegan a las áreas deforestadas se emplearon modelos mixtos lineales generalizados inflados en ceros, con distribución binomial negativa y función log link (Crawley, 2007; Zuur *et al.*, 2009; Logan, 2010). El tratamiento (percha artificial y abierto), el origen de la especie (nativa y exótica) y la estación del año (verano, otoño, invierno y primavera) fueron incluidos como factores fijos. Las estaciones de muestreo ( $n = 10$  y  $14$ ) anidadas dentro de los sitios (PSM y REA) fueron incluidas en el modelo como factores aleatorios. Para disminuir la cantidad de “falsos ceros” se descartó el subconjunto de datos correspondiente a abundancia de semillas igual a 0 en las fechas en las que no se suponía que la especie estuviese fructificando. Para evaluar el efecto de las perchas artificiales sobre la riqueza de especies de la lluvia de semillas también se recurrió al mismo tipo de modelos, con tratamiento y estación del año como factores fijos y bloques anidados dentro de los sitios como factores aleatorios. Todos los modelos fueron evaluados utilizando la teoría de la información (Burnham y Anderson, 2002), calculando el AIC en cada caso. Los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando los paquetes “*glmmADMB*” y “*glmmTMB*” de R (Fournier *et al.*, 2012; Skaug *et al.*, 2013; Magnusson *et al.*, 2016; R Development Core Team, 2018).

## RESULTADOS

### Búsqueda bibliográfica

La búsqueda bibliográfica por palabras clave arrojó 448 registros y posteriormente se reunieron 37 registros más, a partir de otras fuentes de búsqueda (e.g. referencias citadas en los artículos ya seleccionados). Al revisar el título de los 485 registros se identificaron sólo 119 artículos que efectivamente referían a la utilización de perchas artificiales para aves. Posteriormente se realizó un cribado, revisando el resumen de estos 119 artículos, y se retuvieron 38 artículos. Se evaluaron estos artículos leyéndolos de manera completa, para determinar que cumplieran con los requisitos establecidos. Finalmente fueron seleccionados 23 artículos (ver Apéndice D) de los cuales 15 (17 estudios de caso) se incluyeron en el meta-análisis referido a abundancia de semillas dispersadas, 9 (12 estudios de caso) para abundancia de plántulas establecidas y 16 (21 estudios de caso) para riqueza de especies de semillas dispersadas (Fig. 13). Algunos otros artículos también se encontraron relevantes en cuanto al contenido y el contexto, pero carecían de los datos necesarios para llevar a cabo los cálculos de tamaño de efecto.

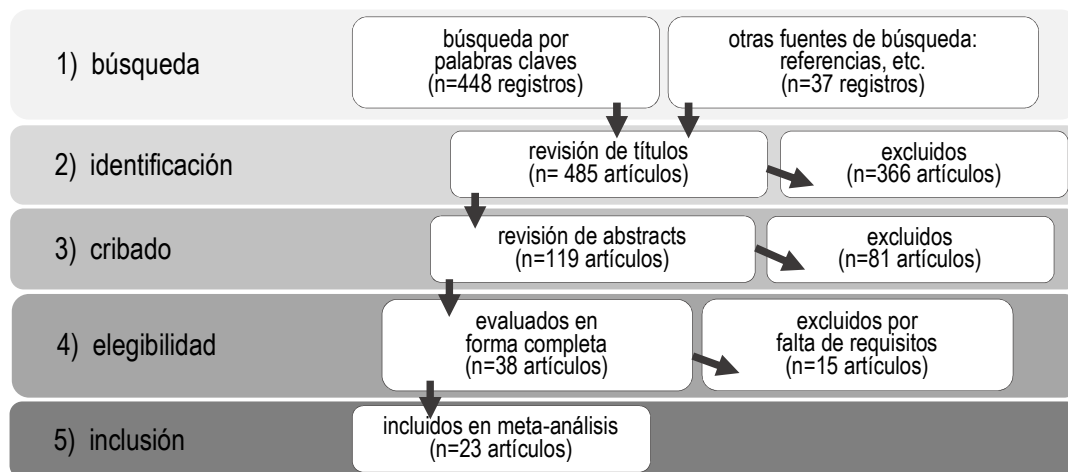


Fig. 13. Diagrama de flujo del proceso de búsqueda bibliográfica y selección de artículos en los meta-análisis para evaluar la eficiencia de las perchas artificiales para aves como herramienta de restauración de ecosistemas.

### Meta-análisis

La abundancia de la lluvia de semillas bajo las perchas artificiales fue superior que en el tratamiento control ( $Z = 6.193$ ;  $p < 0.0001$ ) en el conjunto de estudios analizados, ya que el tamaño de efecto general y su intervalo de confianza no incluyeron al cero (Tabla 13). El efecto de las perchas artificiales difirió entre los estudios ( $Q = 221.832$ ;  $df = 16$ ;  $p = 0.0001$ ), con un alto nivel de variación real entre ellos ( $I^2 = 92.787$ ) (Apéndice D, Tabla 1). Los artículos fueron predominantemente de países del Neotrópico ( $n = 9$ ) pero también hubo artículos de América del Norte ( $n = 2$ ), Europa ( $n = 2$ ), Asia ( $n = 1$ ) y África ( $n = 1$ ) (Apéndice D, Tabla 2). Las experiencias correspondientes a siete artículos (46.6%) fueron realizadas en zonas subtropicales; en cinco artículos correspondían a zonas tropicales (33.3%) y sólo tres se localizaban en zonas templadas (20%). El tipo de ambiente alterado

que se pretendía restaurar incluía campos agrícolas abandonados, pastizales activos o abandonados, áreas quemadas y taladas, plantaciones exóticas de coníferas y eucaliptos, desprendimientos de tierra y zonas mineras. La extensión temporal de las experiencias de restauración varió entre 4 y 24 meses, mientras que la extensión espacial varió de 0.03 a 87.20 ha. La distancia desde las perchas artificiales hasta el borde del ecosistema nativo osciló entre 5 y 2500 m.

La abundancia de plántulas establecidas también fue mayor debajo de las perchas artificiales en comparación con el tratamiento control ( $Z = 4.958$ ;  $p < 0.0001$ ) (Tabla 13). La variación en el tamaño de efecto fue estadísticamente significativa ( $Q = 215.700$ ;  $df = 11$ ; valor de  $p = 0.0001$ ), con una alta proporción de la varianza reflejando diferencias reales entre los estudios ( $I^2 = 94.900$ ) (Apéndice D, Tabla 3). El conjunto de artículos analizados fue principalmente de países del Neotrópico ( $n = 6$ ), aunque también se incluyeron artículos de América del Norte ( $n = 2$ ) y Oceanía ( $n = 1$ ) (Apéndice D, Tabla 4). Nuevamente, las zonas templadas fueron las menos representadas (11.1% de los artículos, en comparación con el 55.5% de las zonas subtropicales y el 33.3% de las zonas tropicales). La extensión temporal de las experiencias de restauración varió de 7 a 36 meses, mientras que la extensión espacial varió entre 0.03 y 64 ha. La distancia desde las perchas al borde del ecosistema nativo osciló entre 5 y 300 m.

La riqueza de especies de la lluvia de semillas también fue mayor para las perchas artificiales que para los tratamientos control sin perchas (Tabla 13). Los artículos del análisis fueron predominantemente de países del Neotrópico ( $n = 11$ ), mientras que el resto de las experiencias incluidas fueron de Europa ( $n = 2$ ), América del Norte ( $n = 1$ ), África ( $n = 1$ ) y Asia ( $n = 1$ ) (Apéndice D, Tabla 5). Siguiendo la tendencia observada para el conjunto de artículos del análisis de lluvia de semillas y establecimiento de plántulas, las zonas templadas fueron las menos representadas con sólo tres artículos (18.75%), las zonas tropicales fueron abordadas en seis artículos (37.5%) y las zonas subtropicales en siete (43.75%). La extensión temporal, la extensión espacial y la distancia desde las perchas al borde de los ecosistemas nativos en las experiencias cubrieron el mismo rango que en los estudios de la abundancia de la lluvia de semillas (rango: 4–24 meses; 0.03–87.20 hectáreas y 5–2500 m, respectivamente).

Tabla 13. Resumen de estadísticos de los meta-análisis realizados para analizar los efectos de las perchas artificiales para aves sobre la abundancia de semillas dispersadas, el establecimiento de plántulas y la riqueza de especies de plantas.

	tamaño de efecto e intervalo de confianza 95%					test de nulidad	
	estimador puntual	error estándar	varianza	límite inferior	límite superior	valor $z$	valor $p$
semillas	3.389	0.547	0.299	2.316	4.461	6.193	0.0001
plántulas	3.133	0.632	0.399	1.895	4.372	4.958	0.0001
riqueza	0.820			0.190	1.449		

### *Sesgo de publicación*

Los gráficos de embudo obtenidos muestran que tanto para la abundancia de semillas como para el establecimiento de plántulas la dirección del tamaño de efecto es hacia la derecha (i.e., un tamaño de efecto positivo) (Fig. 14). El método “ajuste y relleno” del

programa CMA indica que la incorporación de los estudios faltantes en el lado izquierdo del embudo (i.e., los correspondientes a tamaños de efecto negativo) produciría un desplazamiento insignificante del tamaño del efecto general en ambos casos. Para la variable abundancia de semillas dispersadas, los resultados del meta-análisis permanecerían sin cambios. En cuanto al establecimiento de plántulas, el tamaño de efecto disminuiría pero aún así se mantendría positivo ( $g$  de Hedges=2.719; 95% CI 1.485–3.953). Los números a prueba de fallos de Rosenthal y Orwin indican que se necesitaría un gran número de estudios para anular los efectos positivos observados (1559 y 388 para abundancia de semillas; 779 y 211 para abundancia de plántulas). Por este motivo, se considera que el impacto del sesgo de publicación sería insignificante y de menor preocupación en este caso. Si bien algunos artículos no cumplieron los requisitos para ser incluidos en los meta-análisis, las tendencias detectadas en la revisión demostraron ser robustas.

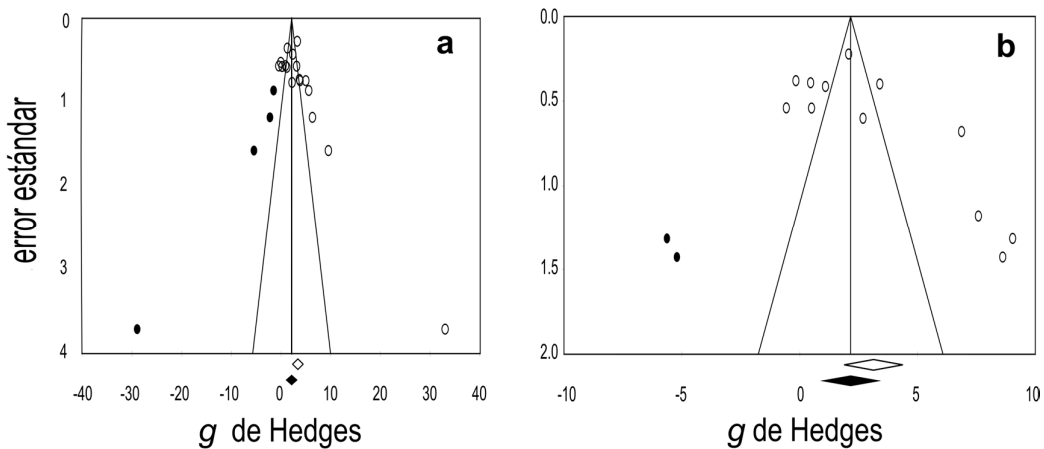


Fig. 14. Gráfico de embudo de los meta-análisis de abundancia de semillas dispersadas (a) y establecimiento de plántulas (b). Los estudios observados están representados por círculos blancos y los estudios faltantes con círculos oscuros. En la parte inferior se muestran los promedios de tamaños de efecto de los estudios observados (diamantes blancos) y los cambios producidos por la incorporación de los estudios que faltan (diamantes oscuros).

### *Experiencia de campo a escala local*

Las trampas ubicadas dentro de la cubierta de bosque recibieron en total 5960 semillas de frutos carnosos dispersadas por aves (una densidad promedio de 7.79 semillas/trampa cada 20 días) (Fig.15.a). Se registraron semillas pertenecientes a 20 especies nativas: quebrachillo (*Acanthosyris spinescens*), palo tinta (*Achatocarpus praecox*), granadillo (*Castela tweedii*), tala (*Celtis ehrenbergiana*), sacha-uva (*Cissus verticillata*), efedra (*Ephedra tweediana*), pegadera (*Galium aparine*), lantana (*Lantana montevidensis*), liga (*Ligaria cuneifolia*), zarzaparrilla colorada (*Muehlenbeckia sagittifolia*), canelón (*Myrsine laetevirens*), pasionaria (*Passiflora* sp.), ombú (*Phytolaca dioica*), cucharero (*Porlieria microphylla*), sangre de toro (*Rivina humilis*), aguaribay (*Schinus molle* var. *Areira*), molle (*Schinus longifolia*), zarzaparrilla común (*Smilax campestris*), tutía (*Solanum sisymbriifolium*) y tembetarí (*Zanthoxylum rhoifolium*). También se encontraron semillas de tres especies exóticas: ligustro (*Ligustrum lucidum*), mora (*Morus alba*) y helecho plumoso (*Asparagus setaceus*). Algunas semillas no pudieron ser

identificadas (17 morfoespecies, que representan 4.41% del total de la abundancia). La riqueza promedio por trampa fue de 0.64 especies (Fig.15.b). Dentro de la cobertura de bosque también se observó gran cantidad de frutos que cayeron sobre las trampas directamente desde las plantas madre (al menos 3371 frutos). Para *Myrcianthes cisplatensis* (guayabo colorado) sólo se registró este tipo de dispersión, no encontrándose semillas de esta especie en las heces de las aves.

En las áreas deforestadas la abundancia de semillas que llegó a las trampas difirió considerablemente entre los tratamientos. Las perchas artificiales fueron ampliamente utilizadas por las aves, registrándose en las trampas un total de 2908 semillas (una densidad promedio de 9.63 semillas/trampa cada 20 días) (Fig.15.a). Se identificaron semillas de 12 especies nativas con frutos carnosos: *A. praecox*, *C. ehrenbergiana*, *S. longifolia*, *M. laetevirens*, *P. dioica*, *E. tweediana*, *M. sagittifolia*, *S. sisymbriifolium*, *P. caerulea*, *L. montevidensis*, *C. verticillata* y *R. humilis*. También se encontraron semillas de 3 especies exóticas (*L. lucidum*, *Morus alba* y *A. setaceus*). Fueron registradas 14 morfoespecies que representan un 14.02% de la abundancia total de semillas bajo las perchas. La riqueza promedio de este tratamiento fue de 0.57 especies por trampa (Fig.15.b). Por el contrario, en las trampas ubicadas en áreas abiertas se registró un total de 27 semillas, con una densidad promedio de 0.086 semillas por trampa cada 20 días) (Fig.15.a). Las especies identificadas fueron *Morus alba* y *S. sisymbriifolium*. También fueron registradas 4 morfoespecies que representan 70.37% de la abundancia total de semillas. La riqueza de especies por trampa también fue más baja para este tratamiento (promedio: 0.03) (Fig.15.b).

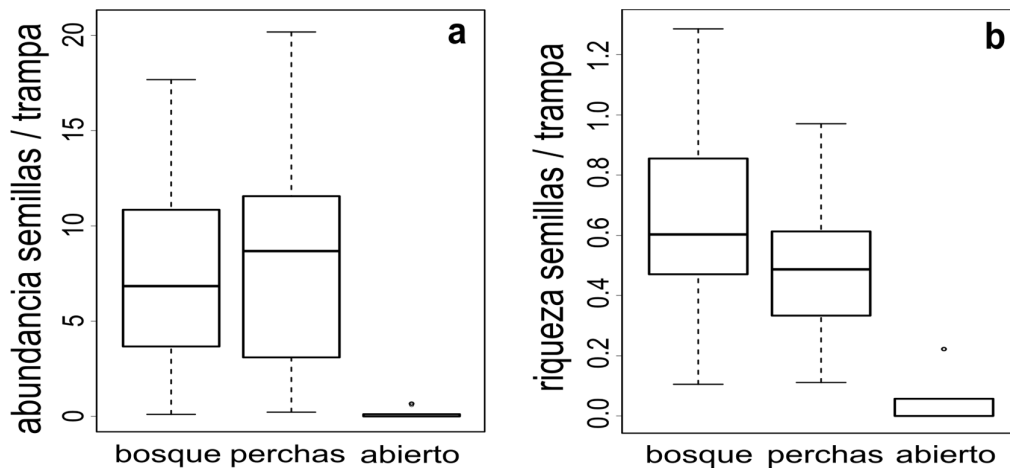


Fig. 15. a. Abundancia promedio de semillas por trampa cada 20 días dentro de la cobertura de bosque, debajo de las perchas artificiales y en el área abierta. b. Riqueza promedio de semillas por trampa para los distintos tratamientos.

Durante la experiencia se obtuvieron 11 videos con cámaras trampa donde se observaron distintas especies de aves haciendo uso de las perchas artificiales (6 videos fueron



obtenidos en el PSM y 5 videos fueron obtenidos en la REA). *Pitangus sulphuratus*, *Turdus rufiventris*, *Turdus amaurochalinus*, *Saltator coerulescens* y *Agelaioides badius* fueron las especies dispersoras identificadas.

Al analizar la composición de la lluvia de semillas en las trampas con cobertura de bosque, se observó que el 88.26% pertenecían a especies del estrato arbóreo; 7.20% al arbustivo y 0.13% al estrato herbáceo (el 4.41% restante corresponden a morfoespecies). En las perchas artificiales el 71.73% de las semillas pertenecían al estrato arbóreo, 14.17% al estrato arbustivo y 0.07% al herbáceo (14.03% de morfoespecies). Los porcentajes observados en las trampas del tratamiento abierto fueron diferentes, siendo 33.33% el porcentaje de semillas del estrato arbóreo y 3.70% del estrato arbustivo, sin semillas del estrato herbáceo (62.96% de morfoespecies). En cuanto a su origen, las semillas de especies nativas dispersadas dentro de la cobertura de bosque representaron 33.41% de la abundancia (Tabla 14). Debajo de las perchas artificiales el porcentaje de semillas nativas fue 35.25%. En las trampas del tratamiento abierto el porcentaje de nativas fue de 66.67%, aunque se debe tener en cuenta que gran parte de este porcentaje corresponde a las morfoespecies no identificadas. Las estaciones del año en las cuáles se registró la mayor cantidad de semillas fueron primavera y verano (Tabla 14); en el invierno hubo la menor cantidad de registros. En primavera se observó una mayor proporción de semillas exóticas respecto de las nativas.

Tabla 14. Abundancia de semillas dispersadas clasificadas de acuerdo al origen (especies nativas y exóticas) para cada uno de los tres tratamientos, en las diferentes estaciones del año (invierno, otoño, primavera, verano).

	invierno		otoño		primavera		verano		total general
	exóticas	nativas	exóticas	nativas	exóticas	nativas	exóticas	nativas	
<b>bosque</b>	116	94	91	688	2372	58	1390	1151	5960
<b>abierto</b>				7	1		8	11	27
<b>percha</b>	120	149	132	544	1322	14	309	318	2908
<b>total</b>	236	243	223	1239	3695	72	1707	1480	8895

#### *Efecto de perchas artificiales sobre lluvia de semillas en las áreas deforestadas*

El modelo que mejor explicó la variación en abundancia de semillas incluye tratamiento, origen y estación del año como variables explicativas (Tabla 15). El tratamiento de perchas artificiales incrementó significativamente la abundancia de semillas que llegan a las áreas abiertas. Al incorporar las semillas de origen nativo la abundancia disminuye, lo mismo que al considerar la estación de la primavera en el análisis (en otoño e invierno la significancia es menor). El modelo que mejor explicó la variación en la riqueza de semillas incluye tratamiento y estación como variables explicativas (Tabla 16). Nuevamente, el tratamiento de perchas artificiales incrementó significativamente la riqueza de especies de semillas que llegan a las áreas deforestadas. Las distintas estaciones del año, en cambio, aportan una variabilidad en la riqueza de especies de significancia menor.

Tabla 15. Parámetros estimados, error estándar, valor  $z$  y  $Pr(>|z|)$  de las variables explicativas que describen la variación en abundancia de la lluvia de semillas sobre las trampas, para el modelo seleccionado de acuerdo al criterio AIC.

variable explicatoria	parámetro estimado	error estándar	valor $z$	$pr(> z )$
(Intercepto)	-3.379	1.005	-3.361	< 0.001 ***
perchas	6.159	0.946	6.509	< 0.001 ***
nativas	-3.852	0.839	-4.589	< 0.001 ***
otoño	0.798	0.380	2.098	0.036 *
invierno	-0.573	0.438	-1.308	0.191
primavera	-1.407	0.510	-2.758	0.006 **

Tabla 16. Parámetros estimados, error estándar, valor  $z$  y  $Pr(>|z|)$  de las variables explicativas que describen la variación en riqueza de la lluvia de semillas sobre las trampas, para el modelo seleccionado de acuerdo al criterio AIC.

variable explicatoria	parámetro estimado	error estándar	valor $z$	$pr(> z )$
(Intercepto)	-3.955	0.642	-6.162	< 0.001 ***
perchas	3.068	0.363	8.450	< 0.001 ***
otoño	0.329	0.201	1.634	0.102
invierno	-0.545	0.261	-2.084	0.037 *
primavera	0.276	0.218	1.268	0.205

## DISCUSIÓN

Los resultados de los meta-análisis indican que las perchas artificiales para aves aumentan significativamente tanto la abundancia de semillas dispersadas como la riqueza de especies de plantas que llegan a las áreas abiertas degradadas próximas a bosques naturales. Los gráficos de embudo y los números a pruebas de fallos de Rosenthal y Orwin indican que el impacto del sesgo de publicación es insignificante, demostrando que las tendencias detectadas en la revisión son robustas. Los resultados de la experiencia de campo a escala local realizada en los dos sitios donde el bosque de Espinal ha sido reemplazado por pastizales y pasturas coinciden con los resultados del meta-análisis. El elevado número de semillas encontradas en las trampas con perchas sugiere que éstas podrían generar núcleos de reclutamiento, promoviendo la regeneración vegetal y acelerando la sucesión natural en las áreas degradadas (Melo *et al.*, 2000; Zucca y Rocha Castro, 2006). Las perchas artificiales parecen proporcionar un foco de atracción para las aves, aumentando la complejidad estructural del paisaje y facilitando el ingreso de propágulos.

El hecho de que las perchas artificiales promuevan la llegada de las aves y aumenten la abundancia de la lluvia de semillas en las áreas degradadas es crucial, sobre todo teniendo en cuenta que el hecho de disponer de una fuente de propágulos cercana no siempre se refleja en una mayor lluvia de semillas, además de que una gran proporción de las semillas que arriban al área finalmente no sobrevive hasta la germinación (White *et al.*, 2009; Graham y Page, 2012; Reid y Holl, 2013; Zwiener *et al.*, 2014). Por estos motivos, los programas que inducen el ingreso de propágulos dan como resultado densidades de plantas más altas que aquellos basados sólo en restauraciones pasivas (Toh *et al.*, 1999; Tres y Reis, 2009; Schorn *et al.*, 2010). Los autores de algunos estudios en los cuáles no se ha verificado un aumento significativo de semillas bajo las perchas artificiales adjudicaron los resultados a tiempos de muestreo insuficientes, teniendo en cuenta que las aves requieren de un período de adaptación para comenzar a utilizar las estructuras

(Shiels y Walker, 2003), o bien a la depredación de las semillas dispersadas por parte de otros animales (Holl, 1998).

El uso de perchas artificiales también genera un aumento en el número de especies presentes en la lluvia de semillas que ingresan a las áreas abiertas. Algo más importante todavía es que esta técnica posibilita un flujo biológico desde los relictos vecinos del ecosistema nativo, dando lugar a una vegetación similar a la original (McClanahan y Wolfe, 1993; Reis *et al.*, 2003; Assunção, 2006; Tres y Reis, 2009; Schorn *et al.*, 2010). Dado que las primeras especies que llegan a un sitio tienen un efecto decisivo en la sucesión natural, la identidad de las mismas es un punto sustancial a tener en cuenta, algo que a menudo no sucede en otras prácticas de restauración, condicionando la variabilidad estructural y funcional del ecosistema y, en consecuencia, limitando los beneficios que podría ofrecer a futuro. En las restauraciones pasivas suele haber un predominio de semillas anemófilas (lo que retarda o incluso modifica el proceso de regeneración vegetal). Esto puede verse con claridad en los resultados de la experiencia a campo con perchas artificiales: al igual que en el interior de la cobertura de bosque, la composición de la lluvia de semillas en las perchas estuvo dominada por especies del estrato arbóreo, mientras que en el ambiente abierto sin perchas para aves, la cantidad de especies leñosas del estrato arbóreo se vio disminuida en gran medida (sólo arribaron 9 semillas de *Morus alba*). Por lo general, las especies arbóreas y arbustivas suelen estar poco representadas en el banco de semillas del suelo ya que tienden a germinar de forma inmediata o son depredadas muy rápidamente (Hardwick *et al.*, 2004; Sione *et al.*, 2016). Sin ningún tipo de intervención, las especies de sucesión tardía no suelen llegar a los sitios en restauración o demoran demasiado tiempo en hacerlo, permaneciendo como estados sucesionales intermedios del ambiente original (Corlett y Hau, 2000; Sabattini *et al.*, 2002; Martínez-Garza y Howe, 2003). Este ha sido señalado como uno de los principales factores limitantes para la recuperación total de los bosques nativos en pasturas abandonadas, pastizales, plantaciones forestales, suelos erosionados y paisajes fragmentados (Duncan y Chapman, 2002; Herrera y García, 2010; McConkey *et al.*, 2012). Por contrapartida, la siembra directa de semillas en el suelo desnudo también suele fallar en la selección apropiada de las especies de plantas, y los planes de reforestación generalmente se realizan con una o unas pocas especies (WWF International, 2005; Griscom y Ashton, 2011; Corbin y Holl, 2012).

En cuanto a la composición de acuerdo al origen de las especies, la abundancia de semillas de especies exóticas fue alta dentro del bosque y en las perchas artificiales, aunque aumentó en este último tratamiento, sobre todo en la primavera. La gran diferencia observada entre la abundancia de semillas nativas y exóticas que llegaron a las perchas artificiales en ambos sitios estuvo fuertemente influenciada por la cantidad de semillas de *Morus alba* dispersadas. Esta especie cuenta con gran cantidad de semillas por fruto ( $56.8 \pm \text{SD de } 15.7$ ), una gran cantidad de frutos por árbol adulto (ca 1000-10000, Cataudela y Dardanelli datos no pub.) y fructifica desde septiembre hasta principios de enero (Barnea *et al.*, 1992). Es común que las especies invasoras fructifiquen en las épocas en que las nativas no tienen frutos (Cordeiro *et al.*, 2004; Gosper, 2004; Corlett, 2005; Chimera y Drake, 2010; White y Vivian-Smith, 2011; Vergara-Tabares, 2017), que tengan un

período de fructificación más largo (Gosper y Vivian-Smith, 2010), que produzcan grandes cantidades de frutos (Meyer, 1998; Cordeiro *et al.*, 2004; Chimera y Drake, 2010; Gleditsch y Carlo, 2011) o que cada fruto tenga una gran cantidad de semillas. Aquí las moras comenzaron a fructificar en los primeros días de primavera, pero sus semillas fueron dispersadas en todas las estaciones del año. Dado que esta especie produce una enorme cantidad de frutos (> 1000 por árbol adulto), éstos no llegan a ser consumidos por completo mientras están en el árbol y al caer al suelo se acumulan en el mantillo, desde donde las aves los siguen consumiendo el resto del año (e.g. *Turdus* spp., *Saltator* spp., obs. pers.). Este problema se observa dentro de la cubierta de bosque y parece amplificarse en la lluvia de semillas que llega a las perchas artificiales. Evidentemente las especies exóticas representan un grave problema para estas dos áreas naturales protegidas. Sin embargo, en otras áreas del Espinal entrerriano la situación con respecto a las exóticas no es tan preocupante (SAyDS, 2006a; Matteucci, 2012). Si bien *Morus alba*, *Ligustrum lucidum*, *Ligustrum sinense*, *Asparagus setaceus*, *Pyracantha coccinea*, *Melia azedarach* y *Broussonetia papyrifera* invaden localmente algunos sitios del bosque de Espinal, no sería difícil procurar áreas abiertas o degradadas rodeadas de bosque libre de exóticas, siendo éste un recaudo obligatorio para cualquier proyecto de restauración con perchas que vaya a realizarse.

Las cinco especies de aves dispersoras que fueron registradas utilizando las perchas artificiales en las filmaciones de las cámaras trampa, son todas dispersoras de semillas (Capítulo 4). Las dos especies del género *Turdus* se posicionan entre las primeras en la categorización de dispersores y ya han sido descritas anteriormente (Capítulo 3). *Pitangus sulphuratus* es un frugívoro generalista que utiliza diversos elementos del paisaje, desde pasturas, cercos vivos y árboles aislados hasta fragmentos remanentes de bosque. Por este motivo, y debido a las altas tasas de movimiento (números de movimientos por hora) y a las grandes distancias que recorre entre parches, es considerado un muy buen dispersor de semillas y un promotor de conectividad ecológica y funcional (Díaz Vélez *et al.*, 2015). *Saltator coerulescens* es considerado omnívoro (Beltzer *et al.*, 2004; Brewer y Marks, 2018), aunque los frutos pueden llegar a representar casi un 40% de su dieta (de la Peña y Pensiero, 2003). *Agelaioides badius* también ha sido clasificado dentro de este mismo grupo aunque consume algunos frutos y sería un dispersor ocasional (Beltzer, 1988; de la Peña, 2011; Fraga y García, 2018).

En forma paralela, el meta-análisis realizado para confirmar si existe un incremento significativo en el establecimiento de plántulas registrado debajo de las perchas artificiales para aves indica que los estudios que utilizaron esta técnica de restauración también obtuvieron resultados eficaces. Esto de alguna manera confirma la hipótesis que considera la falta de propágulos como uno de los principales problemas para la regeneración de la vegetación y la restauración de los ecosistemas nativos. Al realizar la revisión de los estudios para este meta-análisis se pudo constatar que pocos artículos incluyen información acerca de la abundancia de plántulas establecidas, lo que destaca la falta de un monitoreo completo en las experiencias de restauración. Esta ha sido una de las principales críticas a la implementación de esta técnica (Holl, 1998; Duncan y Chapman, 2002; Martínez-Garza y Howe, 2003; Florentine y Westbrooke, 2004;

Heelemann *et al.*, 2012). De hecho, el monitoreo del reclutamiento de plántulas requiere menos esfuerzo que el muestreo de semillas (teniendo en cuenta que la cantidad de plántulas pueden medirse fácilmente al inicio y al final de un experimento), de modo que podría considerarse un indicador apropiado para verificar la efectividad de las iniciativas de restauración (Reid y Holl, 2013). La diferencia entre el tamaño de efecto de la abundancia de semillas y el del establecimiento de plántulas, y la gran proporción de variabilidad real que se observó entre los estudios, pueden tener relación con las distintas barreras que deben ser superadas después de que ocurre la dispersión (Aide y Cavelier, 1994; Debussche y Isenniann, 1994; Toh *et al.*, 1999; Cubiña y Aide, 2001; Vicente *et al.*, 2010; Reid y Holl, 2013). Esto indica que un enfoque apropiado al iniciar un proyecto de restauración requiere una evaluación cuidadosa de las circunstancias ecológicas, como fertilidad de los suelos, grado de degradación, proximidad de los relictos del ecosistema nativo, especies involucradas, estacionalidad del ambiente y también de las circunstancias socioeconómicas reinantes. Otras técnicas que se complementen con la función de las perchas artificiales (e.g. fertilización de suelo y control de malezas) también podrían ser de utilidad para superar los obstáculos que se presentan después de la dispersión, disminuyendo la brecha entre número de semillas dispersadas y plántulas establecidas.

Normalmente resulta muy difícil estimar cuantitativamente el valor económico del servicio provisto por las aves. En este sentido, la restauración de ecosistemas también ofrece una buena oportunidad para comparar el costo de distintas alternativas posibles (por ejemplo: experimentos de exclusión de aves, restauración pasiva por aves dispersoras de semillas, uso de perchas artificiales o reforestación con especies nativas). De acuerdo con varios autores, la instalación de perchas artificiales requiere poca mano de obra y ha sido señalada como una de las técnicas de nucleación más económicas, sobre todo en comparación con los tradicionales programas de reforestación (Holl, 1998; Scott *et al.*, 2000; Bengtsson *et al.*, 2003; Tres y Reis, 2009; Reis *et al.*, 2010; Corbin y Holl, 2012; Graham y Page, 2012; Shoo y Catterall, 2013). La reforestación es la técnica más comúnmente utilizada, a pesar de que es compleja e implica elevados costos, sobre todo para obtener, almacenar, refrigerar, disecar y germinar las semillas, y cuidar, trasladar y trasplantar las plántulas en los sitios de restauración (WWF International, 2005; Corbin y Holl, 2012). En el caso de las especies arbóreas de sucesión tardía el costo puede ser incluso mayor, teniendo en cuenta que sus semillas son generalmente más grandes que las de las especies pioneras, no son semillas secas y, por lo tanto, son más difíciles de almacenar y germinar. Los costos de implementar perchas artificiales son sustancialmente menores también por ser una técnica que aplica la nucleación, de modo que los esfuerzos están enfocados en áreas puntuales, dejando que las otras sean colonizadas a medida que los núcleos iniciales se expanden (Yarranton y Morrison, 1974; Reis *et al.*, 2010; Corbin y Holl, 2012). A futuro podría analizarse qué ocurre con otros modelos de perchas más complejos, o con una disposición agrupada de perchas, dado que aquí sólo se ha trabajado con el modelo más simple y está comprobado que los núcleos grandes resultan más atractivos para las aves (Holl, 1998; Toh *et al.*, 1999; Corbin y Holl, 2012). También sería interesante poder establecer distancias máximas y óptimas en relación al borde de la

cubierta de bosque para las cuales las perchas resultan más efectivas (Pizo y dos Santos, 2010).

Por último, vale aclarar que si bien el mayor desafío de la restauración en las áreas abiertas es conseguir que las aves ingresen a un ambiente inhóspito y depositen la lluvia de semillas, la diferencia entre el tamaño de efecto entre semillas dispersadas y plántulas establecidas pone de manifiesto que hay también otras barreras como la baja cantidad de nutrientes en el suelo, la competencia con malezas y la persistencia de los disturbios, entre otras, que suelen impedir que esas semillas germinen y las plántulas prosperen dentro de los núcleos de reclutamiento (Holl *et al.*, 2000; Cubiña y Aide, 2001; Vicente *et al.*, 2010; Reid y Holl, 2013; Guidetti *et al.*, 2016). Sin embargo, las tareas para sortear estas limitaciones también pueden verse facilitadas gracias a la nucleación, pudiendo concentrarse en las áreas focales debajo de las perchas en lugar de llevarse a cabo en grandes extensiones de tierra (Reis *et al.*, 2010; Corbin y Holl, 2012). Como sugieren algunos autores, combinar dos o tres técnicas de manera complementaria podría ser una buena manera de acelerar la restauración (Engel y Parrotta, 2001; Florentine y Westbrooke, 2004; Hardwick *et al.*, 2004).

En conclusión, se puede decir que las perchas artificiales para aves constituyen una herramienta efectiva, de bajo costo y fácil implementación. Con ellas se puede superar el problema de la falta de llegada de semillas en distintos ecosistemas nativos degradados, incluyendo el bosque de Espinal entrerriano, promoviendo y/o acelerando los primeros pasos en el proceso de restauración de la vegetación nativa. Esta técnica de nucleación aumenta el número y la riqueza de semillas que llegan a las matrices degradadas que rodean a los ecosistemas nativos. La lluvia de semillas debajo de las perchas induce y dirige la sucesión natural en áreas abiertas, dando lugar a núcleos de reclutamiento con mayor densidad de plántulas, que pueden regenerar progresivamente la vegetación nativa. Los fragmentos conservados cercanos a las áreas degradadas actúan como fuentes de recursos y por ello se recrea con mayor fidelidad la composición original de especies leñosas. En comparación con otras técnicas de restauración activa, la instalación de perchas artificiales está basada en un proceso natural y favorece la expresión de los propios mecanismos de recuperación utilizados por la naturaleza, integrando las áreas en restauración con los remanentes del paisaje en buen estado de conservación.

## 7. Conclusiones generales

El propósito general de este trabajo fue caracterizar el servicio ecosistémico de dispersión de semillas brindado por aves en bosques con uso ganadero extensivo en el Espinal de la provincia de Entre Ríos. Aquí se intenta dar una mirada integradora a los principales resultados obtenidos y discutidos previamente en cada apartado del trabajo.

El muestreo de aves dispersoras fue casi exhaustivo, pudiendo haber quedado afuera sólo algunas especies que no fueron capturadas por limitaciones de la metodología y otras especies raras que ocasionalmente ingresan en el Espinal desde los bosques en galería de la Selva Paranaense. La curva de acumulación de plantas con frutos carnosos demostró sin embargo, que aún queda una buena proporción de especies fuera del muestreo, tratándose posiblemente de aquellas con períodos de fructificación diferentes a los de la mayoría de las plantas.

En el capítulo 3 fueron identificadas *Saltator aurantiirostris*, *Elaenia parvirostris*, *Thraupis sayaca*, *Turdus amaurochalinus* y *Turdus rufiventris* como las especies que más aportan al servicio ecosistémico de dispersión de semillas, teniendo en cuenta su abundancia relativa en el ensamble de aves, la probabilidad efectiva de dispersión, la cantidad de frutos y la riqueza de especies de plantas que consumen y dispersan. Estas especies registraron casi el 85% de las semillas dispersadas. *Saltator aurantiirostris* fue la especie que mayor cantidad de semillas dispersó y su contribución al servicio podría ser incluso mayor dado algunos de sus comportamientos mientras se alimenta (como trasladarse de un lugar a otro mientras sostiene los frutos o las semillas en el pico). *Elaenia parvirostris* fue la que interactuó con la mayor cantidad de especies de plantas. Al tratarse de una especie migradora y sensible a disturbios de diverso tipo, su conservación merece especial atención. *Thraupis sayaca* dispersó en promedio la mayor cantidad de semillas en sus heces. Esta especie tuvo los mayores desplazamientos luego de alimentarse de frutos y fue capturada con mayor frecuencia en las áreas abiertas. *Turdus amaurochalinus* y *T. rufiventris* fueron capturadas por lo general en el interior de la cubierta de bosque y mostraron las menores distancias promedio de desplazamiento después del consumo de los frutos. Ambas especies tienen cierta preferencia por los bordes y si bien frecuentan las matrices abiertas parecen hacerlo con menor frecuencia que otras especies más generalistas de hábitat. En el capítulo 4 se puso de manifiesto que más allá de la posición que ocupan en la categorización de aves dispersoras, todas estas especies también son importantes por el grado, la fuerza y la intermediación (centralidad) que asumen en la red de interacciones. Estas especies de aves mayormente generalistas conectan elementos en distintas partes de la red, constituyéndose como eslabones clave para mantener la cohesión del entramado y dar estabilidad a la comunidad.

La red de interacciones mostró, además de las principales aves frugívoras dispersoras de semillas, una gran riqueza de especies granívoras, insectívoras u omnívoras, reforzando la idea de que la frugivoría es un rasgo relativamente oportunista en estos ambientes, en especial durante la época del año en que la disponibilidad de frutos es máxima. Aunque estas otras especies dispersan pocas semillas, se caracterizan por ser muy abundantes y

activas en hábitats abiertos como pastizales y pasturas (incluso hasta suelen verse favorecidas por la fragmentación y los cambios en el uso de la tierra), de modo que sus aportes podrían ser significativos. En función de sus comportamientos son especies que ocasionalmente pueden mover semillas desde el interior hasta los bordes y hacia las áreas abiertas degradadas, cumpliendo un papel fundamental en la restauración del bosque.

Las interacciones establecidas entre plantas con frutos carnosos y aves dispersoras de semillas en el bosque de Espinal de la provincia de Entre Ríos conforman una red cohesiva de tamaño moderado. La distribución de grado indica que las interacciones asimétricas de la red encuadran en un modelo de dispersión en el cual muchas especies interactúan con pocas especies del otro grupo y vice-versa. En base a los distintos índices obtenidos referidos a la estructura de la red se detectó poca conectividad, un anidamiento bajo y cierta modularidad. De acuerdo a las dimensiones de la red la cantidad total de especies no debería incidir sobre esto; sin embargo, la intensidad del muestreo podría tener un efecto sobre la conectancia y, en consecuencia, sobre el anidamiento. A pesar de haber identificado una proporción relativamente alta de las especies en ambos niveles, las curvas de acumulación indican que aún quedan por detectar más del 50% de las relaciones interespecíficas. Esto puede ser consecuencia de un muestreo deficiente, pero muy probablemente esté en relación con una sobreestimación del número de interacciones no detectadas a raíz de un predominio de interacciones raras y difíciles de detectar debido a las variaciones de presencia y abundancia de las especies a lo largo del tiempo y el espacio, y al consumo oportunista y la dispersión de tipo cosecha imperfecta que realizan las especies de aves granívoras, insectívoras u omnívoras. Una pequeña proporción de las semillas consumidas por estas especies eventualmente sobrevive y germina, de modo que ocasionalmente las depredadoras se convierten en potenciales dispersoras. Visto de esta manera se entiende por qué el escenario que se presenta comparte algunos rasgos con una red de tipo antagonista. Finalmente, se señala que el anidamiento también podría ser una propiedad sobreestimada por los índices utilizados anteriormente. Un anidamiento poco significativo podría incluso ser característico en las redes de interacción en las cuales no abundan los frugívoros estrictos, dado que ya se ha observado esta tendencia en ambientes templados o subtropicales.

Al analizar los componentes cuantitativos y cualitativos de la dispersión de semillas, se pone en evidencia que este servicio ecosistémico de provisión se relaciona con un complejo conjunto de variables predictivas entre las que se encuentran el índice de abundancia de frutos, la abundancia y riqueza de especies de aves dispersoras y variables asociadas a las modificaciones que ocasiona la ganadería extensiva (porcentaje de cobertura arbustiva, carga ganadera instantánea, altura del pasto, extracción de madera seca para leña y riqueza de especies de plantas leñosas).

Con respecto a los efectos del ensamble de aves, el componente cuantitativo de la dispersión de semillas parece disminuir significativamente en relación con la riqueza de dispersoras. En cuanto al componente cualitativo de la dispersión, la riqueza de especies de semillas dispersadas se relaciona sólo con la abundancia de las aves dispersoras. Es probable que a medida que aumenta la riqueza en el ensamble de dispersoras, comiencen



a aparecer especies de carácter dispersor secundario que, como ya se ha visto, aunque colaboran con la riqueza de semillas dispersadas dentro del bosque no aportan de manera significativa a la abundancia de la lluvia de semillas ya que sólo dispersan ocasionalmente. Estas especies de carácter secundario podrían estar compitiendo con las buenas dispersoras y eventualmente podrían incluso llegar a excluirlas. Por otra parte, al aumentar la abundancia de frugívoros, la exploración de los recursos puede volverse más exhaustiva, permitiendo que mayor cantidad de especies de plantas con frutos carnosos sean localizadas, consumidas y dispersadas.

En concordancia con la tendencia observada en ambientes templados, la abundancia de frutos mostró una amplia variabilidad de un año al otro, entre sitios, estaciones de muestreo y también entre plantas. Esto también podría deberse precisamente a la degradación de los ambientes, que modifica las condiciones locales, la disponibilidad y distribución de los recursos. La abundancia de frutos tuvo una relación positiva con la abundancia y la riqueza del ensamble de aves en general y también con la riqueza de dispersores, pero estuvo relacionada negativamente con el componente cuantitativo del ensamble de dispersoras, indicando que la respuesta podría variar de manera específica. La abundancia de semillas dispersadas, sin embargo, aumentó cuando la abundancia de frutos era mayor. Una posible explicación para esta tendencia es que las aves que consumen frutos tiendan a permanecer poco tiempo sobre las plantas o en los parches con gran cantidad de frutos, ya sea para evitar ser encontrados por sus predadores o porque cuando se alcanza cierta densidad de individuos entran en juego procesos como competencia y territorialidad (Ramos-Robles *et al.*, 2016). Otra posibilidad es que los frugívoros pasen más tiempo alimentándose sobre las plantas con gran cantidad de frutos y, en consecuencia, disminuyan los traslados de un sitio al otro (disminuyendo por ende la posibilidad de ser capturados en las redes de niebla). O bien, que cuando aumenta la disponibilidad de frutos los frugívoros no se concentren sólo en determinadas plantas, sino que se distribuyan homogéneamente y de manera dispersa en todo el parche (también disminuyendo la probabilidad de captura en las redes). Con respecto a esta variable y a raíz de las tendencias percibidas por otros autores, ha quedado en evidencia la necesidad de profundizar el análisis de la abundancia de frutos a distintas escalas para confirmar si la dinámica que se observa a escala de paisaje se expresa de igual manera a escalas menores.

Al describir el área de estudio fueron señalados los impactos antrópicos que ha sufrido el paisaje a lo largo del tiempo y hasta la actualidad. En simultáneo se destacó el hecho de que muy probablemente los relictos de bosque del Espinal hayan subsistido gracias al desarrollo de la ganadería extensiva bajo monte, principal actividad productiva realizada en la región, que les aporta un valor agregado y previene que desaparezcan por avance de la frontera agrícola. Luego se llevó el foco de atención hacia las transformaciones que sufre el bosque exclusivamente en función de los requerimientos de la actividad ganadera, para abordar las posibles relaciones de la misma con el servicio ecosistémico de dispersión de semillas. Al parecer, las variables asociadas a la pérdida de cobertura vegetal y a la carga ganadera se relacionan de distinta manera con los dispersores de semillas, respecto de lo que sucede en el ensamble de aves en general. Los resultados

indican que la disminución de la cobertura arbustiva, la extracción de madera seca para leña y una mayor carga ganadera tienen una relación positiva con la abundancia y la riqueza de las aves dispersoras de semillas. La actividad de alimentación de las especies que consumen frutos podría verse beneficiada en los bosques con ganadería porque al disminuir la cobertura vegetal y ser más abiertos, la localización de los frutos carnosos se torna más fácil. Tal como ocurre en los claros dentro del dosel y a lo largo de los bordes de la cubierta en los bosques templados, el mayor ingreso de luz solar puede generar que la abundancia de frutos se incremente, que la concentración de azúcares sea mayor e, incluso, que los frutos tiendan a madurar antes y su presencia se torne más predecible para las aves a lo largo de la temporada de fructificación y de los años. Dado que los principales dispersores de la red de interacciones son mayormente generalistas y que gran proporción de los frugívoros consumen frutos de manera ocasional u oportuna, complementando su dieta con otros ítems, puede suceder que estas especies se adapten con facilidad a distintos hábitats cuando las fuentes de alimentos importantes desaparecen. Los análisis puntuales acerca de la relación de la ganadería extensiva con el servicio ecosistémico reafirman estos resultados: una mayor carga ganadera, la disminución de la cobertura arbustiva y la extracción de madera seca para leña se relacionan positivamente y de manera significativa con la riqueza de especies de semillas dispersadas.

Si bien las modificaciones en los estratos de la vegetación, la carga ganadera que se maneja y la extracción de madera seca para leña no parecen tener efectos negativos, los resultados coinciden en señalar la importancia de la riqueza de especies de plantas leñosas sobre los componentes cuantitativos y cualitativos del ensamble de aves dispersoras de semillas y para la riqueza de semillas dispersadas. El servicio ecosistémico no parece relacionarse negativamente con las variables estructurales asociadas a las tareas de manejo que refieren al hecho de “abrir y elevar” el bosque reduciendo la cobertura arbórea, arbustiva y los restos de madera seca, pero sí con la disminución de la riqueza específica de la vegetación leñosa, señalándolo como un componente que debería preservarse en las explotaciones ganaderas de este tipo. La dispersión de semillas de frutos carnosos podría verse beneficiada por un desmonte o desbarejado debido al mayor ingreso de luz solar, siempre y cuando la extracción de individuos mantenga la diversidad de plantas de los sitios. La altura del pasto asociada a la intensidad de pastoreo también actuó de manera inversa al resto de las variables vinculadas con la actividad: en los sitios donde el pasto estaba más alto el servicio de dispersión de semillas se vio beneficiado. Esto puede explicarse por el hecho de que los productores asignan mayor carga ganadera en potreros donde el pasto está más alto, pero también pone en duda si la altura del pasto no podría ser un indicador más confiable que la carga ganadera instantánea para referirse a la sustentabilidad de la actividad en relación al manejo del ganado.

Por lo que pudo verse, en el área de trabajo el pastoreo del ganado normalmente tiene lugar en bosques naturales preexistentes compuestos principalmente por especies nativas. Además, al menos en los sitios estudiados, pudo observarse que es raro que se utilice el rolo y no es común que se implanten pasturas exóticas. En líneas generales, los cambios producidos por la ganadería extensiva no parecen perjudicar a las aves dispersoras de

semillas. Por el contrario, la pérdida de cobertura vegetal en los estratos arbóreos y arbustivos que se requiere para abrir y elevar el bosque y permitir que el ganado ingrese y se alimente, parece relacionarse positivamente con la presencia de las dispersoras, su desplazamiento, el consumo de frutos y la dispersión de semillas. Esto se corresponde con lo que ya ha sido manifestado por otros autores acerca del rolado de baja intensidad o de ciertos sistemas agroforestales. Es probable que la degradación tenga un impacto directo sobre el proceso ecosistémico modificando el comportamiento de las aves y no necesariamente implique variaciones concretas en su abundancia relativa o en la riqueza de especies. Tanto las características propias del paisaje (incluyendo la permeabilidad de la matriz), como el modo particular en que las distintas especies lo perciben (de acuerdo a sus comportamientos, requerimientos ecológicos y capacidades para desplazarse), repercuten en la probabilidad de que los individuos exploren, consuman frutos y trasladen las semillas.

Cuando el bosque nativo se gestiona de manera tal que proporciona potenciales hábitats para las especies dispersoras de semillas, eventualmente puede ser pensado como fuente de recursos para la recolonización de la matriz que lo rodea (poniendo atención en las áreas abiertas donde el bosque nativo ha sido reemplazado por cultivos, pastizales o pasturas implantadas). Siguiendo con este razonamiento, se evaluó la efectividad que tienen las perchas artificiales para aves, dado que constituyen una aplicación práctica del servicio ecosistémico en estudio y del concepto teórico de nucleación.

La experiencia a campo indicó que el uso de las perchas artificiales en las áreas que han quedado completamente desprovistas de la vegetación leñosa original produce una lluvia de semillas más abundante y rica en especies, con una apropiada representación de especies leñosas arbóreas. Los resultados del meta-análisis concuerdan con esto: las perchas artificiales se presentan como una práctica capaz de superar el problema que plantea la falta de llegada de semillas de frutos carnosos, promoviendo la sucesión y la regeneración vegetal en áreas deforestadas y/o degradadas dentro de un amplio rango de ecosistemas nativos. La lluvia de semillas debajo de las perchas da lugar a núcleos de reclutamiento con mayor densidad y riqueza de plántulas, que luego pueden expandirse progresivamente. Lo interesante es que en comparación con otras técnicas de restauración, la instalación de perchas artificiales favorece la expresión de los mecanismos de recuperación utilizados por la naturaleza, integrando las áreas en restauración con los remanentes cercanos del paisaje. Por este mismo motivo, es necesario conocer cuáles son las especies con frutos carnosos presentes en el área, evitando instalar perchas en sitios invadidos por exóticas. La factibilidad y el éxito de un proyecto de restauración ecológica requerirá de una cuidadosa evaluación previa de las circunstancias reinantes en el área (e.g. fertilidad de los suelos, tiempo de degradación, proximidad con remanentes del ecosistema nativo, especies involucradas, actores comprometidos). Tanto la experiencia a campo como el meta-análisis coinciden en que esta técnica también conviene en términos prácticos y económicos, ya que es de fácil implementación y requiere menos esfuerzo y costo monetario que otras técnicas de restauración activa como, por ejemplo, la reforestación. Además, algunos autores sugieren la posibilidad y los beneficios de complementar la función de las perchas artificiales con otras técnicas,

lo que permitiría superar múltiples obstáculos posteriores a la llegada de las semillas, disminuyendo la brecha entre el número de semillas dispersadas y plántulas establecidas.

Se estima que los bosques son los sistemas ecológicos terrestres más eficientes para el mantenimiento y la recuperación de la diversidad estructural, específica y funcional, pues son el eje de sistemas de manejo con fines múltiples y de bio-economías bien establecidas (Brandani, 1993; Muñoz, 2003). La protección de los bosques intactos es fundamental por los motivos que ya se conocen bien. A pesar de que a menudo se supone que los bosques degradados tienen poco valor de conservación, su contribución no debería pasarse por alto. Los resultados de esta tesis indican que aún así pueden proporcionar hábitat para numerosas especies de plantas y aves, y que allí tienen lugar importantes interacciones entre las mismas. Por ello, es necesario que se sigan realizando estudios en ecosistemas del mundo real donde se analicen las respuestas de los procesos ecosistémicos a diferentes promotores de cambio, como es el caso de la ganadería extensiva. Las relaciones positivas a neutrales de esta actividad productiva con el servicio ecosistémico de la dispersión de semillas permiten pensar que, si se respetan determinados requisitos técnicos y la intensidad del pastoreo es moderada, los procesos que sustentan la capacidad de regeneración natural de los bosques y sus propiedades estructurales y funcionales pueden mantenerse (e incluso promoverse mediante la utilización de determinadas prácticas). También se precisa una mirada desde el enfoque socio-ecológico y la noción de paisajes integrales para comprender que estos bosques mejoran sustancialmente la vida de las personas que dependen de ellos porque, aunque degradados, son importantes para la provisión de diversos servicios ecosistémicos como por ejemplo, el almacenamiento de carbono y la mitigación del cambio climático. Desestimar su valor y su potencial significa, de manera indirecta, aumentar las posibilidades de su conversión a otros usos, como agricultura o plantaciones forestales de especies exóticas. En este trabajo se aportan conocimientos ecológicos que enriquecen las bases para promover una valoración integral del servicio ecosistémico de dispersión de semillas y guiar la apropiada conservación, el manejo, la regeneración natural y la restauración de los bosques nativos en el Espinal de la provincia de Entre Ríos.

## Bibliografía

Aalders, L. E., Hall, I. V. y Forsyth, F. R. (1969) Effects of partial defoliation and light intensity on fruit-set and berry development in the lowbush blueberry, *Proceedings of the American Society of Horticultural Science*, 17, pp. 125-129.

Abraham de Noir, F. y Bravo, S. (2014) *Frutos de leñosas nativas de Argentina*. 1ª ed. Santiago del Estero: Universidad Nacional de Santiago del Estero - Facultad de Ciencias Forestales.

Abraham de Noir, F., Bravo, S. y Abdala, R. (2002) Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano, *Quebracho*, 9, pp. 140-150.

Aceñolaza, P. G. (2000) Variabilidad estructural de una comunidad forestal sobre suelos vérticos de la provincia de Entre Ríos, *Revista de la Facultad de Agronomía.*, 20, pp. 123-130.

Aerts, R. (1997) Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship, *Oikos*, 79, pp. 439-449.

Aguilar, R. *et al.* (2009) Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados, en Medel, R., Aizen, M. A., y Zamora, R. (eds.) *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Santiago de Chile: Editorial Universitaria, pp. 198-230.

Aide, T. M. y Cavelier, J. (1994) Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, *Restoration Ecology*, 2(4), pp. 219-229.

Alarcón, R., Waser, N. y Ollerton, J. (2008) Year-to-year variation in the topology of a plant–pollinator interaction network, *Oikos*, 117, pp. 1796-1807.

Albanesi, A. *et al.* (2013) Rolado selectivo de baja intensidad (RBI) y sistemas silvopastoriles de la región chaqueña, en Albanesi, A. *et al.* (eds.) *Hacia la construcción del desarrollo agropecuario y agroindustrial. De la FAyA al NOA*. Tucumán: Ediciones Magna, pp. 147-174.

Albanesi, S., Dardanelli, S. y Bellis, L. M. (2014) Effects of fire disturbance on bird communities and species of mountain serrano forest in central Argentina, *Journal for Restoration*, 19, pp. 105-114.

Albert, R., Jeong, H. y Barabási, A. L. (2000) Error and attack tolerance of complex networks, *Nature*, 406, pp. 378-382.

Alcamo, J. (2003) *Ecosystems and human well-being : a framework for assessment /Millennium Ecosystem Assessment*. Washington, DC: Island Press.

Alcántara, J. M. *et al.* (1997) Habitat alteration and plant intra-specific competition for seed dispersers. An example with *Olea europaea* var. *sylvestris*, *Oikos*, 79, pp. 291–300.

Almeida-Neto, M. *et al.* (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems : reconciling concept and measurement, *Oikos*, 117, pp. 1227-1239.

- Almeida-Neto, M., Guimarães, P. R. y Lewinsohn, T. (2007) On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and antinestedness, *Oikos*, 116, pp. 716-722.
- Altesor, A. *et al.* (2011) Servicios ecosistémicos: un marco conceptual en construcción. Aspectos conceptuales y operativos, en Lathera, P., Jobbagy, E., y Paruelo, J. (eds.) *Valoración de los servicios ecosistémicos: conceptos, herramientas y aplicaciones para el ordenamiento territorial*. Buenos Aires: INTA, pp. 645-658.
- Alzugaray, C. y Carnevale, N. (2009) *Libro de semillas de especies leñosas autóctonas*. 1ª ed.
- Amico, G. C. y Aizen, M. A. (2005) Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica Austral: ¿quién dispersa a quién?, *Ecología Austral*, 15, pp. 89-100.
- Anderson, W. B. y Polis, G. A. (1999) Nutrient fluxes from water to land: seabirds affect plant nutrient status on Gulf of California Islands, *Oecologia*, 118(3), pp. 324-332.
- Angermeier, P. L. y Karr, J. R. (1993) Biological integrity versus biological diversity as policy directive, *BioScience*, 44(10), pp. 690-697.
- Armesto, J. J. *et al.* (2001) Seed rain of fleshy and dry propagules in different habitats in the temperate rainforests of Chiloe Island, Chile, *Austral Ecology*, 26(4), pp. 311-320.
- Arturi, M. (2006) Situación ambiental en la Ecorregión Espinal, en *La situación ambiental argentina 2005*, pp. 241-260.
- Assunção, L. G. (2006) *Poleiros secos como modelo de nucleação em projetos de restauração de áreas degradadas*. Universidade Regional de Blumenau- Santa Catarina-Brasil.
- Atmar, W. y Patterson, B. D. (1993) The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat, *Oecologia*, 96, pp. 373-382.
- Van Bael, S. A., Brawn, J. D. y Robinson, S. K. (2003) Birds defend trees from herbivores in a Neotropical forest canopy, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(14), pp. 8304-8307.
- Bailey, D. (1995) Daily selection of feeding areas by cattle in homogeneous and heterogeneous environments, *Applied Animal Behaviour Science*, 45, pp. 183-200.
- Barnea, A., Yom-Tov, Y. y Friedman, J. (1992) Effect of frugivorous birds on seed dispersal and germination of multi seeded fruits, *Acta Oecologica*, pp. 209-219.
- Barnes, M. *et al.* (2008) Paddock size and stocking density affect spatial heterogeneity of grazing, *Rangeland Ecology and Management*, 61, pp. 380-388.
- Bascompte, J. *et al.* (2003) The nested assembly of plant – animal mutualistic networks, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(16), pp. 9383-9387.
- Bascompte, J. (2009) Disentangling the web of life, *Science*, 325, pp. 416-419.

- Bascompte, J. y Jordano, P. (2006) The structure of plant-animal mutualistic networks, en Pascual, M. y Dunne, J. (eds.) *Ecological networks*. Oxford, US: Oxford University Press, pp. 143-159.
- Bascompte, J., Jordano, P. y Olesen, J. M. (2006) *Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance*, *Science*.
- Basler, A. B., Müller, E. S. y Petry, M. V. (2009) Frugivory by birds in *Myrsine coriacea* (Myrsinaceae) inhabiting fragments of mixed Araucaria Forest in the Aparados da Serra National Park, RS, Brazil, *Revista Brasileira de Ornitologia*, 17(2), pp. 113-120.
- Beltzer, A. H. (1988) Biología alimentaria del Tordo Mulato *Molothrus badius badius* (Aves: Icteridae) en el valle aluvial del Río Paraná Medio, Argentina, *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 19, pp. 113-121.
- Beltzer, A. H. et al. (1999) Biología alimentaria del pepitero de collar *Saltator aurantiirostris* (aves: emberizidae) en el valle de inundación del Río Paraná (Argentina), *Anales de Biología*, 22, pp. 51-60.
- Beltzer, A. H. et al. (2004) Feeding ecology of the Grayish Saltator *Saltator coerulescens* (Aves: Emberizidae) in the Parana River floodplain (Argentina), *Orsis*, 19, pp. 91-99.
- Bengtsson, J. et al. (2003) Reserves, resilience and dynamic landscapes., *Ambio*, 32(6), pp. 389-396.
- Berduc, A. (2004) *Diagnostico y planificación de estrategia de manejo y control de leñosas exóticas en el Parque Escolar Rural "Enrique Berduc"*. Paraná, Entre Ríos.
- Berduc, A. et al. (2010) Lista actualizada y análisis preliminar del uso de hábitat de medianos y grandes mamíferos en un área natural protegida del Espinal con invasión de leñosas, Entre Ríos, Argentina, *Revista FABICIB*, 14, pp. 9-27.
- Bersier, L. F., Banasek-Richter, C. y Cattin, M. F. (2002) Quantitative descriptors of food-web matrices, *Ecology*, 83, pp. 2394-2407.
- Bevilacqua Marcuzzo, S. et al. (2013) Comparação da eficácia de técnicas de nucleação para restauração de área degradada no Sul do Brasil, *Floresta*, 43(1), pp. 39-48.
- Blake, J. G. y Hoppes, W. G. (1986) Influence of resource abundance on use of tree-fall gaps by birds in a isolated woodlot, *The Auk*, 103, pp. 328-340.
- Blendinger, P. G. et al. (2012) Fine-tuning the fruit-tracking hypothesis : spatiotemporal links between fruit availability and fruit consumption by birds in Andean Mountain Forests, *Journal of Animal Ecology*, 81, pp. 1298-1310.
- Blendinger, P. G. et al. (2015) Scale-dependent spatial match between fruits and fruit-eating birds during the breeding season in Yungas Andean Forests, *Biotropica*, 0(0), pp. 1-10.
- Blendinger, P. G. y Villegas, M. (2011) Crop size is more important than neighborhood fruit abundance for fruit removal of *Eugenia uniflora* (Myrtaceae) by birds, *Plant Ecology*, 212, pp. 889-899.

- Blüthgen, N. *et al.* (2008) What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits?, *Ecology*, 89, pp. 3387–3399.
- Blüthgen, N. (2010) Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide, *Basic and Applied Ecology*, 11, pp. 185-195.
- Blüthgen, N., Menzel, F. y Blüthgen, N. (2006) Measuring specialization in species interaction networks, *BMC Ecology*, 6(9).
- Bocchese, R. A. *et al.* (2008) Chuva de sementes e estabelecimento de plântulas a partir da utilização de árvores isoladas e poleiros artificiais por aves dispersoras de sementes, em área de Cerrado, Mato Grosso do Sul, Brasil, *Revista Brasileira de Ornitologia*, 16(3), pp. 207-213.
- Borenstein, M., Hedges, L. y Higgins, J. (2009) Comprehensive Meta-Analysis, versión 2.2.064.
- Borgmann, K. L. *et al.* (2004) Wintering yellow-rumped warblers (*Dendroica coronata*) track manipulated abundance of *Myrica cerifera* fruits, *Auk*, 121, pp. 74–87.
- Bortoluzzi, A., Aceñolaza, P. y Aceñolaza, F. G. (2008) Caracterización ambiental de la Cuenca del Arroyo las Conchas, provincia de Entre Ríos, *Instituto Superior de Correlación Geológica (Insugeo)*, Misc. 17, pp. 219-230.
- Boyd, J. y Banzhaf, S. (2007) What are ecosystem services? The need for standardized environmental accounting units, *Ecological Economics*, 63(2-3), pp. 616-626.
- Breitbach, N. *et al.* (2010) Bird diversity and seed dispersal along a human land-use gradient: high seed removal in structurally simple farmland, *Oecologia*, 162(4), pp. 965-976.
- Brewer, D. y Marks, J. S. (2018) Amazonian Grey Saltator (*Saltator coerulescens*), en del Hoyo, J. *et al.* (eds.) *Handbook of the Birds of the World Alive*. Barcelona, Spain: Lynx Edicions.
- Brown, A. *et al.* (2006) *La Situación Ambiental Argentina 2005*. Editado por A. Brown *et al.* Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Brown, J. S. y Kotler, B. P. (2004) Hazardous duty pay and the foraging cost of predation, *Ecology Letters*, 7, pp. 999-1014.
- Bryce, S. A., Hughes, R. M. y Kaufmann, P. R. (2002) Development of a bird integrity index: Using bird assemblages as indicators of riparian condition, *Environmental Management*, 30(2), pp. 294-310.
- Burgos, E. *et al.* (2007) Why nestedness in mutualistic networks ?, *Journal of Theoretical Biology*, 249, pp. 307-313.
- Burkart, A. (1969) *Flora ilustrada de Entre Ríos*. Buenos Aires: Col. Cient. INTA.
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. (2002) *Model selection and multi-model inference: A practical-theoretical approach*. 2<sup>nd</sup> ed. Springer-Verlag.



- Burrows, C. J. (1994) Fruit, seeds, birds and the forests of Banks Peninsula, *New Zealand Natural Sciences*, 21, pp. 87-108.
- Cabrera, A. L. (1976) *Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, Tomo II, Fascículo I*. Buenos Aires: ACME.
- Campanhã Bechara, F. *et al.* (2007) Unidades demonstrativas de restauração ecológica através de técnicas nucleadoras de biodiversidade, *Revista Brasileira de Biociências*, 5(1), pp. 9-11.
- Camperi, A. R. (1992) Estudio de una colección de aves de la provincia de Entre Ríos, *Hornero*, 13, pp. 225-229.
- Canevari, M. *et al.* (1991) *Nueva guía de las aves argentinas*. Buenos Aires: Fundación Acindar.
- Cardoso da Silva, J. M., Uhl, C. y Murray, G. (1996) Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned amazonian pastures, *Conservation Biology*, 10(2), pp. 491-503.
- Carlo, T. A. y Morales, J. M. (2008) Inequalities in fruit-removal and seed dispersal: consequences of bird behaviour, neighbourhood density and landscape aggregation, *Journal of Ecology*, 96, pp. 609-618.
- Carlo, T. A. y Morales, J. M. (2016) Generalist birds promote tropical forest regeneration and increase plant diversity via rare-biased seed dispersal, *Ecology*, 97(7), pp. 1819-1831.
- Carlo, T. A. y Yang, S. (2011) Network models of frugivory and seed dispersal: Challenges and opportunities, *Acta Oecologica*, 37, pp. 619-624.
- Carmona, M. R. *et al.* (2010) Estación Biológica Senda Darwin : Investigación ecológica de largo plazo en la interfase ciencia-sociedad, *Revista Chilena de Historia Natural*, 83, pp. 113-142.
- Caziani, S. M. (1996) *Interacción plantas-aves dispersoras de semillas en un bosque chaqueño semiariado*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- Chacoff, N. P. *et al.* (2012) Evaluating sampling completeness in a desert plant – pollinator network, *Journal of Animal Ecology*, 81, pp. 190-200.
- Chao, A. (2005) Species richness estimation, en Balakrishnan, N., Read, C. B., y Vidakovic, B. (eds.) *Encyclopedia of Statistical Sciences*. New York: Wiley, pp. 7907–7916.
- Chao, A. *et al.* (2009) Sufficient sampling for asymptotic minimum species richness estimators, *Ecology*, 90, pp. 1125–1133.
- Chazdon *et al.*, (2016) When is a forest a forest? Forest concepts and definitions in the era of forest and landscape restoration, *Ambio*, 45, pp. 538–550.
- Chillo, V. y Ojeda, R. (2014) Disentangling ecosystem responses to livestock grazing in drylands, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 197, pp. 271-277.

- Chimera, C. G. y Drake, D. R. (2010) Patterns of seed dispersal and dispersal failure in a hawaiian dry forest having only introduced birds, *Biotropica*, 42(4), pp. 493-502.
- Cingolani, A. M. *et al.* (2002) A landscape-scale model for optimal management of sheep grazing in the Magellanic Steppe, *Applied Vegetation Science*, (1983), pp. 159-166.
- Clark, D. A. y Clark, D. B. (1984) Spacing dynamics of a Tropical Rain Forest tree : Evaluation of the Janzen-Connell model, *The American Naturalist*, 124(6), pp. 769-788.
- Coates-Estrada, R. y Estrada, A. (1986) Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico, *Journal of Tropical Ecology*, 2, pp. 349-357.
- Codesido, M. *et al.* (2009) Responses of a bird assemblage to manual shrub removal in a Chaco Subtropical Semiarid Forest, Argentina, *Ornitología Neotropical*, 20, pp. 47-60.
- Codesido, M. y Bilenca, D. (2004) Variación estacional de un ensamble de aves en un Bosque Subtropical Semiarido del Chaco Argentino, *Biotropica*, 36(4), pp. 544-554.
- Codesido, M. y Bilenca, D. (2011) Los pastizales y el servicio de soporte de la biodiversidad: respuesta de la riqueza de aves terrestres a los usos de la tierra en la provincia de Buenos Aires, en Laterra, P., Jobbagy, E., y Paruelo, J. (eds.) *Valoración de los servicios ecosistémicos: conceptos, herramientas y aplicaciones para el ordenamiento territorial*. Buenos Aires: INTA, pp. 511-528.
- Cohen, J. (1969) *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*. New York, NY: Academic Press.
- Cohen, J. (1987) *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*. Hillside, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Coirini, R. y Karlin, M. (2011) *Modelos de producción sostenible para la Ecorregión Espinal- Informe técnico en el marco de la consultoría: Manual de buenas prácticas y modelos de producción sostenible- Proyecto manejo sustentable de los recursos naturales*, BIRF 7520. Freiburg, Alemania.
- Colwell, R. K. (2013) EstimateS, Version 9.1: Statistical estimation of species richness and shared species from samples (software and user's guide).
- Colwell, R. K. y Coddington, J. A. (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 345, pp. 101-118.
- Connell, J. H. (1970) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees, en Boer, P. J. den y Gradwell, P. R. (eds.) *Proceedings of the Advanced study Institute on Dynamics of Numbers in Populations*. Oosterbeek, the Netherlands: Wageningen: PUDOC, pp. 298-312.
- Corbin, J. D. y Holl, K. D. (2012) Applied nucleation as a forest restoration strategy, *Forest Ecology and Management*. Elsevier B.V., 265, pp.
- Cordeiro, N. *et al.* (2004) Role of dispersal in the invasion of an exotic tree in an East African submontane forest, *Journal of Tropical Ecology*, 20, pp. 449-457.

- Cordeiro, N. J. *et al.* (2009) Disperser limitation and recruitment of an endemic African tree in a fragmented landscape, *Ecology*, 90, pp. 1030-1041.
- Cordeiro, N. J. y Howe, H. F. (2003) Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(24), pp. 14052-14056.
- Coria, R. D., Coria, O. R. y Kunst, C. R. (2015) Influencia del rolado selectivo de baja intensidad (RBI) sobre las comunidades de aves de bosques del Chaco Occidental, *Ecologia Austral*, 25, pp. 158-171.
- Corlett, R. T. (2005) Interactions between birds, fruit bats and exotic plants in urban Hong Kong, South China, *Urban ecosystems*, 8, pp. 275-283.
- Corlett, R. T. y Hau, B. C. H. (2000) Seed dispersal and forest restoration, *Forest restoration for wildlife conservation*, pp. 317-325.
- Corrêa Côrtes, M. *et al.* (2009) Linking frugivore activity to early recruitment of a bird dispersed tree, *Eugenia umbelliflora* (Myrtaceae) in the Atlantic rainforest, *Austral Ecology*, 34(3), pp. 249-258.
- Costanza, R. *et al.* (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital, *Nature*, 387, pp. 253-260.
- Crampton, L. H. *et al.* (2011) Food abundance determines distribution and density of a frugivorous bird across seasons, *Oikos*, 120, pp. 65-76.
- Crawford, R. J. M. y Shelton, P. A. (1978) Pelagic fish and seabird interrelationships off the coasts of South West and South Africa, *Biological Conservation*, 14(2), pp. 85-109.
- Crawley, M. J. (2007) *The R book*. Chichester, UK: Wiley.
- Croll, D. a *et al.* (2005) Introduced predators transform Subarctic Islands from grassland to tundra, *Science*, 307(5717), pp. 1959-1962.
- Cubiña, A. y Aide, T. M. (2001) The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture, *Biotropica*, 33(2), pp. 260-267.
- Cueto, V. R. (1996) *Relación entre los ensambles de aves y la estructura de la vegetación: Un análisis a tres escalas espaciales*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- Cueto, V. R. y Lopez de Casenave, J. N. (2000) Bird assemblages of protected and exploited coastal woodlands in east-central Argentina, *Wilson Bulletin*, 112, pp. 396-403.
- Daily, G. C., Ehrlich, P. R. y Haddad, N. M. (1993) Double keystone bird in a keystone species complex, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90, pp. 592-594.
- Dardanelli, S., Nores, M. L. y Nores, M. (2006) Minimum area requirements of breeding birds in fragmented woodland of Central Argentina, *Diversity and Distributions*, 12, pp. 687-693.
- Davidar, P. y Morton, E. S. (1996) The relationship between fruit crop sizes and fruit removal rates by birds, *Ecology*, 67, pp. 262-265.

- Debussche, M. y Isenniann, P. (1994) Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation, *Oikos*, 3, pp. 414-426.
- De la Peña, M. R. (2011) Observaciones de campo en la alimentación de las aves, *Biologica*, 13.
- De la Peña, M. R. y Pensiero, J. F. (2003) Contribución de la flora en los hábitos alimentarios de las aves en un bosque del centro de la provincia de Santa Fe, Argentina, *Ornitología Neotropical*, 14, pp. 499-513.
- De la Peña, M. R. y Pensiero, J. F. (2017) *Las plantas como recurso alimenticio de las aves*. 1a ed. Santa Fe: UNL, Ediciones.
- Denslow, J., Levey, D. y Moermond, T. (1987) A synthetic diet for fruit-eating birds, *Wilson Bull*, 99, pp. 131-135.
- Denslow, J. S., Moermond, T. C. y Levey, D. J. (1986) Spatial components of fruit display in understory trees and shrubs, en Estrada, A. y Fleming, T. H. (eds.) *Frugivory and seed dispersal*. Massachusetts, USA: Dr. W. Junk, Boston, pp. 37-44.
- Devlaeminck, R., Bossuyt, B. y Hermy, M. (2005) Seed dispersal from a forest into adjacent cropland, *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 107(1), pp. 57-64.
- Devoto, M. *et al.* (2012) Understanding and planning ecological restoration of plant-pollinator networks, *Ecology letters*, 15, pp. 319-328.
- Díaz, S. *et al.* (2015) The IPBES Conceptual Framework connecting nature and people, *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 14, pp. 1-16.
- Díaz Vélez, M. C. *et al.* (2015) Movement patterns of frugivorous birds promote functional connectivity among Chaco Serrano Woodland fragments in Argentina, *Biotropica*, pp. 1-9.
- Donald, P. F. y Evans, A. D. (2006) Habitat connectivity and matrix restoration: the wider implications of agri-environment schemes, *Journal of Applied Ecology*, 43(2), pp. 209-218.
- Dorado, J. *et al.* (2011) Rareness and specialization in plant – pollinator networks, *Ecology*, 92(1), pp. 19-25.
- Dormann, C. F. *et al.* (2009) Indices, graphs and null models: Analyzing bipartite ecological networks, *The Open Ecology Journal*, 2, pp. 7-24.
- Dormann, C. F. *et al.* (2017) Visualising bipartite networks and calculating some (ecological) indices. Paquete "*bipartite*", versión 2.08.
- Dosch, J. J., Peterson, C. J. y Haines, B. L. (2007) Seed rain during initial colonization of abandoned pastures in the premontane wet forest zone of southern Costa Rica, *Journal of Tropical Ecology*, 23, pp. 151-159.
- Duncan, R. S. y Chapman, C. A. (1999) Seed dispersal and potencial forest succession in abandoned agriculture in Tropical Africa, *Ecological Applications*, 9(3), pp. 998-1008.

- Duncan, R. S. y Chapman, C. A. (2002) Limitations of animal seed dispersal for enhancing forest succession on degraded lands, en Levey, D., Wesley, S. R., y Galetti, M. (eds.) *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*. CAB International, pp. 437-450.
- Dunne, J. A., Williams, R. J. y Martinez, N. D. (2002) Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance, *Ecology letters*, 5, pp. 558-567.
- Dupont, Y. L., Hansen, D. M. y Olesen, J. M. (2003) Structure of a plant– flower–visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands, *Ecography*, 26, pp. 301–310.
- Duval, S. y Tweedie, R. (2000a) A non-parametric ‘trim and fill’ method of assessing publication bias in meta-analysis, *Journal of the American Statistical Association*, 95, pp. 89-98.
- Duval, S. y Tweedie, R. (2000b) Trim and fill: a simple funnel-plot- based method of testing and adjusting for publication bias in meta-analysis, *Biometrics*, 56, pp. 455–463.
- Elgar, A. T. *et al.* (2014) Overcoming barriers to seedling regeneration during forest restoration on tropical pasture land and the potential value of woody weeds, *Frontiers in Plant Science*, 5(200), pp. 1-10.
- Engel, V. L. y Parrotta, J. A. (2001) An evaluation of direct seeding for reforestation of degraded lands in central Sao Paulo State, Brazil, *Forestry ecology and management*, 152, pp. 169–181.
- Engler, P. *et al.* (2008) *Zonas agroeconómicas homogéneas - Entre Ríos. Descripción ambiental, socioeconómica y productiva*.
- Englund, R. (1993) Fruit removal in *Viburnum opulus*: copious seed predation and sporadic massive seed dispersal in a temperate shrub, *Oikos*, 67, pp. 503–510.
- Eriksson, M. O. G. (1987) Some indicators of freshwater acidification on birds in Sweden, en Gilbertson, M., Elliott, J. E., y Peakall, D. B. (eds.) *The value of birds. ICBP Technical Publication 6*. Norfolk, UK: ICBP, pp. 183-190.
- Eriksson, O. y Ehrlén, J. (1998) Phenological adaptations in fleshy vertebrate-dispersed fruits of temperate plants, *Oikos*, 82(3), pp. 617-621.
- Fandiño, B., Berduc, A. y Beltzer, A. H. (2010) Ensamblajes de aves de bosques nativos y exóticos en la estación reproductiva de un área protegida en el Espinal de Entre Ríos, Argentina, *Ornitología Neotropical*, 21(1), pp. 1-16.
- FAO (2012a) FRA 2015 Terms and Definitions. FRA 2015 Working Paper 180. The Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Roma
- FAO (2012b) FRA 2015 Guide for Country Reporting. FRA 2015 Working Paper 184. The Food and Agricultural Organization of the United Nations (FAO). Roma
- Ferguson, R. N. y Drake, D. R. (1999) Influence of vegetation structure on spatial patterns of seed deposition by birds, *New Zealand Journal of Botany*, 37(4), pp. 671-677.

- Fernández, N. E. (2015) *Huellas del sector forestal argentino: de las Leyes de Indias al Bicentenario*. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, Argentina.
- Figueiredo, R. A., Motta Junior, J. C. y Da Silva Vasconcellos, A. L. (1995) Pollination, seed dispersal, seed germination and establishment of seedlings of *Ficus microcarpa*, Moraceae, in southeastern Brazil, *Brazilian journal of biology*, 55(2), pp. 233-239.
- Finegan, B. (1992) The management potential of neotropical secondary lowland rain forest, *Forest Ecology and Management*, 47, pp. 295-321.
- Fiora, A. (1933) El peso de las aves, *Hornero*, 5, pp. 174- 188.
- Fiora, A. (1934) El peso de las aves, *Hornero*, 5, pp. 353- 365.
- Fischer, J. y Lindenmayer, D. (2002) The conservation value of paddock trees for birds in a variegated landscape in southern New South Wales 2. Paddock trees as stepping stones, *Biodivers Conserv*, 11, pp. 833–849.
- Fischer, J., Lindenmayer, D. B. y Manning, A. D. (2006) Biodiversity , ecosystem function , and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes, *Ecological Environmental*, 4(2), pp. 80-86.
- Fisher, B. *et al.* (2008) Ecosystem services and economic theory: integration for policy-relevant research, *Ecological Applications*, 18(8), pp. 2050–2067.
- Fisher, B., Turner, R. K. y Morling, P. (2009) Defining and classifying ecosystem services for decision making, *Ecological Economics*. Elsevier B.V., 68(3), pp. 643-653.
- Fleming, T. H. (2005) The relationship between species richness of vertebrate mutualists and their food plants in tropical and subtropical communities differs among hemispheres, *Oikos*, 111(3), pp. 556-562.
- Florentine, S. K. y Westbrooke, M. E. (2004) Restoration on abandoned tropical pasturelands-Do we know enough?, *Journal for Nature Conservation*, 12(2), pp. 85-94.
- Fournier, D. *et al.* (2012) AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models, *Optim. Methods Softw*, 27, pp. 233-249.
- Fox, J. y Weisberg, S. (2011) An {R} Companion to Applied Regression, 2<sup>nd</sup> ed, Thousand Oaks CA: Sage. Paquete "car", versión 3.0-2.
- Fraga, R. y Garcia, E. F. J. (2018) Greyish Baywing (*Agelaioides badius*), en del Hoyo, J. *et al.* (eds.) *Handbook of the Birds of the World Alive*. Barcelona, Spain: Lynx Edicions.
- Francisco, M. R. y Galetti, M. (2001) Frugivoria e dispersão de sementes de *Rapanea lancifolia* (Myrsinaceae) por aves numa área de cerrado do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil, *Ararajuba*, 9(1), pp. 13-19.
- Francisco, M. R. y Galetti, M. (2002) Consumo dos frutos de *Davilla rugosa* (Dilleniaceae) por aves numa área de cerrado em São Carlos, Estado de São Paulo, *Ararajuba*, 10(2), pp. 193-198.

- Frenguelli, J. (1941) Rasgos principales de fitogeografía argentina, *Revista del Museo de La Plata - Botánica*, 3, pp. 65-181.
- Galeano, J., Pastor, J. M. y Iriondo, J. (2009) Weighted-Interaction Nestedness Estimator (WINE): A new estimator to calculate over frequency matrices, *Environmental Modelling & Software*, 24 (11), 1342-1346.
- Galetti, M. (2003) Effect of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit colour on the consumption of ornithocoric fruits, *Biological Conservation*, 111, pp. 269–273.
- García, D. *et al.* (2001) Frugivory at *Juniperus communis* depends more on population characteristics than on individual attributes, *Journal of Ecology*, 89, pp. 639-647.
- García, D. y Martínez, D. (2012) Species richness matters for the quality of ecosystem services: a test using seed dispersal by frugivorous birds, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, pp. 3106-3113.
- García, D. y Ortiz-Pulido, R. (2004) Patterns of resource tracking by avian frugivores at multiple spatial scales: two case studies on discordance among scales, *Ecography*, 27, pp. 187-196.
- García, D., Zamora, R. y Amico, G. C. (2010) Birds as suppliers of seed dispersal in temperate ecosystems: Conservation guidelines from real-world landscapes, *Conservation Biology*, 24(4), pp. 1070-1079.
- Gardner, T. A. *et al.* (2009) Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world, *Ecology letters*, 12, pp. 561-582.
- Giménez, E. M., Ayarragaray, M. y Manzano, A. S. (2008) Diversidad y distribución de los reptiles de la provincia de Entre Ríos, Argentina, *Temas de la Biodiversidad del Litoral III -INSUGEO*, Miscelánea, pp. 91-107.
- Gleditsch, J. y Carlo, T. A. (2011) Fruit quantity of invasive shrubs predicts the abundance of common native avian frugivores in central Pennsylvania, *Diversity and Distributions*, 17, pp. 244–253.
- Godoy, J. A. y Jordano, P. (2001) Seed dispersal by animals: Exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites, *Molecular Ecology*, 10(9), pp. 2275-2283.
- Gomes, V. S. D. M. *et al.* (2008) Potential role of frugivorous birds (Passeriformes) on seed dispersal of six plant species in a restinga habitat, southeastern Brazil, *Revista de Biología Tropical*, 56(1), pp. 205-216.
- Gosper, C. R. (2004) Fruit characteristics of invasive bitou bush, *Chrysanthemoides monilifera* (Asteraceae), and a comparison with co-occurring native plant species, *Australian Journal of Botany*, 52, pp. 223–230.
- Gosper, C. y Vivian-Smith, G. (2010) Fruit traits of vertebrate-dispersed alien plants: smaller seeds and more pulp sugar than indigenous species, *Biological Invasions*, pp. 2153–2163.

- Gotelli, N. J. y Graves, G. R. (1996) *Null models in ecology*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Graham, L. L. B. y Page, S. E. (2012) Artificial bird perches for the regeneration of degraded tropical peat swamp forest: A restoration tool with limited potential, *Restoration Ecology*, 20(5), pp. 631-637.
- Green, R. y Dennis, A. (2007) Management implications and conservation, en Dennis, A. *et al.* (eds.) *Seed dispersal: Theory and its application in a changing world*. CAB International.
- Greenberg, R. *et al.* (2000) The impact of avian insectivory on arthropods and leaf damage in some guatemalan coffee plantations, *Ecology*, 81(6), pp. 1750-1755.
- Griscom, H. P. y Ashton, M. S. (2011) Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process, *Forest Ecology and Management*. Elsevier B.V., 261(10), pp. 1564-1579.
- Guedes, M. C., Melo, V. A. y Griffith, J. J. (1997) Uso de poleiros artificiais e ilhas de vegetação por aves dispersoras de sementes, *Ararajuba*, 5(2), pp. 229-232.
- Guevara, S. *et al.* (1992) Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures, *Journal of Vegetation Science*, 3(5), pp. 655-664.
- Guevara, S., Purata, S. y Van der Maarel, E. (1986) The role of remnant forest trees in tropical secondary succession, *Vegetatio*, 66(2), pp. 77-84.
- Guidetti, B. Y. *et al.* (2016) Artificial perches promote vegetation restoration, *Plant Ecology*, 217(7), pp. 935-942.
- Guimarães, P. R. (2006) Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks, *Proceedings of the Royal Society London*, 273, pp. 2041-2047.
- Guimarães, P. R., Galetti, M. y Jordano, P. (2008) Seed dispersal anachronisms: Rethinking the fruits extinct megafauna ate, *PLoS ONE*, 3(3).
- Guitián, J. *et al.* (1992) Spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and frugivorous birds, *Oikos*, 63, pp. 125-130.
- Guitián, J. *et al.* (1994) Frugivory and seed dispersal by redwings *Turdus iliacus* in Southwest Iceland, *Ecography*, 17, pp. 314-320.
- Guitián, J. y Munilla, I. (2008) Resource tracking by avian frugivores in mountain habitats of northern Spain, *Oikos*, 117(2), pp. 265-272.
- Hansen, D. M. y Galetti, M. (2009) Ecology: The forgotten megafauna, *Science*, 324(5923), pp. 42-43.
- Hanya, G. (2005) Comparisons of dispersal success between the species fruiting prior to and those at the peak of migrant frugivore abundance, *Plant Ecology*, 181, pp. 167-177.
- Hardwick, K. *et al.* (2004) Research needs for restoring seasonal tropical forests in Thailand: accelerated natural regeneration, *New Forests*, 27(3), pp. 285-302.



- Harper, J. L. (1977) *Population biology of plants*. London, UK: Academic Press.
- Harvey, E. *et al.* (2017) Bridging ecology and conservation: from ecological networks to ecosystem function, *Journal of Applied Ecology*, 54(2), pp. 371-379.
- Hedges, L. (1981) Distribution theory for Glass's estimator of effect size and related estimators, *Journal of Educational Statistics*, 6, pp. 107-128.
- Heelemann, S. *et al.* (2012) Pioneers and perches-promising restoration methods for degraded renosterveld habitats?, *Restoration Ecology*, 20(1), pp. 18-23.
- Heine, J. C. y Speir, T. W. (1989) Ornithogenic soils of the Cape Bird Adelie penguin rookeries, Antarctica, *Polar Biology*, 10, pp. 89-100.
- Herrera, C. M. (1982) Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers, *Ecology*, 63, pp. 773-785.
- Herrera, C. M. (1984) A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in mediterranean scrublands, *Ecological Monographs*, 54(1), pp. 1-23.
- Herrera, C. M. (1988) Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage, *Biological Journal of the Linnean Society*, 35, pp. 95-125.
- Herrera, C. M. (1998) Long-term dynamics of mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12 year study, *Ecological Monographs*, 68(4), pp. 511-538.
- Herrera, C. M. (2002) Seed dispersal by vertebrates, en Herrera, C. M. y Pellmyr, O. (eds.) *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. Oxford: Blackwell Science, pp. 185-208.
- Herrera, J. M. y García, D. (2009) The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: being alone is not always so sad, *Biological Conservation*, 142, pp. 149-158.
- Herrera, J. M. y García, D. (2010) Effects of forest fragmentation on seed dispersal and seedling establishment in ornithochorous trees., *Conservation biology*, 24(4), pp. 1089-98.
- Hilty, S. (2019) Sayaca Tanager (*Tangara sayaca*), en del Hoyo, J. *et al.* (eds.) *Handbook of the Birds of the World Alive*. Barcelona, Spain: Lynx Edicions.
- Hinman, S. E., Brewer, J. S. y Ashley, S. W. (2008) Shrub seedling establishment is limited by dispersal, slow growth, and fire in two wet pine savannahs in Mississippi, *Natural Areas Journal*, 28(1), pp. 37-43.
- Hobbs, R. J. *et al.* (2006) Novel ecosystems: Theoretical and management aspects of the new ecological world order, *Global Ecology and Biogeography*, 15(1), pp. 1-7.
- Holl, K. D. (1998) Do bird perching structures elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture?, *Restoration Ecology*, 6(3), pp. 253-261.
- Holl, K. D. (1999) Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil, *Biotropica*, 31, pp. 229-242.

- Holl, K. D. *et al.* (2000) Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment, *Restoration Ecology*, 8(4), pp. 339-349.
- Holl, K. D. y Aide, T. M. (2010) When and where to actively restore ecosystems?, *Forest Ecology and Management*. Elsevier B.V., 261(10), pp. 1558-1563.
- Holmberg, H. J. (1898) La flora de la Republica Argentina, en *2º Censo de la República Argentina*, pp. 385-474.
- Hooper, D. U. *et al.* (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledged, *Ecological Monographs*, 75(1), pp. 3-35.
- Horlent, N., Juárez, M. C. y Arturi, M. (2003) Incidencia de la estructura del paisaje sobre la composición de especies de aves de los talares del noreste de la provincia de Buenos Aires, *Ecologia Austral*, 13, pp. 173-182.
- Houston, D. C. (1994) Family Cathartidae (New World Vultures), en Del Hoyo, J., Elliott, A., y Sargatal, J. (eds.) *Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. New World Vultures to Guineafowl*. Barcelona, Spain: Lynx Edicions, pp. 24-41.
- Howe, H. F. (1993) Specialized and generalized dispersal systems: where does ' the paradigm ' stand?, *Vegetatio*, 107/108, pp. 3-13.
- Howe, H. F. y Miriti, M. N. (2004) When seed dispersal matters, *BioScience*, 54(7), pp. 651-660.
- Howe, H. F. y Smallwood, J. (1982) Ecology of seed dispersal, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), pp. 201-228.
- Hulme, P. E. (2002) Seed-eaters: seed dispersal, destruction and demography, en Levey, D. J., Silva, W. R., y Galetti, M. (eds.) *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*. CABI Publ., pp. 257-274.
- Iglesias, A. L. (2015) *Dinámica de invasión de plantas con frutos carnosos dispersadas por aves en el noroeste de la Patagonia*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional del Comahue.
- Ims, R. A. y Andreassen, H. P. (2000) Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds, *Nature*, 408, pp. 194-196.
- Ingle, N. R. (2003) Seed dispersal by wind, birds, and bats between Philippine montane rainforest and successional vegetation, *Oecologia*, 134(2), pp. 251-261.
- INTA (1984) *Plan mapa de suelos de la provincia de Entre Ríos. Suelos y erosión de la provincia de Entre Ríos. Vol. I. (Serie: Relevamiento de recursos naturales)*. 3ra ed. INTA.
- Jacobs, S. *et al.*, (2016) A new valuation school: Integrating diverse values of nature in resource and land use decisions, *Ecosystem Services*, 22, pp. 213–220.
- Janzen, D. H. (1970) Herbivores and the number of tree species in Tropical Forests, *The American Naturalist*, 104(940), pp. 501-528.

- Jeong, H. *et al.* (2000) The large-scale organization of metabolic networks, *Nature*, 407, pp. 651–654.
- Johnson, B. G. y Zuleta, G. A. (2013) Land-use land-cover change and ecosystem loss in the Espinal Ecoregion, Argentina, *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Elsevier B.V., 181, pp. 31-40.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. y Shachak, M. (1994) Organisms as ecosystem engineers, *Oikos*, 69, pp. 373-386.
- Jordano, P. (1987) Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence, asymmetries, and coevolution, *American Naturalist*, 129(5), pp. 657-677.
- Jordano, P. (1994) Spatial and temporal variation in the avian- frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences, *Oikos*, 71, pp. 479–491.
- Jordano, P. (2000) Fruits and frugivory, en Fenner, M. (ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2nd ed. Wallingford, UK: CABI Publ., pp. 125-166.
- Jordano, P. *et al.* (2006) Ligando frugivoria e dispersão de sementes à biologia da conservação, en Duarte, C. F., Bergallo, H. G., y Dos Santos, M. A. (eds.) *Biologia da conservação: essências*. São Paulo, Brasil: Editorial Rima, pp. 411-436.
- Jordano, P., Bascompte, J. y Olesen, J. M. (2003) Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions, *Ecology letters*, 6, pp. 69-81.
- Jordano, P. y Schupp, E. W. (2000) Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*, *Ecological Monographs*, 70(4), pp. 591-615.
- Jordano, P., Vázquez, D. P. y Bascompte, J. (2009) Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal, en Medel, R., Aizen, M., y Zamora, R. (eds.) *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Santiago de Chile: Editorial Universitaria.
- Jozami, J. y Muñoz, J. de D. (1984) *Arboles y arbustos indígenas de la provincia de Entre Ríos*. 3ra ed. Santa Fe: IPNAYS (CONICET- UNL).
- Kaiser-Bunbury, C. N., Mougil, J; Whittington, A. E, Valentin, T., Gabriel, R., Olesen, J.M., y Blüthgen, N. (2017) Ecosystem restoration strengthens pollination network resilience and function, *Nature*, 542(7640), pp. 223-227.
- Karlin, U. y Bernasconi, J. (2005) *Área tecnologías tradicionales. Informe técnico del Proyecto de bosques nativos y su biodiversidad*.
- Kates, R. W., Parris, T. M. y Leiserowitz, A. A. (2005) What is sustainable development? Goals, indicators, values, and practice, *Environment*, 47(3), pp. 8-21.
- Kirika, J. M., Farwig, N. y Böhning-Gaese, K. (2008) Effects of local disturbance of tropical forests on frugivores and seed removal of a small-seeded afrotropical tree, *Conservation Biology*, 22(2), pp. 318-328.

- Kissling, W., Rahbek, C. y Böhning-Gaese, K. (2007) Food plant diversity as broad- scale determinant of avian frugivore richness, *Proceedings of the Royal Society London B Biol Sci*, 274, pp. 799–808.
- Kohler, F. *et al.* (2006) Spatial and seasonal patterns of cattle habitat use in a mountain wooded pasture, *Landscape Ecology*, 21(2), pp. 281-295.
- Kunst, C., Ledesma, R. y Navall, M. (eds.) (2008) *Rolado selectivo de baja intensidad. Resultados 1997-2007 de investigación aplicada, experimentación adaptativa y transferencia en: interacción suelos – vegetación herbácea y leñosa e integración entre ganadería y actividad forestal.*
- Laska, M. S. y Stiles, E. W. (1994) Effects of fruit crop size on the intensity of fruit removal in *Viburnum prunifolium* (Caprifoliaceae), *Oikos*, 69, pp. 199-202.
- Lawton, J. H. y May, R. M. (eds.) (1995) *Extinction rates*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Lefevre, K. L. y Rodd, F. H. (2009) How human disturbance of tropical rainforest can influence avian fruit removal, *Oikos*, 118, pp. 1405-1415.
- Lehouck, V. *et al.* (2009) Habitat disturbance reduces seed dispersal of a forest interior tree in a fragmented African cloud forest, *Oikos*, 118(7), pp. 1023-1034.
- Levey, D. J. (1987) Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores, *The American Naturalist*, 129(4), pp. 471-485.
- Levey, D. J. (1988) Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants, *Ecology*, 69(4), pp. 1076-1089.
- Levey, D. J., Moermond, T. C. y Denslow, J. (1994) Frugivory: An overview, en Mc Dade, L. A. *et al.* (eds.) *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago Press.
- Lewinsohn, T. M. *et al.* (2006) Structure in plant–animal interaction assemblages, *Oikos*, 113, pp. 174-184.
- Lewis, P. *et al.* (2009) Woody vegetation structure and composition of the last relicts of Espinal vegetation in subtropical Argentina, *Biodiversity and Conservation*, 18, pp. 3615–3628.
- Lewis, P. y Collantes, M. B. (1973) El Espinal Periestépico, *Ciencia e Investigación*, 29, pp. 360-377.
- Lewis, P., Prado, D. y Barberis, I. (2006) Los remanentes de bosques del Espinal en la provincia de Córdoba, en Brown, A. *et al.* (eds.) *La situación ambiental argentina 2005*. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre Argentina, pp. 254-257.
- Logan, M. (2010) *Biostatistical Design and Analysis Using R*.
- Loiselle, B. A. y Blake, J. G. (1991) Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica, *Ecology*, 72, pp. 180-193.

- Lopez de Casenave, J. N. *et al.* (1998) Responses of avian assemblages to a natural edge in a Chaco semiarid forest in Argentina, *The Auk*, 115(2), pp. 425-435.
- Lopez de Casenave, J. N. (2001) *Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del Desierto del Monte*. Universidad de Buenos Aires.
- Lwanga, J. S. (2003) Forest succession in Kibale National Park, Uganda: implications for forest restoration and management, *Afr. J. Ecol.*, 41, pp. 9-22.
- Macchi, L. *et al.* (2013) Trade-offs between land use intensity and avian biodiversity in the dry Chaco of Argentina: A tale of two gradients, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 174, pp. 11-20.
- Magnusson, A. *et al.* (2016) glmmTMB: Generalized linear mixed models using Template Model Builder. Paquete "*glmmTMB*", versión 0.2.0.
- Main, A. (1992) The role of diversity in ecosystem function: an overview, en Hobbs, R. J. (ed.) *Biodiversity of Mediterranean Ecosystems in Australia*. Chipping Norton: Surrey Beatty & Sons Pty Ltd, pp. 77-93.
- Maldonado, F. D., Sione, W. F. y Aceñolaza, P. G. (2012) Mapeo de desmontes en áreas de bosque nativo de la provincia de Entre Ríos, Argentina, *Ambiência Guarapuava (PR)*, 8, pp. 523-532.
- Malizia, L.R. (2001) Seasonal fluctuations of birds, fruits, and flowers in a Subtropical Forest of Argentina, *The Condor*, 103(1), pp. 45-61.
- Malmberg, P. y Willson, M. (1988) Foraging ecology of avian frugivores and some consequences for seed dispersal in an Illinois woodlot, *Condor*, 90, pp. 173-186.
- Marchesini Grassotti dos Santos, M. *et al.* (2011) Chuva de sementes de espécies lenhosas florestais em mosaicos de floresta com Araucária e campos no Sul do Brasil, *Acta Botanica Brasilica*, 25(1), pp. 160-167.
- Marini, M. Â. y Cavalcanti, R. B. (1998) Frugivory by Elaenia flycatchers, *El Hornero*, 15(1), pp. 47-50.
- Marone, L. (1992) Estatus de residencia y categorización trófica de las especies de aves en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán, Mendoza, *El Hornero*, 13(3), pp. 207-210.
- Martín González, A. M., Dalsgaard, B. y Olesen, J. M. (2010) Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks, *Ecological complexity*, 7, pp. 36-43.
- Martínez-Garza, C. y Howe, H. F. (2003) Restoring tropical diversity: Beating the time tax on species loss, *Journal of Applied Ecology*, 40(3), pp. 423-429.
- Martínez, I., García, D. y Obeso, J. R. (2008) Differential seed dispersal patterns generated by a common assemblage of vertebrate frugivores in three fleshy-fruited trees, *Ecoscience*, 15(2), pp. 189-199.
- Mas, A. H. y Dietsch, T. V. (2004) Linking shade coffee certification programs to biodiversity conservation: butterflies and birds in Chiapas, Mexico, *Ecological Applications*, 14, pp. 642-654.

- Mastrangelo, M. E. (2014) *Conservation on the frontier: understanding and influencing how cattle production impacts avian diversity in the Dry Chaco Forest of Argentina*. Victoria University of Wellington.
- Mastrangelo, M. E. *et al.* (2015) Ecosystem services research in contrasting socio-ecological contexts of Argentina: critical assessment and future directions, *Ecosystem Services*, 16, pp. 63-73.
- Mastrangelo, M. E. y Gavin, M. C. (2012) Trade-Offs between cattle production and bird conservation in an agricultural frontier of the Gran Chaco of Argentina, *Conservation Biology*, 26(6), pp. 1040-1051.
- Matteucci, S. D. (2012) Ecorregión Espinal, en Morello, J. *et al.* (eds.) *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*, p. 719.
- Mayor, S. J. *et al.* (2009) Habitat selection at multiple scales, *Ecoscience*, 16, pp. 238-247.
- McCay, T. S., McCay, D. H. y Czajka, J. L. (2008) Deposition of exotic bird-dispersed seeds into three habitats of a fragmented landscape in the northeastern United States, *Plant Ecology*, 203(1), pp. 59-67.
- McClanahan, T. R. y Wolfe, R. W. (1993) Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches, *Conserv. Biol.* 7(2), pp. 279-288.
- McConkey, K. R. *et al.* (2012) Seed dispersal in changing landscapes, *Biological Conservation*. Elsevier Ltd, 146(1), pp. 1-13.
- McDonnell, M. J. y Stiles, E. W. (1983) The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird dispersed plant species, *Oecologia*, 56, pp. 109-116.
- Mckinney, S. T., Fiedler, C. E. y Tomback, D. F. (2009) Invasive pathogen threatens bird-pine mutualism: Implications for sustaining a high-elevation ecosystem, *Ecological Applications*, 19(3), pp. 597-607.
- Melo, V. A. *et al.* (2000) Efeito de poleiros artificiais na dispersao de sementes por aves, *Revista Árvore*, 24(3), pp. 235-240.
- Memmott, J., Waser, N. M. y Price, M. V (2004) Tolerance of pollination networks to species extinctions, *The Royal Society*, 271, pp. 2605-2611.
- Menke, S., Böhning-Gaese, K. y Schleuning, M. (2012) Plant–frugivore networks are less specialized and more robust at forest–farmland edges than in the interior of a tropical forest, *Oikos*, 121, pp. 1553-1566.
- Meyer, J. (1998) Observations on the reproductive biology of *Miconia calvescens* DC (Melastomataceae), an alien invasive tree on the island of Tahiti (South Pacific Ocean), *Biotropica*, 30, pp. 609–624.
- Milesi, F. A. *et al.* (2002) Gremios de manejo como indicadores de las condiciones del ambiente: un estudio de caso con aves y perturbaciones del hábitat en el Monte Central, Argentina, *Ecologia Austral*, 12, pp. 149-161.
- Miller, G. T. (1994) *Ecología y medio ambiente*. México, D.F.: Iberoamérica.

- Moegenburg, S. M. y Levey, D. J. (2003) Do frugivores respond to fruit harvest? An experimental study of short-term responses, *Ecology*, 84, pp. 2600–2612.
- Moermond, T. C. *et al.* (1986) The influence of morphology on fruit choice in neotropical birds, en Estrada, A. y Fleming, T. H. (eds.) *Frugivory and seed dispersal*. Dordrecht: Dr W Junk Publishers, pp. 137-146.
- Mokotjomela, T. M., Musil, C. F. y Esler, K. J. (2013) Do frugivorous birds concentrate their foraging activities on those alien plants with the most abundant and nutritious fruits in the South African Mediterranean-climate region?, *Plant Ecology*, 214, pp. 49-59.
- Mols, C. M. M. y Visser, M. E. (2002) Great Tits can reduce caterpillar damage in apple orchards, *British Ecological Society*, 39(6), pp. 888-899.
- Montaldo, N. H. (1993) Dispersión por aves y éxito reproductivo de dos especies de *Ligustrum* (Oleaceae) en un relicto de selva subtropical en la Argentina, *Revista Chilena de Historia Natural*, 66, pp. 75-85.
- Montaldo, N. H. (2000) Exito reproductivo de plantas ornitócoras en un relicto de selva subtropical en Argentina, *Revista Chilena de Historia Natural*, 73, pp. 511-524.
- Montaldo, N. H. (2005) Aves frugívoras de un relicto de selva subtropical ribereña en Argentina: manipulación de frutos y destino de las semillas, *Hornero*, 20(2), pp.163-172
- Montaño-Centellas, F. A. (2013) Does habitat specificity by frugivorous birds result in uneven seed rain within Bolivian mixed plantations ?, *Ecologia Austral*, 23, pp. 55-61.
- Montenegro, C. *et al.* (2004) *Informe sobre deforestación en Argentina*.
- Montgomery, B. R., Kelly, D. y Ladley, J. J. (2001) Pollinator limitation of seed set in *Fuchsia perscandens* (Onagraceae) on Banks Peninsula, South Island, New Zealand, *New Zealand Journal of Botany*, 39(4), pp. 559-565.
- Moore, L. A. y Willson, M. F. (1982) The effects of microhabitat, spatial distribution, and display size on dispersal of *Lindera benzoin* by avian frugivores, *Canadian Journal of Botany*, 60, pp. 557-560.
- Morales-Castilla, I. *et al.* (2015) Inferring biotic interactions from proxies, *Trends in Ecology & Evolution*, 30, pp. 347–356.
- Moran, E. F. y Brondizio, E. (1994) Integrating amazonian vegetation, land-use, and satellite data, *BioScience*, 44(5), pp. 329-339.
- Mori, A. S., Lertzman, K. P. y Gustafsson, L. (2017) Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: a research agenda for applied forest ecology, *Journal of Applied Ecology*, 54(1), pp. 12-27.
- Mourato, S., Ozdemiroglu, E. y Foster, V. (2000) Evaluating health and environmental impacts of pesticide use: Implications for the design of ecolabels and pesticide taxes, *Environmental Science and Technology*, 34(8), pp. 1456-1461.
- Muñoz, J. de D. *et al.* (2005) Bosques nativos y selvas ribereñas en la provincia de Entre Ríos, *INSUGEO, Miscelánea*, 24, pp. 169-182.

- Murphy, D. J. y Kelly, D. (2001) Scarce or distracted? bellbird (*Anthornis melanura*) foraging and diet in an area inadequate mistletoe pollination, *New Zealand Journal of Ecology*, 25(1), pp. 69-81.
- Murriello, S., Arturi, M. F. y Brown, A. D. (1993) Fenología de las especies arbóreas de los talaes del este de la provincia de Buenos Aires, *Ecologia Austral*, 3, pp. 25-31.
- Muzzachiodi, N. (2007) Lista comentada de las especies de mamíferos de la provincia de Entre Ríos, Argentina, en. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Universidad Maimónides, pp. 23-47.
- Nabhan, G. P. y Buchmann, S. L. (1997) Services provided by pollinators, en Daily, G. C. (ed.) *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Washington, DC: Island Press, pp. 133-150.
- Naeem, S. (1998) Species redundancy and ecosystem reliability, *Conservation Biology*, 12, pp. 39-45.
- Narang, M. L., Rana, R. S. y Prabhakar, M. (2000) Avian species involved in pollination and seed dispersal of some forestry species in Himachal Pradesh, *Journal of the Bombay Natural History Society*, 97, pp. 215-222.
- Narosky, T. y Yzurieta, D. (2010) *Aves de Argentina y Uruguay. Guía de identificación*. Buenos Aires: Vázquez Mazzini.
- Newbold, T. *et al.* (2014) Functional traits, land-use change and the structure of present and future bird communities in tropical forests, *Global Ecology and Biogeography*, 2050, p. n/a-n/a.
- Nielsen, A. y Bascompte, J. (2007) Ecological networks, nestedness and sampling effort, *Journal of Ecology*, 95, pp. 1134-1141.
- Nogales, M. *et al.* (2002) Are predatory birds effective secondary seed dispersers?, *Biological Journal of the Linnean Society*, 75, pp. 345-352.
- Ochoa de Masramón, D. (1979) Contribución al estudio de las aves de San Luis. Tercera Parte, *El Hornero*, 12(1), pp. 59-68.
- Ojeda, R. A., Chillo, V. y Isenrath, G. B. D. (eds.) (2012) *Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina*. SAREM.
- Oksanen, A. J. *et al.* (2017) Community Ecology Package. Paquete "vegan", versión 2.5-1
- Olesen, J. *et al.* (2006) The smallest of all worlds: Pollination networks, *Journal of Theoretical Biology*, 240, pp. 270-276.
- Olesen, J. M. *et al.* (2007) The modularity of pollination networks, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, pp. 19891-19896.
- Ollerton, J. *et al.* (2003) The pollination ecology of an assemblage of grassland asclepiads in South Africa, *Annals of Botany*, 92, pp. 807-834.



- Ortiz-Pulido, R. y Rico-Gray, V. (2006) Seed dispersal of *Bursera fagaroides* (Burseraceae): the effect of linking environmental factors, *Southwestern Naturalist*, 51, pp. 11-21.
- Orwin, R.G., y Boruch, R.F. (1983) RRT meets RDD: statistical strategies for assuring response privacy in telephone surveys, *Public Opinion Quarterly*, 46, pp. 560-571.
- Pacheco, S. y Grau, R. (1997) Fenología de un arbusto del sotobosque y ornitocoria en relación a claros en una selva subtropical de montaña del Noroeste argentino, *Ecología Austral*, 7, pp. 35-41.
- Packer, A. y Clay, K. (2000) Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree, *Nature*, 404(6775), pp. 278-281.
- Pain, D. J. *et al.* (2003) Causes and effects of temporospatial declines of Gyps vultures in Asia, *Conservation Biology*, 17(3), pp. 661-671.
- Palacio, F. X. *et al.* (2017) Bird fruit consumption results from the interaction between fruit-handling behaviour and fruit crop size, *Ethology Ecology and Evolution*, 29(1), pp. 24-37.
- Palacio, F. X., Lacoretz, M. y Ordano, M. (2014) Bird-mediated selection on fruit display traits in *Celtis ehrenbergiana* (Cannabaceae), *Evolutionary Ecology Research*, 16, pp. 51-62.
- Palomo, G., Iribarne, O. y Martínez, M. M. (1999) The effect of migratory seabirds guano on the soft bottom community of a SW Atlantic coastal lagoon, *Bull. Mar. Sci.*, 65, pp. 119-128.
- Pandeya, B. *et al.*, (2016) A comparative analysis of ecosystem services valuation approaches for application at the local scale and in data scarce regions, *Ecosystem Services*, 22, pp. 250–259.
- Parejo, S. H. *et al.* (2013) Tiptoeing between restoration and invasion: seed rain into natural gaps within a highly invaded relic forest in the Azores, *European Journal of Forest Research*, 133(2), pp. 383-390.
- Parodi, L. R. (1945) Las regiones fitogeográficas argentinas y sus relaciones con la industria forestal, en Verdoorn, F. (ed.) *Plants and plant science in Latin America*. New York: The Ronald Press Company, pp. 127-132.
- Pascual, U. *et al.* (2017) Valuing nature's contributions to people: the IPBES approach, *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 26-27, pp. 7-16.
- Pausas, J. G. *et al.* (2006) The role of the perch effect on the nucleation process in Mediterranean semiarid oldfields, *Acta Oecologica*, 29(3), pp. 346-352.
- Peach, W. J. *et al.* (2004) Habitat selection by song thrushes in stable and declining farmland populations, *Journal of Applied Ecology*, 41, pp. 275-293.
- Pejchar, L. *et al.* (2008) Birds as agents of seed dispersal in a human-dominated landscape in southern Costa Rica, *Biological Conservation*, 141(2), pp. 536-544.

- Perfecto, I. *et al.* (2004) Greater predation in shaded coffee farms: the role of resident neotropical birds, *Ecology*, 85(10), pp. 2677-2681.
- Petanidou, T. *et al.* (2008) Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization, *Ecology letters*, 11, pp. 564–575.
- Pizo, M. A. (2004) Frugivory and habitat use by fruit-eating birds in a fragmented landscape of Southeast Brazil, *Ornitología Neotropical*, 15(Suppl.), pp. 117-126.
- Pizo, M. A. y dos Santos, B. T. P. (2010) Frugivory, post-feeding flights of frugivorous birds and the movement of seeds in a Brazilian fragmented landscape, *Biotropica*, 43(3), pp. 335-342.
- Ponce, A. M., Grilli, G. y Galetto, L. (2012) Frugivoría y remoción de frutos ornitócoros en fragmentos del bosque chaqueño de Córdoba (Argentina), *Bosque*, 33(1), pp. 33-41.
- Potschin, M. y Haines-Young, R. (2013) Landscapes, sustainability and the place-based analysis of ecosystem services, *Landscape Ecology*, 28, pp. 1053-1065.
- Power, M. E. *et al.* (1996) Challenges in the quest for key-stones, *BioScience*, 46, pp. 609-620.
- Prakash, V. *et al.* (2003) Catastrophic collapse of Indian white-backed *Gyps bengalensis* and long-billed *Gyps indicus* vulture populations, *Biological Conservation*, 109(4), pp. 381-390.
- Preston, F. W. (1980) Noncanonical distributions of commonness and rarity, *Ecology*, 6, pp. 88-97.
- Proctor, M., Yeo, P. y Lack, A. (1996) *The natural history of pollination*. Portland, Oregon: Timbe Press.
- Quammen, D. (1997) *The song of the dodo: Island biogeography in an age of extinctions*. Carmichael, Canada: Touchstone Books.
- R Development Core Team (2018) R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Disponible en: <http://www.rproject.org/>.
- Ragonese, A. E. (1967) *Vegetación y ganadería en la República Argentina*. Buenos Aires: INTA.
- Reid, J. L. y Holl, K. D. (2013) Arrival  $\neq$  Survival, *Restoration Ecology*, 21(2), pp. 153-155.
- Reid, S. y Armesto, J. J. (2011) Interaction dynamics of avian frugivores and plants in a Chilean Mediterranean shrubland, *Journal of Arid Environments*. Elsevier Ltd, 75(3), pp. 221-230.
- Reis, A. *et al.* (2003) Restauração de áreas degradadas: a nucleação como base para incrementar os processos sucessionais, *Natureza & Conservação*, 1, pp. 28-36.

- Reis, A., Campanhã Bechara, F. y Tres, D. R. (2010) Nucleation in tropical ecological restoration, *Scientia agricola*, 67(2), pp. 129-251.
- Restrepo, C. (1999) Anthropogenic edges, treefall caps, and fruit–frugivore interactions in a neotropical montane forest, *Ecology*, 80, pp. 668-685.
- Rey, P. J. (1995) Spatio-temporal variation in fruit and frugivorous bird abundance in olive orchards, *Ecology*, 76, pp. 1625–1635.
- Rey, P. J. (2011) Preserving frugivorous birds in agro-ecosystems: lessons from Spanish olive orchards, *Journal of Applied Ecology*, 48, pp. 228–237.
- Rey, P. J. y Manzaneda, A. J. (2007) Geographical variation in the determinants of seed dispersal success of a myrmecochorous herb, *Journal of Ecology*, 95(6), pp. 1381-1393.
- Ribichich, A. M. y Protomastro, J. (1998) Woody vegetation structure of xeric forest stands under different edaphic site conditions and disturbance histories in the Biosphere Reserve ‘Parque Costero del Sur’, Argentina, *Plant Ecology*, 139, pp. 189-201.
- Rincón Guarín, D. A. (2005) *Bird perches increase seed dispersal in abandoned pastures at Colombian Andean Forests.*
- Rodriguez-Cabal, M., Aizen, M. A. y Novaro, A. (2007) Habitat fragmentation disrupts a plant-disperser mutualism in the temperate forest of South America, *Biological Conservation*, 139, pp. 195–202.
- Rosenthal, R. (1979) The ‘File drawer problem’ and tolerance for null results, *Psychol. Bull.*, 86, pp. 638-641.
- Roveretto, G. (1914) Studi di Geomorfologia argentina. IV. La Pampa, *Bull. Soc. Geol. Ital.*, 33, pp. 75-128.
- Rusch, V. *et al.* (2017) Ecosystem services to support environmental and socially sustainable decision-making, *Ecología Austral*, 27, pp.162-176.
- Sabattini, J., Sabattini, R. y Ledesma, S. (2015) Caracterización del bosque nativo del centro norte de Entre Ríos (Argentina), *Agrociencia Uruguay*, 19(2), pp. 8-16.
- Sabattini, R. A. (2009<sup>a</sup>) *Informe 1. Zonificación de los bosques nativos en el Departamento La Paz (Entre Ríos) según las categorías de conservación.* Oro Verde, Entre Ríos.
- Sabattini, R. A. (2009<sup>b</sup>) *Informe 3. Zonificación de los bosques nativos en el Departamento Feliciano (Entre Ríos) según las categorías de conservación.* Oro Verde, Entre Ríos.
- Sabattini, R. A., Muzzachiodi, N. y Dorsch, A. F. (2002) *Manual de prácticas de manejo del monte nativo.* Oro Verde, Entre Ríos: U.N.E.R.
- SAGyP y CFA (1995) *El deterioro de las tierras en la República Argentina.* Buenos Aires: Alerta Amarillo.
- Sakai, A. K., Wagner, W. L. y Mehrhoff, L. A. (2002) Patterns of endangerment in the hawaiian flora, *Systematic Biology*, 51(2), pp. 276-302.

- Salvador, S.A. (1988) Datos de peso de aves argentinas, *Hornero*, 13, pp. 78-83.
- Salvador, S.A. (1990) Datos de pesos de aves argentinas. 2, *Hornero*, 13, pp. 169-171.
- Salvador, S. A y Di Giacomo, A.G (2014) Datos de pesos de aves argentinas- Parte 3, *Historia Natural*, 4 (2), pp. 63-88.
- Sallabanks, R. (1993) Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore, *Ecology*, 74(5), pp. 1326-1336.
- Samuels, I. A. y Levey, D. J. (2005) Effects of gut passage on seed germination: do experiments answer the questions they ask?, *Functional Ecology*, 19(2), pp. 365-368.
- Sanchez-Pinero, F. y Polis, G. A. (2000) Bottom-up dynamics of allochthonous input : direct and indirect effects of seabirds on islands, *Ecology*, 81(11), pp. 3117-3132.
- Sanford, M. P., Manley, P. N. y Murphy, D. D. (2008) Effects of urban development on ant communities: implications for ecosystem services and management, *Conservation Biology*, 23, pp. 131– 141.
- Santamaria, L. y Rodriguez-Girones, M. (2007) Linkage rules for plant-pollinator networks: trait complementarity or exploitation barriers?, *PLoS Biology*, 5, pp. 354-362.
- Santos, T., Tellería, J. L. y Virgos, E. (1999) Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape, *Ecography*, 22, pp. 193–204.
- Saracco, J. F., Collazo, J. A. y Groom., M. J. (2004) How do frugivores track resources? Insights from spatial analyses of bird foraging in a tropical forest, *Oecologia*, 139, pp. 235–245.
- Sargent, S. (1990) Neighborhood effects on fruit removal by birds: a field experiment with *Viburnum dentatum* (Caprifoliaceae), *Ecology*, 71, pp. 1289–1298.
- SAyDS (2003) *Alternativas de sustentabilidad del bosque nativo del Espinal. Proyecto Bosques Nativos y Areas Protegidas BIRF 4085 AR. Propuesta técnica y financiera.*
- SAyDS (2006<sup>a</sup>) *Primer inventario nacional de bosques nativos. Segunda etapa. Inventario de campo de la Región Espinal, Distritos Caldén y Ñandubay. Informe regional Espinal. Anexo I. Estado de conservación del Distrito Caldén.* Buenos Aires.
- SAyDS (2006<sup>b</sup>) *Primer inventario nacional de bosques nativos. Segunda etapa. Inventario de campo de la región Espinal, Distritos Caldén y Ñandubay. Informe regional Espinal. Anexo II. Estado de conservación del Distrito Ñandubay.* Buenos Aires.
- SAyDS (2007) *Primer inventario nacional de bosques nativos. Segunda etapa. Inventario de campo de la Región Espinal, Distritos Caldén y Ñandubay. Informe regional Espinal-Segunda etapa.*
- Scarpa, J. (1993) *Ambientalismo productivo. Resúmenes del Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Comisión III. Protección Ambiental y Bosques.*
- Scarpa, L. J. (2013) *Fenología reproductiva de plantas leñosas, nativas y exóticas, e interacciones con visitantes florales en un área protegida en el Espinal de Entre Ríos, Argentina.* Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional del Litoral.

- Scherer, A., Maraschin-Silva, F. y Rios de Moura Baptista, L. (2007) Padrões de interações mutualísticas entre espécies arbóreas e aves frugívoras em uma comunidade de Restinga no Parque Estadual de Itapuã, RS, Brasil, *Acta Botanica Brasilica*, 21(1), pp. 203-212.
- Schlawin, J. R. y Zahawi, R. A. (2008) ‘Nucleating’ succession in recovering neotropical wet forests: The legacy of remnant trees, *Journal of Vegetation Science*, 19(March), pp. 485-492.
- Schorn, L. A. *et al.* (2010) Avaliação de técnicas para indução da regeneração natural em área de preservação permanente sob uso anterior do solo com *Pinus elliottii*, *Floresta*, 40(2), pp. 281-294.
- Schupp, E. W. (1993) Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals, *Vegetatio*, 107/108, pp. 15-29.
- Schupp, E. W., Jordano, P. y Gómez, J. M. (2010) Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review, *New Phytologist*, 188, pp. 333-353.
- Scott, R. *et al.* (2000) The effect of artificial perches and local vegetation on bird-dispersed seed deposition into regenerating sites, en Elliott, S. *et al.* (eds.) *Forest restoration for wildlife conservation*. Chiang Mai, Thailand: Chiang Mai University, pp. 327-337.
- Sekercioglu, C. H. (2006) Old world flycatchers to old world warblers, en del Hoyo, J., Elliott, A., y Christie, D. (eds.) *Handbook of the birds of the world*. BirdLife International.
- Sekercioglu, C. H. (2007) Conservation ecology: Area trumps mobility in fragment bird extinctions, *Current Biology*, 17(8), pp. R283-R286.
- Sekercioglu, C. H. (2012) Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests, agroforests and agricultural areas, *Journal of Ornithology*, 153(S1), pp. 153-161.
- Shiels, A. B. y Walker, L. R. (2003) Bird perches increase forest seeds on Puerto Rican landslides, *Restoration Ecology*, 11(4), pp. 457-465.
- Shoo, L. P. y Catterall, C. P. (2013) Stimulating natural regeneration of Tropical Forest on degraded land: approaches, outcomes, and information gaps, *Restoration Ecology*, 21(6), pp. 670-677.
- Silva, W. R. *et al.* (2002) Patterns of fruit – frugivore bird communities of South-Eastern Brazil: implications for conservation, en Levey, D. J., Silva, W. R., y Galetti, M. (eds.) *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CAB International, pp. 423-435.
- Da Silveira, N. S. *et al.* (2016) Effects of land cover on the movement of frugivorous birds in a heterogeneous landscape, *PLoS ONE*, 11(6), pp. 1-19.
- Simmons, B.I., Sutherland, W.J., Dicks, L.V., Albrecht, J., Farwig, N., García, D., Jordano, P., González-Varo, J. P. (2018) Moving from frugivory to seed dispersal: Incorporating the functional outcomes of interactions in plant–frugivore networks, *Journal of Animal Ecology*, 87, pp. 995–1007.

- Sione, S. M. J. *et al.* (2016) Banco de semillas del suelo en un área de bosques nativos sujeta a cambio en el uso de la tierra (Entre Ríos, Argentina), *Revista Fave, Ciencias Agrarias*, 15(1), pp. 1-17.
- Skaug, H. *et al.* (2013) Generalized Linear Mixed Models using AD Model Builder. Paquete "glmmADMB", versión 0.8.3.3.
- Sloan, S y Sayer, J. A. (2015) Forest Resources Assessment of 2015 shows positive global trends but forest loss and degradation persist in poor tropical countries, *Forest Ecology and Management*, 352, pp. 134-145.
- Slocum, M. G. (2001) How tree species differ as recruitment foci in a tropical pasture, *Ecology*, 82(9), pp. 2547-2559.
- Snow, D. W. (1981) Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey, *Biotropica*, 13(1), pp. 1-14.
- Van Soest, P. (1994) *Nutritional ecology of the ruminant*. USA: Cornell University Press.
- Solbrig, O. T. (1991) *From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity: report of a IUBS-SCOPE-Unesco workshop*. Cambridge, MA (USA): IUBS, UNESCO, ICSU, SCOPE.
- Spiegel, O. y Nathan, R. (2007) Incorporating dispersal distance into the disperser effectiveness framework: frugivorous birds provide complementary dispersal to plants in a patchy environment, *Ecology letters*, 10, pp. 718–728.
- Stang, M. *et al.* (2009) Size-specific interaction patterns and size matching in a plant-pollinator interaction web, *Annals of Botany*, 103, pp. 1459–1469.
- Stanley, M. C. y Lill, A. (2002) Avian fruit consumption and seed dispersal in a temperate Australian woodland, *Austral Ecology*, 27(137-148).
- Stiles, E. W. (1985) On the role of birds in the dynamics of Neotropical forests, en Diamond, A. W. y Lovejoy, T. E. (eds.) *Conservation of tropical forest birds*. Technical. Cambridge, UK: ICBP, pp. 49-59.
- Stiles, E. W. (2000) Animals as seed dispersers, en Fenner, M. (ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2<sup>nd</sup> ed. London, UK: CABI Publ., pp. 111-124.
- Stiles, F. G. (1978) Ecological and evolutionary implications of bird pollination, *American Zoologist*, 18(4), pp. 715-727.
- Stupino, S. ., Arturi, M. y Frangi, J. (2004) Estructura del paisaje y conservación de los bosques de *Celtis tala* Gill ex Planch del NE de la provincia de Buenos Aires, *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata*, 105(2), pp. 37-45.
- Sugihara, G. (1980) Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns, *American Naturalist*, 116, pp. 770-787.
- Tate, K. W. *et al.* (2003) Spatial and temporal patterns of cattle feces deposition on rangeland, *J. Range Manage*, 56, pp. 432–438.
- Tellería, J. L., Ramirez, A. y Pérez-Tris, J. (2008) Fruit tracking between sites and years by birds in Mediterranean wintering grounds, *Ecography*, 31, pp. 381–388.

- Tellería, J. L., Ramírez, Á. y Pérez-Tris, J. (2005) Conservation of seed-dispersing migrant birds in Mediterranean habitats: Shedding light on patterns to preserve processes, *Biological Conservation*, 124(4), pp. 493-502.
- Thompson, J. N. (2005) *The geographic mosaic of coevolution*. University of Chicago Press.
- Thompson, J. N. y Willson, M. F. (1978) Disturbance and the dispersal of fleshy fruits., *Science*, 200, pp. 1161-3.
- Thompson, J. N. y Willson, M. F. (1979) Evolution of temperate fruit/bird interactions: phenological strategies, *Evolution*, 33(3), pp. 973-982.
- Thomsen, K. (2001) Characteristics of a natural forest, en Read, H., Forfang, A.S., Marciaú, R., Paltto, H. (eds.) *Tools for preserving woodland biodiversity*. 1<sup>st</sup> ed. NACONEX Project.
- Toh, I., Gillespie, M. y Lamb, D. (1999) The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded Sub-Tropical rainforest site, *Restoration Ecology*, 7(3), pp. 288-297.
- Tortorelli, L. . (1956) *Maderas y Bosques Argentinos*. ACME.
- Traveset, A., Robertson, A. W. y Rodríguez-Pérez, J. (2007) A review on the role of endozoochory in seed germination, en Dennis, A. (ed.) *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*, pp. 78-103.
- Traveset, A. y Verdú, M. (2002) A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination, en Levey, D. J., Silva, W. R., y Galetti, M. (eds.) *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*. Wallingford, UK: Commonwealth Agricultural Bureau International Publishing, pp. 339-350.
- Tres, D. R. (2006) *Restauração ecológica de uma mata ciliar em uma fazenda produtora de Pinus taeda no Norte do Estado de Santa Catarina*.
- Tres, D. R. y Reis, A. (2009) Técnicas nucleadoras na restauração de floresta ribeirinha em área de Floresta Ombrófila Mista, Sul do Brasil, *Revista Biotemas*, 22(4), pp. 59-71.
- Tummers, B. (2006) DataThief III. Disponible en: <http://datathief.org/>.
- Uriarte, M. *et al.* (2011) Disentangling the drivers of reduced long-distance seed dispersal by birds in an experimentally fragmented landscape, *Ecology*, 92(4), pp. 924-37.
- Vagner de Araújo, G. (2005) *Uso de cercas-vivas por aves em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica semidecídua*. Universidade Estadual Paulista.
- Valenzuela, C.(2001) La producción agropecuaria en el Nordeste subtropical argentino. Condicionantes y dinámica geográfica en la segunda mitad del Siglo XX, *Estudios geográficos*, 62(242).
- Vander Wall, S. B. y Longland, W. S. (2004) Diplochory: are two seed dispersers better than one?, *Trends in Ecology & Evolution*, 19(3), pp. 155-161.

- Vázquez, A. (2011) Unidad de Gestión Ambiental Río Paraná. Paraná, Entre Ríos: Secretaría de Ambiente. Gobierno de Entre Ríos. Com. Pers.
- Vázquez, D. P. *et al.* (2007) Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks, *Oikos*, 116, pp. 1120-1127.
- Vázquez, D. P. y Aizen, M. A. (2003) Null model analysis of specialization in plant-pollinator interactions, *Ecology*, 84(9), pp. 2493-2501.
- Vázquez, D. P. y Aizen, M. A. (2004) Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions, *Ecology*, 85, pp. 1251-1257.
- Vázquez, D. P., Chacoff, N. P. y Cagnolo, L. (2009) Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks, *Ecology*, 90(8), pp. 2039-2046.
- Venables, W. N. y Ripley, B. D. (2002) *Modern Applied Statistics with S*. 4<sup>th</sup> ed Springer, New York. Paquete "MASS", versión 7.3-45.
- Vergara-Tabares, D. (2017) *Interacciones entre aves frugívoras nativas y una planta exótica en el Chaco Serrano: Consecuencias para las especies involucradas y el proceso de invasión*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de Córdoba.
- Vicente, R. *et al.* (2010) Seed dispersal by birds on artificial perches in reclaimed areas after surface coal mining in Siderópolis Municipality, Santa Catarina State, Brazil, *Brazilian Journal of Biosciences*, 4849, pp. 14-23.
- Viglizzo, E., Corcuera, J. y Martinez Ortiz, U. (2007) *Producción agropecuaria y medio ambiente- Propuestas compartidas para su sustentabilidad*. Editado por U. Martinez Ortiz y L. Tamborini. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Von Müller, A. R., Cingolani, A. M., Vaieretti, M. V. y Renison, D. (2012) Estimación de carga bovina localizada a partir de frecuencia de deposiciones en un pastizal de montaña, *Ecología Austral*, 22, pp. 178-187.
- Walker, B. H. (1992) Biodiversity and ecological redundancy, *Conservation Biology*, 6, pp. 18-23.
- Wallace, K. J. (2007) Classification of ecosystem services: Problems and solutions, *Biological Conservation*, 139, pp. 235-246.
- Wang, B. C. y Smith, T. B. (2002) Closing the seed dispersal loop, *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8), pp. 379-385.
- Wenny, D. G. *et al.* (2011) The need to quantify ecosystem services provided by birds, *The Auk*, 128(1), pp. 1-14.
- Whelan, C. J., Şekercioğlu, Ç. H. y Wenny, D. G. (2015) Why birds matter: from economic ornithology to ecosystem services, *Journal of Ornithology*, 156(1), pp. 227-238.
- Whelan, C. J., Wenny, D. G. y Marquis, R. J. (2008) Ecosystem services provided by birds, *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134, pp. 25-60.



- White, E. y Vivian-Smith, G. (2011) Contagious dispersal of seeds of synchronously fruiting species beneath invasive and native fleshy-fruited trees, *Austral Ecology*, 36, pp. 195–202.
- White, E., Vivian-Smith, G. y Barnes, A. (2009) Variation in exotic and native seed arrival and recruitment of bird dispersed species in subtropical forest restoration and regrowth, *Plant Ecology*, 204(2), pp. 231-246.
- Willson, M. *et al.* (1994) Avian communities of fragmented South-Tempered Rainforests in Chile, *Conservation Biology*, 8, pp. 508-520.
- Willson, M. F. y Whelan, C. J. (1993) Variation of dispersal phenology in a bird-dispersed shrub, *Cornus drummondii*, *Ecological Monographs*, 63, pp. 151–172.
- Wootton, J. T. (1995) Effects of birds on sea urchins and algae: A lower-intertidal trophic cascade, *Ecoscience*, 2(4), pp. 321-328.
- Wotton, D. M. y Kelly, D. (2012) Do larger frugivores move seeds further? Body size, seed dispersal distance and a case study of a large, sedentary pigeon, *Journal of Biogeography*, 39, pp. 1973–1983.
- Wotton, D. M. y Mcalpine, K. G. (2015) Seed dispersal of fleshy-fruited environmental weeds in New Zealand, *New Zealand Journal of Ecology*, 39, pp. 155-169.
- WWF International (2005) *Forest restoration in landscapes*. Editado por S. Mansourian, D. Vallauri, y N. Dudley. New York: Springer Science.
- Wyman, T. y Kelly, D. (2017) Quantifying seed dispersal by birds and possums in a lowland New Zealand forest, *New Zealand Journal of Ecology*, 41(1), pp. 47-55.
- Yarranton, G. . y Morrison, R. . (1974) Spatial dynamics of a primary succession: nucleation, *British Ecological Society*, 62(2), pp. 417-428.
- Zucca, C. F. y Rocha Castro, S. L. (2006) Use of artificial perches to attract seed dispersal by seed dispersing birds in a reforestation area, in Naviraí City, South of Mato Grosso do Sul, en *XIV Congresso Brasileiro de Ornitologia*. Ouro Preto - MG.
- Zuur, A. F. *et al.* (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science.
- Zwiener, V. P. *et al.* (2014) Disentangling the effects of facilitation on restoration of the Atlantic Forest, *Basic and Applied Ecology*. Elsevier GmbH, 15(1), pp. 34-41.

## Apéndice A

Resumen de las observaciones de los eventos de frugivoría por parte de las aves en bosques bajo ganadería extensiva en el Espinal de la provincia de Entre Ríos. Fueron registrados en total 215 eventos de frugivoría. Para cada evento se intentó tomar registro de las especies involucradas en la interacción, del número de frutos consumidos por el individuo, tipo de manipulación de los mismos, dirección del vuelo después del consumo, distancia aproximada del traslado (en metros) y percha donde se posaba luego del traslado. Como no se pudo tomar nota de todas las variables para cada evento, se indica entre paréntesis el número de eventos de frugivoría de la especie que corresponden con el valor asignado a la variable en cada caso. En las tablas 3, 4 y 5 sólo se incluyen los datos de las especies de aves reconocidas como efectivas dispersoras de semillas de acuerdo a los resultados del muestreo de aves con redes de niebla y la posterior identificación de semillas en heces y regurgitados.

Tabla 1. Cantidad total de frutos carnosos consumidos por la especie. No se refiere al número de semillas dispersadas efectivamente, dado que eso depende del tratamiento que cada una de las especies le da al fruto al momento de consumirlo y de la cantidad de semillas por fruto que posee cada especie de planta.

Especies	<i>Celtis ehrenbergiana</i>	<i>Galium aparine</i>	<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	<i>Passiflora caerulea</i>	<i>Sapium haematospermum</i>	<i>Schinus longifolia</i>	<i>Scutia buxifolia</i>	<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	<i>Smilax campestris</i>	<i>Solanum angustifolium</i>	<i>Solanum laxum</i>
<i>Elaenia parvirostris</i> (5)		2	2			1				1	
<i>Melanerpes cactorum</i> (2)								4			
<i>Myiopsitta monachus</i> (2)							8				
<i>Poospiza melanoleuca</i> (4)	2		15								
<i>Saltator aurantirostris</i> (22)	25		80	4	3	11	1				3
<i>Saltator coerulescens</i> (1)			12								
<i>Sublegatus modestus</i> (1)							2				
<i>Taraba major</i> (1)									1		
<i>Thraupis sayaca</i> (2)								2			
<i>Turdus amaurochalinus</i> (1)					5						
<i>Turdus rufiventris</i> (2)			15								
<i>Tyrannus melancholicus</i> (1)					1						

Tabla 2. Modo en que las distintas especies de aves consumen los frutos carnosos (T.E: traga entero, S.F: sostiene fruto, P.P: picotea pulpa, E.S: escupe semilla, R.S.: rompe semilla).

especies	T.E	S.F/ E.S	S.F/ P.P	P.P/ E.S	P.P	S.F/ R.S	R.S
<i>Cyclarhis guajanensis</i> (1)	100%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
<i>Elaenia parvirostris</i> (6)	100%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
<i>Melanerpes cactorum</i> (2)	0%	0%	100%	0%	0%	0%	0%
<i>Myiodinastes maculatus</i> (1)	0%	0%	0%	0%	100%	0%	0%
<i>Myiopsitta monachus</i> (3)	0%	0%	0%	0%	0%	0%	100%
<i>Poospiza melanoleuca</i> (4)	0%	0%	0%	0%	100%	0%	0%
<i>Saltator aurantirostris</i> (27)	40.74%	18.52%	0%	0%	18.52%	7.41%	14.81%
<i>Saltator coerulescens</i> (1)	0%	100%	0%	0%	0%	0%	0%
<i>Sublegatus modestus</i> (1)	100%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
<i>Thraupis sayaca</i> (2)	0%	0%	0%	100%	0%	0%	0%
<i>Turdus amaurochalinus</i> (1)	100%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
<i>Turdus rufiventris</i> (1)	100%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
<i>Tyrannus melancholicus</i> (1)	100%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
Total general	43.14%	11.76%	3.92%	3.92%	19.61%	3.92%	13.73%

Tabla 3. Lugar hacia donde se dirigen las aves después del consumo de los frutos carnosos.

especies	borde de la cubierta de bosque	microhábitat abierto	interior de la cubierta de bosque	otro núcleo de plantas con frutos carnosos
<i>Agelaioides badius</i> (7)	14.29%	0%	85.71%	0%
<i>Elaenia parvirostris</i> (25)	0%	0%	92%	8%
<i>Melanerpes cactorum</i> (4)	0%	0%	100%	0%
<i>Mimus saturninus</i> (5)	0%	0%	100%	0%
<i>Myiodinastes maculatus</i> (1)	0%	0%	100%	0%
<i>Pitangus sulphuratus</i> (2)	0%	0%	100%	0%
<i>Saltator aurantirostris</i> (60)	0%	13.33%	85%	1.67%
<i>Saltator coerulescens</i> (4)	0%	0%	100%	0%
<i>Sublegatus modestus</i> (2)	0%	0%	100%	0%
<i>Thraupis sayaca</i> (2)	0%	0%	100%	0%
<i>Turdus amaurochalinus</i> (3)	0%	33.33%	66.67%	0%
<i>Turdus rufiventris</i> (2)	0%	0%	100%	0%
<i>Zonotrichia capensis</i> (1)	0%	0%	100%	0%
Total general	0.82%	7.38%	89.34%	2.46%

Tabla 4. Distancias aproximadas del traslado que realizan las aves desde la planta donde consumen los frutos carnosos hacia la percha natural donde se posan luego.

especies	0-15 metros	20-50 metros	60-200 metros
<i>Agelaioides badius</i> (7)	85.71%	0%	14.29%
<i>Elaenia parvirostris</i> (22)	40.91%	40.91%	18.18%
<i>Melanerpes cactorum</i> (4)	50%	25%	25%
<i>Pitangus sulphuratus</i> (2)	0%	100%	0%
<i>Saltator aurantirostris</i> (50)	48%	42%	10%
<i>Saltator coerulescens</i> (2)	75%	25%	0%
<i>Sublegatus modestus</i> (2)	50%	50%	0%
<i>Thraupis sayaca</i> (3)	66.67%	0%	33.33%
<i>Turdus amaurochalinus</i> (1)	100%	0%	0%
<i>Turdus rufiventris</i> (2)	50%	50%	0%
Total general	49%	39%	12%

Tabla 5. Especies de árboles que sirvieron de percha a las aves luego del consumo de los frutos carnosos.

especies	<i>Prosopis affinis</i>	<i>Celtis ehrenbergiana</i>	<i>Scutia buxifolia</i>	<i>Yachellia caven</i>	<i>Prosopis nigra</i>	<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	<i>Bumelia obtusifolium</i>	<i>Dolichandra cynanchoides</i>
<i>Agelaioides badius</i> (3)	0%	0%	100%	0%	0%	0%	0%	0%
<i>Elaenia parvirostris</i> (10)	0%	27.27%	0%	36.36%	9.09%	18.18%	9.09%	0%
<i>Melanerpes cactorum</i> (2)	0%	0%	0%	0%	100%	0%	0%	0%
<i>Pitangus sulphuratus</i> (1)	100%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
<i>Saltator aurantirostris</i> (30)	26.67%	26.67%	20%	10%	13.33%	0%	0%	3.33%
<i>Saltator coerulescens</i> (2)	0%	0%	0%	0%	50%	50%	0%	0%
<i>Sublegatus modestus</i> (1)	0%	0%	100%	0%	0%	0%	0%	0%
<i>Thraupis sayaca</i> (2)	0%	0%	0%	0%	100%	0%	0%	0%

## Apéndice B

Tabla 1. Lista de especies de aves correspondientes a los acrónimos usados en el gráfico bipartito de la red cuantitativa de interacciones aves dispersoras de semillas-plantas con frutos carnosos detectadas en bosques bajo ganadería extensiva en el Espinal de la provincia de Entre Ríos (Fig. 5., capítulo 4).

acrónimos	especies
Agebad	<i>Agelaioides badius</i>
Colcam	<i>Colaptes campestris</i>
Colmel	<i>Colaptes melanochloros</i>
Colpic	<i>Columbina picui</i>
Elaalb	<i>Elaenia albiceps</i>
Elapar	<i>Elaenia parvirostris</i>
Embpla	<i>Embernagra platensis</i>
Empaur	<i>Empidonomus aurantioatrocristatus</i>
Furruf	<i>Furnarius rufus</i>
Lepver	<i>Leptotila verreauxi</i>
Melcac	<i>Melanerpes cactorum</i>
Melcan	<i>Melanerpes candidus</i>
Mimsat	<i>Mimus saturninus</i>
Myimac	<i>Myiodinastes maculatus</i>
Parcor	<i>Paroaria coronata</i>
Pitsul	<i>Pitangus sulphuratus</i>
Poonig	<i>Poospiza nigrorufa</i>
Salaur	<i>Saltator aurantirostris</i>
Salcoe	<i>Saltator coerulescens</i>
Sicfla	<i>Sicalis flaveola</i>
Submod	<i>Sublegatus modestus</i>
Tacruf	<i>Tachyphonus rufus</i>
Thrsay	<i>Thraupis sayaca</i>
Turama	<i>Turdus amaurochalinus</i>
Turruf	<i>Turdus rufiventris</i>
Zenaur	<i>Zenaida auriculata</i>
Zoncap	<i>Zonotrichia capensis</i>

Tabla 2. Lista de especies de plantas correspondientes a los acrónimos usados en el gráfico bipartito de la red cuantitativa de interacciones aves dispersoras de semillas-plantas con frutos carnosos detectadas en bosques bajo ganadería extensiva en el Espinal de la provincia de Entre Ríos (Fig. 5., capítulo 4).

acrónimos	especies
Achpr	<i>Achatocarpus praecox</i>
Aspse	<i>Asparagus setaceu</i>
Castw	<i>Castela tweedii</i>
Celei	<i>Celtis ehrenbergiana</i>
Erymi	<i>Erythroxylum microphyllum</i>
Galsp	<i>Galium aparine</i>
Jodrh	<i>Jodina rhombifolia</i>
Lanmo	<i>Lantana montevidensis</i>
Liglu	<i>Ligustrum lucidum</i>
Msp10	<i>Morfoespecie carnosa 10</i>
Msp39	<i>Morfoespecie carnosa 39</i>
Msp42	<i>Morfoespecie carnosa 42</i>
Msp43	<i>Morfoespecie carnosa 43</i>
Msp44	<i>Morfoespecie carnosa 44</i>
Msp47	<i>Morfoespecie carnosa 47</i>
Msp48	<i>Morfoespecie carnosa 48</i>
Msp49	<i>Morfoespecie carnosa 49</i>
Msp51	<i>Morfoespecie carnosa 51</i>
Msp52	<i>Morfoespecie carnosa 52</i>
Msp53	<i>Morfoespecie carnosa 53</i>
Msp54	<i>Morfoespecie carnosa 54</i>
Msp55	<i>Morfoespecie carnosa 55</i>
Msp56	<i>Morfoespecie carnosa 56</i>
Msp57	<i>Morfoespecie carnosa 57</i>
Msp58	<i>Morfoespecie carnosa 58</i>
Msp59	<i>Morfoespecie carnosa 59</i>
Msp60	<i>Morfoespecie carnosa 60</i>
Msp61	<i>Morfoespecie carnosa 61</i>
Morni	<i>Morus alba</i>
Muesa	<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>
Myrla	<i>Myrsine laetevirens</i>
Myrci	<i>Myrcianthes cisplatensis</i>
Passp	<i>Passiflora sp.</i>
Polco	<i>Polygonum convolvulus</i>
Ripsp	<i>Rhipsalis lumbricoides</i>
Schsp	<i>Schinus sp</i>
Scubu	<i>Scutia buxifolia</i>
Solla	<i>Solanum laxum</i>
Solsis	<i>Solanum sisymbriifolium</i>

## Apéndice C

Diagramas de dispersión donde se visualizan las relaciones entre las variables respuesta (abundancia y riqueza de aves, dispersores de semillas y semillas dispersadas) y las variables significativas que se consideran relevantes en cada caso, de acuerdo al GLMM correspondiente. En los múltiples paneles fuera de la diagonal se muestran los puntos y elipsoides de concentración de datos. También se observa la recta de ajuste de un modelo de regresión lineal bivariado. Los paneles de la diagonal principal incluyen los diagramas de caja que representan los datos univariados. Los gráficos fueron realizados en el programa R 3.3.3 (R Development Core Team, 2018) mediante la función “scatterplotMatrix” utilizando el paquete “car” (Fox y Weisberg, 2011).

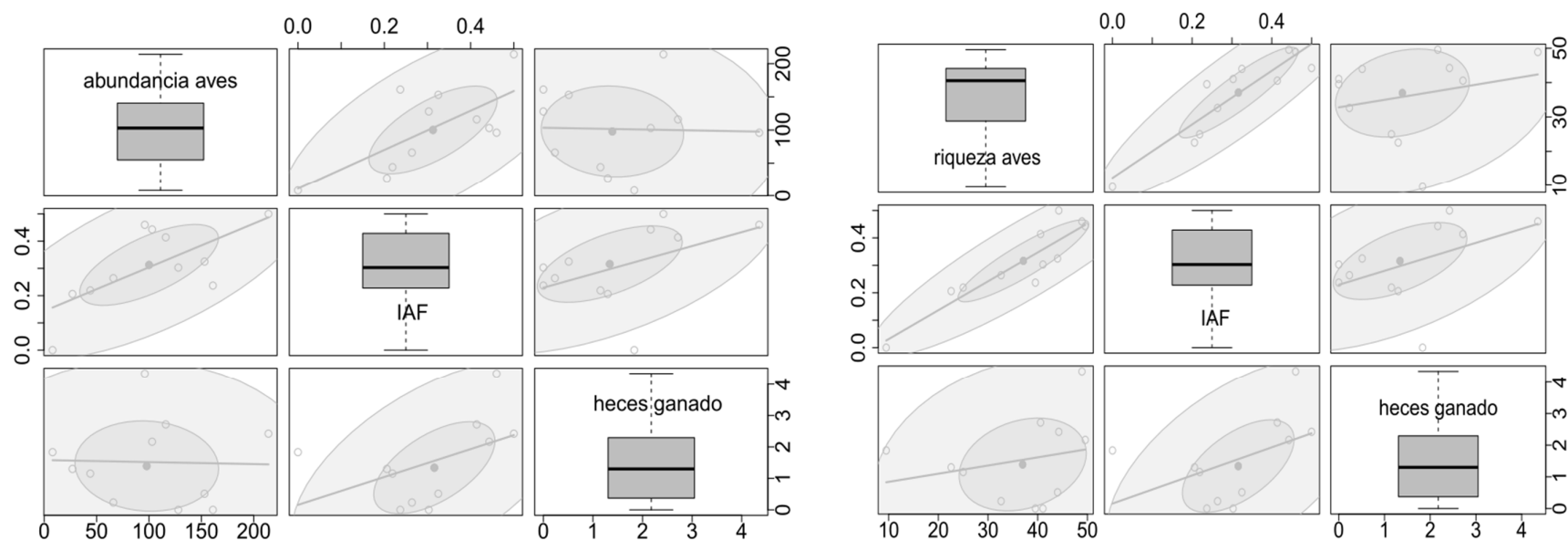


Fig. 1. Gráficos de correlación entre las variables abundancia de aves, índice de abundancia de frutos (IAF) y cantidad de heces de ganado (izquierda), y entre las variables riqueza de aves, índice de abundancia de frutos (IAF) y cantidad de heces de ganado (derecha).

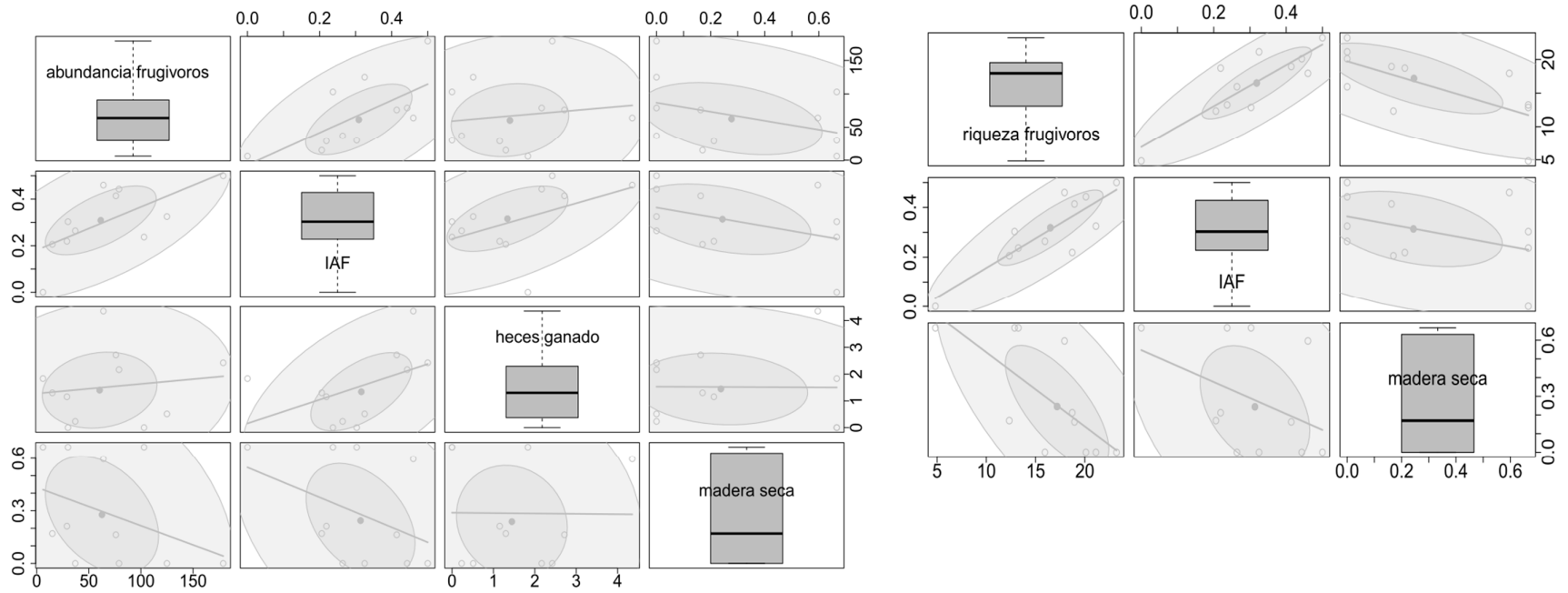


Fig. 2. Gráficos de correlación entre las variables abundancia de dispersores de semillas, índice de abundancia de frutos (IAF), cantidad de heces de ganado y presencia de madera seca (izquierda) y entre riqueza de dispersores de semillas, índice de abundancia de frutos (IAF) y presencia de madera seca (derecha).



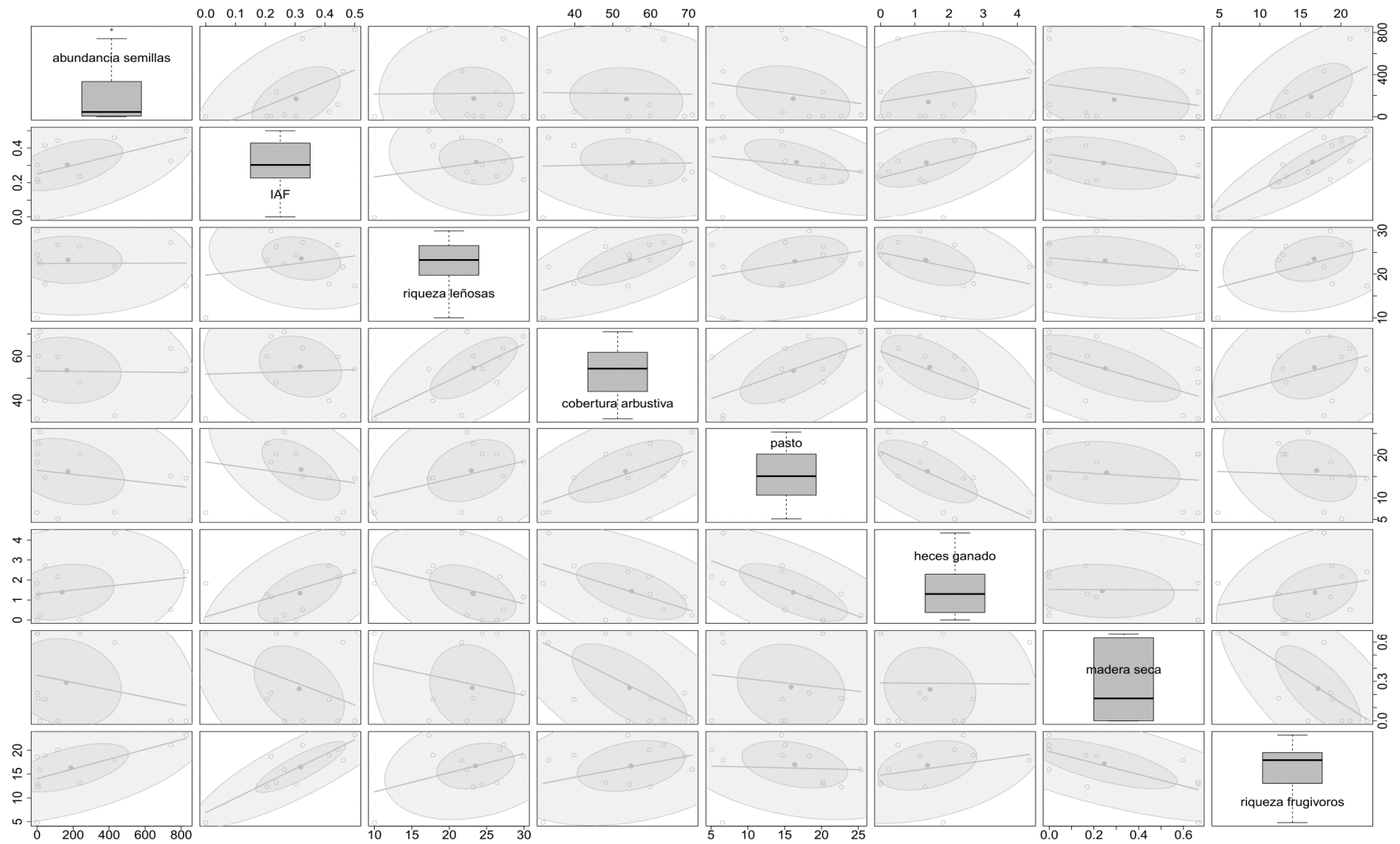


Fig. 3. Gráfico de correlación entre las variables abundancia de semillas dispersadas, índice de abundancia de frutos ( IAF), riqueza de plantas leñosas, cobertura arbustiva, altura del pasto, cantidad de heces de ganado, presencia de madera seca y riqueza de dispersores de semillas.

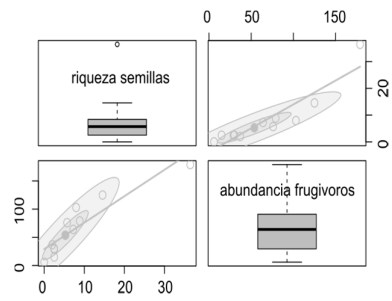


Fig. 4. Gráfico de correlación entre las variables riqueza de semillas dispersadas y abundancia de dispersores de semillas.

## Apéndice D

Lista de artículos utilizados en los meta-análisis realizados para evaluar la efectividad de las perchas artificiales favoreciendo la dispersión de semillas por aves en áreas donde los bosques nativos fueron reemplazados por cultivos, pastizales o pasturas.

Assunção, L. G. (2006) *Poleiros secos como modelo de nucleação em projetos de restauração de áreas degradadas*. Universidade Regional de Blumenau-Santa Catarina- Brasil.

Bevilacqua Marcuzzo, S. *et al.* (2013) Comparação da eficácia de técnicas de nucleação para restauração de área degradada no Sul do Brasil, *Floresta*, 43(1), pp. 39-48.

Bustamante-Sánchez, M. a. y Armesto, J. J. (2012) Seed limitation during early forest succession in a rural landscape on Chiloé Island, Chile: implications for temperate forest restoration, *Journal of Applied Ecology*. Editado por D. Landis, 49(5), pp. 1103-1112.

Carmona, M. R. *et al.* (2010) Estación Biológica Senda Darwin : Investigación ecológica de largo plazo en la interfase ciencia-sociedad, *Revista Chilena de Historia Natural*, 83, pp. 113-142.

Cavassani, A. *et al.* (2003) Testes de efetividade de poleiros artificiais como facilitadores da dispersão de sementes pela avifauna em uma clareira, en *VI Congresso de Ecologia do Brasil*. Fortaleza.

Elgar, A. T. *et al.* (2014) Overcoming barriers to seedling regeneration during forest restoration on tropical pasture land and the potential value of woody weeds, *Frontiers in Plant Science*, 5(200), pp. 1-10.

Heelemann, S. *et al.* (2012) Pioneers and perches-promising restoration methods for degraded renosterveld habitats?, *Restoration Ecology*, 20(1), pp.18-23.

Hinman, S. E., Brewer, J. S. y Ashley, S. W. (2008) Shrub seedling establishment is limited by dispersal, slow growth, and fire in two wet pine savannahs in Mississippi, *Natural Areas Journal*, 28(1), pp. 37-43.

Holl, K. D. (1998) Do bird perching structures elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture?, *Restoration Ecology*, 6(3), pp. 253-261.

McCay, T. S., McCay, D. H. y Czajka, J. L. (2008) Deposition of exotic bird-dispersed seeds into three habitats of a fragmented landscape in the northeastern United States, *Plant Ecology*, 203(1), pp. 59-67.

McClanahan, T. R. y Wolfé, R. W. (1993) Accelerating forest succession in a fragmented landscape: the role of birds and perches, *Conservation Biology*,

7(2), pp. 279-288.

Melo, V. A. *et al.* (2000) Efeito de poleiros artificiais na dispersão de sementes por aves, *Revista Árvore*, 24(3), pp. 235-240.

Parejo, S. H. *et al.* (2013) Tiptoeing between restoration and invasion: seed rain into natural gaps within a highly invaded relic forest in the Azores, *European Journal of Forest Research*, 133(2), pp. 383-390.

Pillatt, N. *et al.* (2010) Dry artificial perches and the seed rain in a subtropical riparian forest, *Revista Brasileira de Biociências*, 8(3), pp. 246-252.

Rost, J., Pons, P. y Bas, J. M. (2009) Can salvage logging affect seed dispersal by birds into burned forests?, *Acta Oecologica*. Elsevier Masson SAS, 35(5), pp. 763-768.

Rudge, A. C. (2008) *Contribuição da chuva de sementes na recuperação de áreas e do uso de poleiros como técnica catalisadora da sucessão natural*. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro.

Schorn, L. A. *et al.* (2010) Avaliação de técnicas para indução da regeneração natural em área de preservação permanente sob uso anterior do solo com *Pinus elliottii*, *Floresta*, 40(2), pp. 281-294.

Scott, R. *et al.* (2000) The effect of artificial perches and local vegetation on bird-dispersed seed deposition into regenerating sites, en Elliott, S. *et al.* (eds.) *Forest restoration for wildlife conservation*. Chiang Mai, Thailand: Chiang Mai University, pp. 327-337.

Shiels, A. B. y Walker, L. R. (2003) Bird perches increase forest seeds on Puerto Rican landslides, *Restoration Ecology*, 11(4), pp. 457-465.

Tres, D. R. (2006) *Restauração ecológica de uma mata ciliar em uma fazenda produtora de Pinus taeda L. no Norte do Estado de Santa Catarina*. Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, SC.

Zanini, L. y Ganade, G. (2005) Restoration of Araucaria Forest: The Role of Perches, Pioneer Vegetation, and Soil Fertility, *Restoration Ecology*, 13(3), pp. 507-514.

Zucca, C. F. y Rocha Castro, S. L. (2006) Use of artificial perches to attract seed dispersal by seed dispersing birds in a reforestation area, in Naviraí city, south of Mato Grosso do Sul, en *XIV Congresso Brasileiro de Ornitologia*. Ouro Preto - MG.

Zwiener, V. P. *et al.* (2014) Disentangling the effects of facilitation on restoration of the Atlantic Forest, *Basic and Applied Ecology*, 15(1), pp. 34-41.

Tabla 1. Resumen de los resultados de cada estudio utilizado en el meta-análisis para analizar los efectos de las perchas artificiales para aves sobre la abundancia de semillas dispersadas.

artículo	sub-grupo dentro del artículo	comparación	salida	g de Hedges	error estándar	varianza	límite inferior	límite superior	valor z	valor p	peso relativo
Assunção 2006		combinada		0.307	0.583	0.340	-0.836	1.449	0.526	0.5990	6.393
Carmona <i>et al.</i> 2010			combinada	5.084	0.751	0.564	3.613	6.556	6.771	0.0001	6.101
Heelemann <i>et al.</i> 2012	Mooiplaas Wine Estate, Bottelary Hills			3.786	0.736	0.542	2.344	5.229	5.144	0.0001	6.128
Heelemann <i>et al.</i> 2012	Reserva Nat. Tygerberg, Tygerberg Hills			3.910	0.752	0.566	2.436	5.385	5.199	0.0001	6.099
Holl 1998		combinada		0.996	0.573	0.328	-0.126	2.119	1.740	0.0820	6.409
Mc.Cay <i>et al.</i> 2009	Plantaciones exóticas de coníferas			-0.353	0.577	0.333	-1.483	0.777	-0.612	0.5410	6.403
Mc.Cay <i>et al.</i> 2009	Campos viejos			2.324	0.772	0.596	0.811	3.838	3.010	0.0030	6.061
McClanahan y Wolfe 1993				5.674	0.869	0.754	3.972	7.376	6.532	0.0001	5.873
Melo <i>et al.</i> 2000				3.232	0.579	0.335	2.097	4.366	5.581	0.0001	6.399
Parejo <i>et al.</i> 2013		combinada	combinada	6.416	1.187	1.409	4.090	8.743	5.405	0.0001	5.205
Pillatt <i>et al.</i> 2000				1.265	0.592	0.351	0.105	2.426	2.137	0.0330	6.378
Rost <i>et al.</i> 2009				33.137	3.718	13.822	25.850	40.424	8.913	0.0001	1.648
Scott <i>et al.</i> 2000				1.365	0.363	0.132	0.652	2.077	3.755	0.0001	6.689
Shiels y Walker 2003				3.362	0.283	0.080	2.807	3.916	11.885	0.0001	6.768
Tres 2006				0.048	0.533	0.284	-0.997	1.093	0.090	0.9280	6.470
Zucca y Castro 2006				2.459	0.436	0.190	1.605	3.314	5.639	0.0001	6.604
Zwiener <i>et al.</i> 2014				9.633	1.582	2.503	6.532	12.734	6.088	0.0001	4.373

Tabla 2. Resumen de los estudios utilizados para calcular tamaño de efecto de las perchas artificiales para aves sobre la dispersión de semillas: se incluye autor y año, país, zona, tipo de ecosistema nativo, matriz de disturbio, extensión temporal (en meses), extensión espacial (en hectáreas), distancia al parche (en metros), altura de las perchas (en metros), tamaño de muestra y tamaño del control.

autor / año	país	zona	ecosistema nativo	matriz de disturbio	extensión temporal	extensión espacial	distancia al parche	altura de la percha	tamaño de la muestra	tamaño del control
Assunção 2006	Brasil	subtropical	bosque atlántico	pasturas abandonadas	12	NA	5/15/35	2	2	2
Carmona <i>et al.</i> 2010	Chile	templado	bosque templado	praderas abandonadas	6	NA	500	NA	15	15
Heelemann <i>et al.</i> 2012 (2)	Sudáfrica	subtropical	matorrales xerófilos	campos agrícolas abandonados	6/9	NA	NA	2.12	10	10
Holl 1998	Costa Rica	tropical	bosque tropical	pasturas abandonadas	12	5	25-250	5	6	6
Mc.Cay <i>et al.</i> 2009 (2)	EEUU	templado	bosque templado	plantaciones de coníferas exóticas / campos abandonados	12	0.36/ 0.6	NA	2	5	5
McClanahan y Wolfe 1993	EEUU	subtropical	bosque templado	minería, recuperación de fosfato	20	NA	60-240	11.3	21	7
Melo <i>et al.</i> 2000	Brasil	tropical	sabana / matorral	plantaciones de eucaliptos exóticos, remanentes alterados	6	87.2	NA	6	12	12
Parejo <i>et al.</i> 2013	Portugal	subtropical	bosque templado	deslizamiento de tierra	12	4.5-9	100/300	3	12	12
Pillatt <i>et al.</i> 2000	Brasil	subtropical	selva en galería	pasturas abandonadas	6	0.03	NA	2	6	6
Rost <i>et al.</i> 2009	España	templado	bosque templado	áreas taladas y quemadas	4	70	200-2500	0.5-1	20	20
Scott <i>et al.</i> 2000 (2)	Tailandia	tropical	bosque tropical	plantaciones/ campos agrícolas abandonados, quemados, talados	7	0.21	NA	3	9	9
Shiels y Walker 2003	Puerto Rico	tropical	bosque tropical	deslizamiento de tierra	14	0.69	5	4-4.5	60	60
Tres 2006	Brasil	subtropical	bosque atlántico	plantaciones de coníferas exóticas	12	0.15	NA	1	6	6
Zucca y Castro 2006	Brasil	tropical	bosque tropical	campos agrícolas, pasturas	8	9	150	3	18	18
Zwiener <i>et al.</i> 2014	Brasil	subtropical	bosque atlántico	pasturas abandonadas	24	NA	10-300	2	10	10

Tabla 3. Resumen de los resultados de cada artículo utilizado en el meta-análisis para analizar los efectos de las perchas artificiales para aves sobre el establecimiento de plántulas.

artículo	sub-grupo dentro del artículo	comparación	tiempo	g de Hedges	error estándar	varianza	límite inferior	límite superior	valor z	valor p	peso relativo
Bevilacqua Marcuzzo <i>et al.</i> 2013				-0.546	0.544	0.296	-1.613	0.521	-1.003	0.3160	8.760
Bustamante-Sanchez y Armesto 2012				3.420	0.403	0.162	2.630	4.210	8.486	0.0001	9.026
Elgar <i>et al.</i> 2014	CloudlandE	combinada		0.485	0.396	0.157	-0.291	1.260	1.224	0.2210	9.038
Elgar <i>et al.</i> 2014	CloudlandW	combinada		1.116	0.418	0.175	0.297	1.935	2.670	0.0080	9.001
Elgar <i>et al.</i> 2014	Ringtail	combinada		-0.138	0.384	0.147	-0.890	0.614	-0.360	0.7190	9.057
Hinman <i>et al.</i> 2008	Sandy Creek		combinada	7.602	1.183	1.400	5.283	9.921	6.426	0.0001	7.053
Hinman <i>et al.</i> 2008	Wolf Branch		combinada	9.057	1.321	1.745	6.468	11.646	6.857	0.0001	6.648
Holl 1998		combinada		0.524	0.546	0.298	-0.545	1.594	0.961	0.3360	8.758
McClanahan y Wolfe 1993			combinada	6.890	0.684	0.468	5.550	8.230	10.075	0.0001	8.443
Shiels y Walker 2003				2.100	0.226	0.051	1.656	2.544	9.273	0.0001	9.258
Zanini y Ganade 2005				2.709	0.606	0.367	1.522	3.896	4.472	0.0001	8.627
Zwiener <i>et al.</i> 2014				8.635	1.431	2.047	5.830	11.439	6.035	0.0001	6.329

Tabla 4. Resumen de estudios utilizados para calcular el tamaño de efecto para establecimiento de plántulas: se incluye autor y año, país, zona, tipo de ecosistema nativo, matriz de disturbio, extensión temporal (en meses), extensión espacial (en hectáreas), distancia al parche (en metros), altura de las perchas (en metros), tamaño de la muestra y tamaño del control.

autor / año	país	zona	ecosistema nativo	matriz de disturbio	extensión temporal	extensión espacial	distancia al parche	altura de la percha	tamaño de la muestra	tamaño del control
Bevilacqua Marcuzzo <i>et al.</i> 2013	Brasil	subtropical	bosque atlántico	suelo desnudo erosionado	7	0.25	NA	3	6	6
Bustamante-Sanchez y Armesto 2012	Chile	templado	bosque templado	pasturas, campos agrícolas, tala y quema de árboles	24	1.01	< 100	2	30	30
Elgar <i>et al.</i> 2014 (3)	Australia	tropical	bosque tropical	pastizales ganaderos, pastoreo de ganado	9/20/20	64	20-60	3-4	9	25/21/23
Hinman <i>et al.</i> 2008 (2)	EEUU	subtropical	sabana	NA	36	0.03/0.047	NA	1.5	16	16
Holl 1998	Costa Rica	tropical	bosque tropical	pasturas abandonadas	24	5	25-250	5	6	6
McClanahan y Wolfe 1993	EEUU	subtropical	bosque templado	minería, recuperación de fosfato	12	NA	60-240	11.3	30	30
Shiels y Walker 2003	Puerto Rico	tropical	bosque tropical	deslizamiento de tierra	14	0.69	5	4-4.5	60	60
Zanini y Ganade 2005	Brasil	subtropical	bosque atlántico	pastizales sucesionales	12	2	50	2	10	10
Zwiener <i>et al.</i> 2014	Brasil	subtropical	bosque atlántico	pasturas abandonadas	24	NA	10-300	2	10	10



Tabla 5. Resumen de estudios utilizados para calcular el tamaño de efecto para riqueza de especies de plantas dispersadas: se incluye autor y año, país, zona, tipo de ecosistema nativo, matriz de disturbio, extensión temporal (en meses), extensión espacial (en hectáreas), distancia al parche (en metros), altura de las perchas (en metros), tamaño de la muestra y tamaño del control.

autor / año	país	zona	ecosistema nativo	matriz de disturbio	extensión temporal	extensión espacial	distancia al parche	altura de la percha	tamaño de la muestra	tamaño del control
Bustamante-Sánchez and Armesto 2012	Chile	templado	bosque templado	pasturas, campos agrícolas, tala y quema de árboles	12	1.01	< 100	2	120	120
Cavassani <i>et al.</i> 2003	Brasil	subtropical	bosque atlántico	claros	12	0.35	NA	3	27	18
Heelemann <i>et al.</i> 2012 (2)	Sudáfrica	subtropical	matorrales xerófilos	campos agrícolas abandonados	6/9	NA	NA	2.12	10	10
Holl 1998 (2)	Costa Rica	tropical	bosque tropical	pasturas abandonadas	12	5	25-250	5	6	6
Mc.Cay <i>et al.</i> 2009 (3)	EEUU	templado	bosque templado	bosque de haya-arce / plantaciones de coníferas exóticas / campos abandonados	12	0.36/0.6	NA	2	5	5
Melo <i>et al.</i> 2000	Brasil	tropical	sabana / matorrales	plantaciones de eucaliptus exóticos, remanentes alterados	6	87.2	NA	6	12	12
Parejo <i>et al.</i> 2013 (2)	Portugal	subtropical	bosque templado	deslizamiento de tierra	12	4.5-9	100/300	3	12	12
Pillatt <i>et al.</i> 2000	Brasil	subtropical	selva en galería	pasturas abandonadas	6	0.03	NA	2	6	6
Rost <i>et al.</i> 2009	España	templado	bosque templado	áreas taladas y quemadas	4	70	200-2500	0.5-1	20	20
Rudge de Carvalho 2008	Brasil	tropical	bosque tropical	pasturas abandonadas	12	1	20-200-300	4.8	15	4
Schorn <i>et al.</i> 2009	Brasil	subtropical	selva en galería	plantaciones de pinos exóticos	42	0.03	30	8	3	-
Scott <i>et al.</i> 2000	Tailandia	tropical	bosque tropical	plantaciones / campos agrícolas abandonados, quemados, talados	7	0.21	NA	3	9	9
Shiels and Walker 2003	Puerto Rico	tropical	bosque tropical	deslizamiento de tierra	14	0.69	5	4- 4.5	60	60
Tres 2006	Brasil	subtropical	bosque atlántico	plantaciones de pinos exóticos	12	0.15	NA	1	6	6
Zucca and Castro 2006	Brasil	tropical	bosque atlántico	campos agrícolas, pasturas	8	9	150	3	18	18
Zwiener <i>et al.</i> 2014	Brasil	subtropical	bosque atlántico	pasturas abandonadas	24	NA	10-300	2	10	10