



## Efecto de la fragmentación del bosque sobre las fuentes potenciales de alimento para aves en Córdoba

ERNESTO G. VERGA<sup>1,✉</sup>; SUSANA I. PELUC<sup>2</sup>; MARCOS A. LANDI<sup>2</sup> & LEONARDO GALETTO<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Universidad Nacional de Córdoba - CONICET. Córdoba, Argentina.

<sup>2</sup>Instituto de Diversidad y Ecología Animal, Universidad Nacional de Córdoba - CONICET. Córdoba, Argentina.

**RESUMEN.** La pérdida y fragmentación del bosque pueden alterar la abundancia de recursos alimentarios que consumen distintos grupos de aves. Estudiar cómo se relacionan distintos indicadores de la fragmentación con la abundancia de alimentos consumidos por una amplia diversidad de aves puede ayudar a entender los efectos indirectos de la fragmentación del bosque sobre sus poblaciones. Trabajamos en fragmentos de bosque chaqueño en Córdoba, Argentina. Estimamos la abundancia relativa de artrópodos, flores, frutos y semillas (alimento para distintos gremios tróficos de aves) en un gradiente de fragmentación, tanto en verano como en invierno. Durante el verano, *Celtis ehrenbergiana* y *Lycium cestroides* ofrecieron más del 90% de los frutos y flores estimados, respectivamente. Durante el invierno, *Solanum argentinum* aportó casi la totalidad de los frutos ornitócoros estimados. La abundancia de artrópodos (durante el invierno) y de semillas (en ambas estaciones) aumentó con la reducción del área de los fragmentos y se observó una mayor abundancia en el borde respecto al interior de los fragmentos. Sólo observamos una relación negativa entre la fragmentación y la abundancia de frutos ornitócoros y flores ornitófilas para algunas especies individuales. Con respecto a la estacionalidad, la abundancia relativa de artrópodos fue significativamente menor durante el invierno, mientras que la abundancia relativa de frutos ornitócoros y semillas en el suelo fue similar entre estaciones. La disminución de la abundancia de flores en invierno fue tan drástica que nos imposibilitó realizar comparaciones estadísticas. Este trabajo ofrece una primera aproximación a la abundancia de recursos alimentarios que consumen las aves y su respuesta a la fragmentación en un sector del bosque chaqueño.

[Palabras clave: estacionalidad, recursos alimenticios]

**ABSTRACT.** Forest fragmentation effect on potential food sources for birds in Córdoba. Forest loss and fragmentation can affect food resources consumed by different avian groups. A better knowledge on the relationships between different proxies of forest fragmentation and food resources consumed by a wide diversity of avian species can help us understand the indirect effects of forest fragmentation on bird populations. We worked in forest patches in the Chaco forest of Córdoba, Argentina. We estimated the relative abundance of arthropods, flowers, fruits and seeds (food items for different bird feeding guilds) in a fragmentation gradient during summer and winter. During the summer season, *Celtis ehrenbergiana* and *Lycium cestroides* offered >90% of the total fruits and flowers estimated abundance, respectively. *Solanum argentinum* offered most of the estimated fruit abundance during the winter season. Arthropod abundance (in winter) and seed abundance (in both seasons) increased with patch size reduction; moreover, we observed higher abundance in the forest edge than in the interior. We only found a negative effect of forest fragmentation on fruit and flower abundance for individual species. Regarding to seasonality, relative abundance of arthropods was significantly reduced in winter, whereas relative abundance of fruit and seeds was similar between seasons. Relative abundance of flowers was drastically reduced in winter; therefore, we could not perform statistical comparisons between seasons. This work offers a first approach to the food abundance resources for birds and their response to fragmentation in an area of the Chaco forests.

[Keywords: seasonality, alimentary resources]

## INTRODUCCIÓN

La pérdida de hábitat, generada principalmente por el avance de la frontera agrícola, es considerada como una de las principales amenazas para la biodiversidad (Sala et al. 2000; Wilson et al. 2016). El Bosque Chaqueño tuvo la mayor tasa de pérdida neta de su vegetación nativa en todo el mundo durante el período 2000-2012 (Hansen et al. 2013). Por lo general, este proceso genera simultáneamente una reducción en el área de los fragmentos de bosque, un aumento en el aislamiento entre ellos y una mayor exposición a bordes antrópicos (Fahrig 2003; Didham et al. 2012), afectando, en mayor o menor medida, a todos los grupos taxonómicos (Fischer and Lindenmayer 2007).

Las aves son un grupo de organismos particularmente sensibles a la pérdida y fragmentación de los bosques, en particular las frugívoras de gran porte y las insectívoras del sotobosque (Sodhi et al. 2004; Bregman et al. 2014). Numerosos trabajos investigaron el efecto de la fragmentación del bosque sobre las aves; sin embargo, aún no se conocen bien los mecanismos que explican por qué una especie o un grupo de especies es más sensible que otras a la fragmentación del bosque (Henle et al. 2004; Sam et al. 2014). Una de las hipótesis postula que la fragmentación del bosque genera cambios en la oferta de alimento, que a su vez afectan a las poblaciones de aves que lo utilizan (Zanette et al. 2000). Por lo tanto, estudiar de qué manera la fragmentación puede afectar la abundancia de alimento para distintos grupos funcionales de organismos, sería clave para entender mejor los posibles efectos indirectos de la fragmentación sobre las comunidades de aves (Zanette et al. 2000). Existe evidencia de una relación directa entre el empobrecimiento de alimento (e.g., artrópodos) y una disminución poblacional de aves insectívoras en fragmentos de bosque pequeños comparados con otros de mayor tamaño (Burke and Nol 1998; Zanette et al. 2000; pero ver Sam et al. 2014). Particularmente, en el Bosque Chaqueño se observó que la reducción en el área de los fragmentos afecta de manera negativa a las comunidades de artrópodos (González et al. 2014), como así también a distintos parámetros reproductivos de especies vegetales que producen flores y frutos que podrían usar las aves nectarívoras y las frugívoras, respectivamente (Aguilar and Galetto 2004; Galetto et al. 2007). En cambio, con respecto a la abundancia de semillas del suelo (alimento potencialmente utilizado

por aves granívoras), el patrón podría ser contrario al mencionado para los otros alimentos. Esto se debería a que las especies de plantas ruderales o pioneras que aportan cantidades enormes de semillas al suelo (del Castillo and Ríos 2008; Aguiar and Tabarelli 2010) se verían beneficiadas por el cambio en el uso de la tierra, con el consecuente aumento poblacional y en la producción de semillas (Sizer and Tanner 1999).

Asimismo, la oferta de recursos alimenticios y su interacción con aves puede estar afectada por cambios estacionales (Malizia 2001; Codesido and Bilenca 2004; Evans et al. 2013), aunque muchas veces, los patrones espaciales y temporales no son tan claros (Githiru et al. 2005; Blendinger et al. 2012). En ambientes estacionales (e.g., Caatinga y Cerrado en Brasil) es habitual una variación fuerte en la abundancia de artrópodos, con picos de abundancia en la estación húmeda (Vasconcellos et al. 2010). Del mismo modo, la floración de especies visitadas por aves nectarívoras y la fructificación de especies con frutos ornitócoros es mayor durante la estación lluviosa y cálida, en comparación con la estación seca y más fría (Batalha and Mantovani 2000; Rodrigues and Rodrigues 2014). Por el contrario, el banco de semillas (fuente de recursos para especies granívoras) muestra patrones variados respecto a la estacionalidad (Mayor et al. 1999; Grombone-Guaratini and Rodrigues 2002; Santos et al. 2010; da Silva et al. 2013). En el Bosque Chaqueño en particular, la floración y fructificación de la mayoría de las plantas de la comunidad es marcadamente estacional, por lo que pueden existir grandes variaciones en la producción de flores, frutos y semillas potencialmente aprovechadas por las aves en cantidades diferentes durante el año según se trate de la estación lluviosa (primavera-verano) o la seca (otoño-invierno) (Marco and Páez 2002; Torres and Galetto 2011).

El Bosque Chaqueño representa una unidad biogeográfica cuya vegetación está compuesta por un mosaico natural en el que se distinguen distintas fisonomías, como pastizales, arbustales o fachinales y bosques (Bucher 1982; Morello et al. 2005). Esta región fue muy modificada a través de distintas actividades productivas, tales como la agricultura, la ganadería y la extracción de leña (Morello et al. 2005; Zarrilli et al. 2016). Si bien la explotación desmedida en esta región es compleja y tiene sus inicios a principios de siglo XX (Zarrilli et al. 2016), recién en la década de 1980 su

modificación se acelera y alcanza una gran escala, con el incremento significativo en el área cultivada con soja (Schmidt 2015). Este proceso no estuvo ajeno en la provincia de Córdoba, distribución más austral de la región Chaqueña (Zak et al. 2004; Hoyos et al. 2013). Actualmente, este mosaico de vegetación natural está modificado y simplificado y se pueden encontrar fragmentos de vegetación nativa (e.g., bosques o arbustales en distintos estados de conservación) inmersos en una matriz de cultivos anuales, principalmente de soja y maíz (Torrella and Adámoli 2006; Grilli and Galetto 2009). A pesar de la gran modificación que presenta el Bosque Chaqueño de Córdoba, los remanentes de vegetación nativa aún forman parte del hábitat de una gran diversidad de aves, incluso fragmentos pequeños (alrededor de una hectárea), en donde se encuentran especies representativas de numerosos gremios tróficos (Bucher et al. 2001; Dardanelli et al. 2006; Giraudo et al. 2006). Si bien muchas especies no son especialistas en su dieta y, por ende, pueden complementarla con ítems alternativos (ver de la Peña 2001), es posible clasificarlas en algún gremio trófico de acuerdo al o los principales ítems de su dieta, tales como insectívoras, granívoras, frugívoras y nectarívoras, entre otros (ver Dardanelli et al. 2006; Giraudo et al. 2006).

En el presente estudio examinamos variaciones espacio-temporales en la abundancia relativa de distintos ítems alimentarios (artrópodos, flores, frutos y semillas) potencialmente consumidos por una amplia diversidad de aves en los remanentes de bosque semiárido chaqueño de Córdoba (ver Apéndice 1). Teniendo en cuenta los antecedentes planteados, se espera que la abundancia relativa de flores, frutos y artrópodos se relacione negativamente con los indicadores del proceso de fragmentación del bosque semiárido Chaqueño, y que estas tendencias sean más evidentes en el período seco y frío del año (invierno). Asimismo, se espera que la abundancia relativa de semillas en el suelo no esté afectada por la fragmentación (o incluso sea beneficiada por la misma) ni por la estacionalidad.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio*

El área de estudio presenta una marcada estacionalidad climática. Mientras que la primavera-verano posee una temperatura

media de ~23 °C y precipitaciones entre 50 y 200 mm mensuales, durante el otoño-invierno, la temperatura media es 11 °C y las precipitaciones varían entre 10 y 70 mm por mes (ver Figura 2 en Gavier and Bucher 2004). El paisaje dominante en el área de estudio, al igual que el descrito en la introducción para la región en general, es el de un sistema agrícola donde existen fragmentos de vegetación de especies mayormente nativas (e.g., bosques o arbustales), inmersos en una matriz de cultivo. Las especies arbóreas nativas dominantes en dichos fragmentos son *Prosopis nigra*, *P. alba*, *Celtis ehrenbergiana*, *Geoffroea decorticans*, *Acacia praecox* y *Aspidosperma quebracho-blanco*. Además, se encuentran algunas especies exóticas leñosas *Ulmus* spp., *Melia azedarach*, *Broussonetia papyrifera*, *Gleditsia triacanthos*, *Morus* spp. y *Ligustrum lucidum*. Las especies nativas de porte arbustivo más frecuentes son *Acacia caven*, *Schinus fasciculatus*, *Jodina rhombifolia*, *Porlieria microphylla* y *Condalia microphylla* (Ferrerías et al. 2008; Grilli and Galetto 2009; Ferrerías and Galetto 2010). El estrato herbáceo está dominado por especies del género *Bidens*, *Cyperus* y *Malvastrum*, y son comunes también *Gouinia latifolia*, *Coursetia hassleri*, *Iresine diffusa*, *Cantinoa mutabilis*, *Nassella neesiana*, *Dicliptera squarrosa*, *Rivina humilis* y *Sida rhombifolia* (Ferreira; Soria; Sánchez Hümoller, datos no publicados). Los fragmentos de vegetación descriptos anteriormente no representan el estadio del Bosque Chaqueño maduro, ya que, en general, además de la ocurrencia de plantas exóticas presentan distinto grado de degradación como consecuencia, principalmente, de la actividad ganadera (Soria 2016). Todos los fragmentos seleccionados para este estudio presentaron un estado comparable de conservación, con una estructura compleja de la vegetación en la que están presentes los estratos arbóreo, arbustivo y herbáceo. Es por ello que nos referimos a los sitios de estudio bajo el término "fragmentos de bosque", a pesar de no representar el Bosque Chaqueño maduro (Torrella and Adámoli 2006).

### *Diseño de muestreo*

Los muestreos se realizaron en un total de 14 fragmentos de bosque, que representan un gradiente de tamaño de fragmento entre 0.4 y 800 ha (Figura 1). Asimismo, para evaluar el efecto borde sobre la abundancia de recursos alimenticios, los muestreos se realizaron tanto en el borde como en el interior de cada uno de los fragmentos (ver la sección siguiente

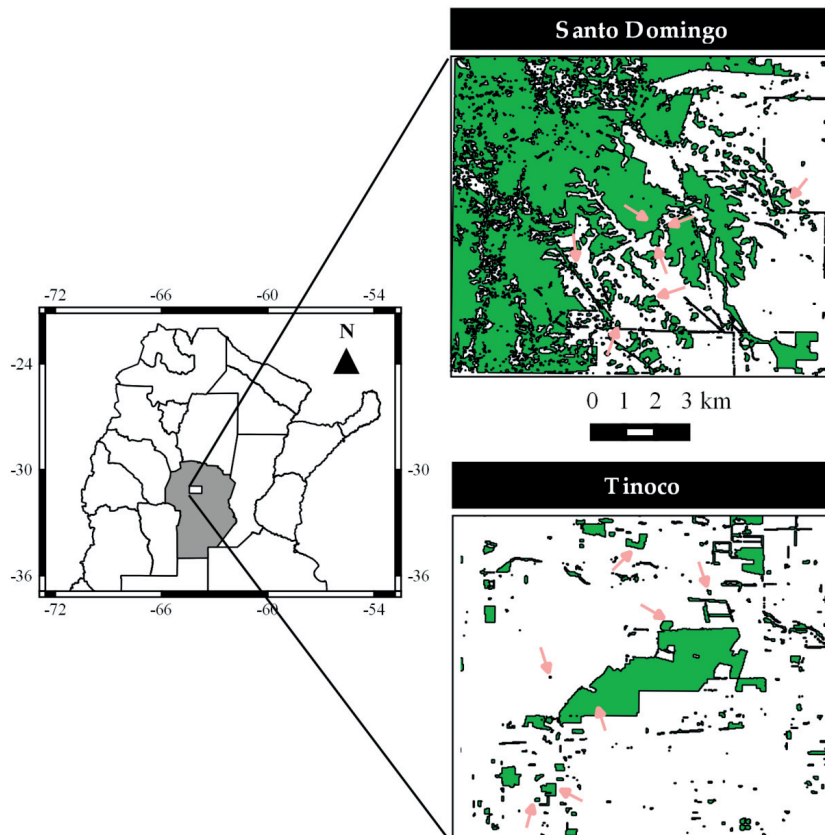
para más detalles). Por último, se estimó la cobertura de bosque en círculos de 300 m de radio con centro en cada uno de los 14 fragmentos estudiados. Los criterios para definir los fragmentos seleccionados, además de la variación en su tamaño y que tuviesen una estructura de la vegetación comparable, incluyen también la facilidad de acceder por los caminos disponibles y la factibilidad de conseguir los permisos de los respectivos propietarios. Para caracterizar la cobertura de la vegetación en cada paisaje de estudio (Figura 1) y calcular la cobertura de bosque alrededor de los fragmentos focales, se realizó un mapa de vegetación a partir de imágenes Landsat 5 TM (escena 229-82, 15 de septiembre 2010 y 5 de enero 2011, resolución 30x30 m).

#### Estimación de la abundancia relativa de recursos

La abundancia relativa de recursos potencialmente utilizados por las aves (ver Apéndice 1) fue estimada en verano (entre diciembre y marzo) y en invierno (entre junio y agosto), dentro de parcelas de 15x15 m ubicadas dentro de cada uno de los 14 fragmentos. En el verano se realizó la estimación de dichos recursos en seis parcelas

por cada fragmento: cuatro en el verano 2011-12 (dos en el borde y dos en el interior de los mismos) y dos en el verano 2012-13 (una en el borde y una en el interior). En el invierno se trabajó en cuatro parcelas por fragmento: dos en el invierno 2012 y dos en el invierno 2013 (una en el borde y una en el interior para cada temporada). Esto suma un total de 140 parcelas de estimación de alimento ( $6_{\text{parcelas-verano}} \times 14_{\text{fragmentos}} + 4_{\text{parcelas-invierno}} \times 14_{\text{fragmentos}} = 140$ ). Para decidir la localización de cada parcela dentro de los fragmentos se generaron puntos al azar mediante el programa QGIS 2.8 y luego se usó un sistema de posicionamiento geográfico (GPS) para llegar a cada uno de los puntos en el campo.

Estimación de la abundancia relativa de artrópodos. Se estimó el recurso potencialmente utilizado por especies de aves insectívoras de follaje (ver Apéndice 1) siguiendo la técnica de "cortes de ramas" descrita por Johnson (2000). Para ello se seleccionaron dos especies de árboles, *Celtis ehrenbergiana* y *Acacia caven*, por ser comunes en cada uno de los sitios del área de estudio y utilizadas como sustrato de forrajeo por especies de aves Passeriformes insectívoras de follaje (observación personal).



**Figura 1.** Imagen del área de estudio. Se observan los 14 fragmentos estudiados (señalados por flechas). Estos fragmentos están incluidos en dos paisajes de 12x12 km: Santo Domingo (31°10' S - 64°15' O, con 48.6% de cobertura de bosque y un área promedio por fragmento de 19.1 ha) y Tinoco (31°06' S - 63°52' O, con 11.4% de cobertura de bosque y un área promedio por fragmento de 5.3 ha). En cada paisaje se utilizaron 7 fragmentos.

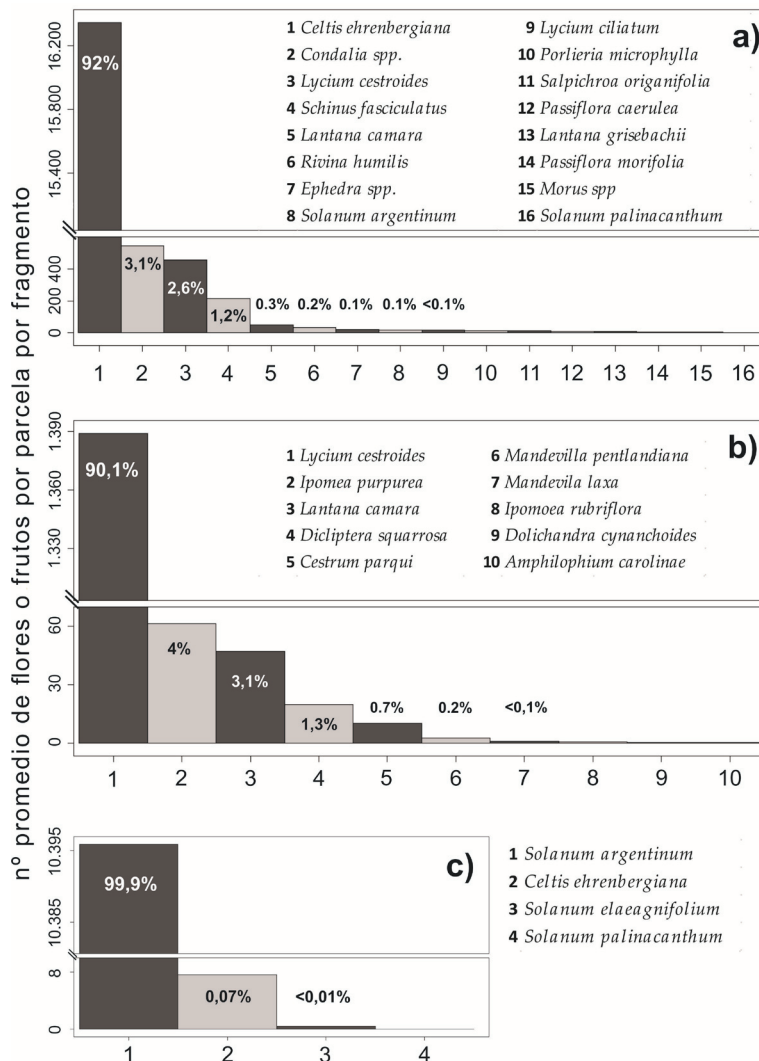
**Figure 1.** Study area showing the 14 forest patches studied (indicated with arrows). These forest patches are included in two landscapes (12x12 km): Santo Domingo (31°10' S - 64°15' W, with 48.6% of forest cover and mean patch size of 19.1 ha), and Tinoco (31°06' S - 63°52' W, with 11.4% of forest cover and mean patch size of 5.3 ha). At each landscape, 7 patches were used.



Las citadas especies de árboles se encuentran en todos los sitios muestreados, lo que permitió controlar la variabilidad entre especies de plantas para la localización de artrópodos. En cada parcela se cortaron dos ramas de cada especie (de un largo de ~45 cm), que fueron almacenadas en un freezer (-18 °C) hasta su procesamiento posterior. En el laboratorio, todos los artrópodos presentes en cada rama fueron removidos y posteriormente se estimó su biomasa. Cada muestra consistió en el total de artrópodos recolectados de las dos ramas de cada árbol. Debido a que la cantidad de vegetación cortada por árbol no fue exactamente igual, se pesaron ambas ramas a fin de estandarizar la variable de respuesta a posteriori. Para ello, cada muestra se expresó como el total de biomasa de artrópodos (en mg/100 g de vegetación cortada; peso húmedo) de cada especie de árbol (Johnson and Sherry 2001). Luego, para obtener un único valor por parcela, se promedió el valor

de la muestra de ambas especies de árboles consideradas.

Estimación de la abundancia relativa de frutos. Seleccionamos las especies vegetales para la estimación de este recurso basándonos principalmente en Ponce et al. (2012) y Díaz-Vélez et al. (2015). Se estimó el número total de frutos por parcela a partir del conteo de los frutos en cada individuo de todas las especies consumidas por aves frugívoras dentro de cada parcela, incluyendo árboles, arbustos, enredaderas y plantas herbáceas (Figura 2 a y c). En el caso de las plantas que presentaban una gran cantidad de frutos, esta estimación se realizó contando el número de frutos en tres ramas representativas de la planta y luego multiplicando el promedio de estas tres ramas por el número total de ramas con frutos del individuo (Ferrerías and Galetto 2010). Si bien los muestreos abarcaron una ventana temporal relativamente amplia, tanto durante el verano



**Figura 2.** Abundancia de frutos y flores que ofrece cada especie (abundancia promedio por especie por parcela). Especies que ofrecen frutos y flores durante el verano (en a y b, respectivamente), y especies que ofrecen frutos durante el invierno (en c).

**Figure 2.** Fruits and flowers abundance per plant species (mean abundance per species per plot). Fruits and flowers abundance during summer are shown in a and b, respectively, and fruits abundance during winter is shown in c.

como durante el invierno, algunas especies no florecen o fructifican durante los meses muestreados, por lo que la inferencia de los resultados de estimación de frutos y de flores (ver abajo) se limita al período muestreado.

Estimación de la abundancia relativa de flores. Seleccionamos las especies vegetales para estimar este recurso basándonos principalmente en Galetto y Bernardello (2003) y Sérsic et al. (2010). Se estimó el número de flores abiertas por parcela a partir del conteo de las flores en cada individuo de todas las especies de plantas potencialmente visitadas por colibríes (Apodiformes, Trochilidae) dentro de cada parcela, incluyendo árboles, arbustos, enredaderas y plantas herbáceas (Figura 2b), como un indicador de la abundancia de néctar (Malizia 2001; Galetto and Bernardello 2003). Para estimar esta variable se siguió la misma metodología detallada que para la abundancia de frutos (ver arriba).

Estimación de la abundancia relativa de semillas. En las esquinas de cada parcela se colectaron cuatro muestras de suelo de 15 cm de diámetro y 3 mm de profundidad, a fin de restringir la muestra a la parte del banco de semillas que probablemente esté disponible para la alimentación de aves principalmente Passeriformes (Robinson and Sutherland 1999; Moorcroft et al. 2002). Las cuatro muestras fueron combinadas, resultando una única muestra por parcela. En el laboratorio, las muestras fueron tamizadas utilizando mallas de tres granulometrías distintas (0.55x0.55 mm, 0.96x0.96 mm, 3.42x3.42 mm) y luego cada submuestra fue analizada a ojo desnudo y bajo lupa (la porción más fina), separando todas las semillas comprendidas en el rango de granulometría de 0.55 a 3.42 mm<sup>2</sup>. A continuación, se cuantificó la biomasa de semillas por muestra, considerando el total de semillas comprendidas en el rango de granulometría mencionado. Las semillas de tamaño menor o mayor al rango de malla mencionado no fueron consideradas como recurso ya que no serían consumidas por aves granívoras de porte pequeño o mediano (Blendinger and Ojeda 2001), que son la gran mayoría que habitan el Bosque Chaqueño.

#### *Análisis de datos*

Trabajamos con dos variables explicativas: área de los fragmentos (variable continua) y efecto borde (variable categórica con dos niveles: borde e interior). La variable

explicativa "cobertura de boque" fue removida de los análisis, ya que el valor de inflación de la varianza para esta variable fue mayor a tres (Zuur et al. 2009). Para evaluar la relación entre las variables explicativas y la abundancia relativa de cada uno de los recursos alimenticios (i.e., variables de respuesta) se realizaron modelos lineales mixtos. Como los muestreos se realizaron en dos paisajes los cuales presentan ciertas diferencias: Santo Domingo y Tinoco (Figura 1), los paisajes fueron usados como bloques. Las parcelas ubicadas en cada fragmento (6 para los análisis de verano y 4 para los de invierno) fueron consideradas como la variable aleatoria. Las variables de respuesta se expresaron como n° total de frutos por parcela, n° total de flores/parcela, mg de artrópodos/100 g de vegetación por parcela y g de semillas/parcela. Las variables respuesta fueron transformadas a logaritmo en base 10 para ajustar a los supuestos de los modelos. Los análisis fueron realizados mediante el uso del paquete nlme (Pinheiro et al. 2015) en el programa R (R Core Team 2016).

Se corrieron modelos lineales para cada especie vegetal que aportara al menos el 1% del total de frutos o flores estimadas respectivamente (ver Figura 2 para más detalles). Para ello se promediaron las abundancias de las parcelas según donde estuvieran ubicadas y se obtuvieron dos valores promedio por sitio: uno para el borde y otro para el interior, tanto para los frutos como para las flores. Esto se realizó a priori (en lugar de incluir todos los valores de cada parcela para cada especie vegetal) para disminuir la cantidad de valores cero y así poder ajustar los supuestos de los modelos. Sin embargo, para algunas especies se corrieron modelos inflados en cero ya que no ajustaban a los supuestos requeridos (i.e., *Condalia* spp., *Schinus fasciculatus* para en análisis de los frutos y *Lantana camara* para las flores).

Para evaluar si existen diferencias en la abundancia relativa de alimento (e.g., frutos, artrópodos y semillas) entre los periodos verano e invierno se realizó una prueba de Wilcoxon de medias pareadas. Para ello, cada valor promedio de abundancia relativa de alimento de un determinado sitio correspondiente a verano, fue pareado con el valor promedio del mismo sitio correspondiente al invierno. El recurso néctar (i.e., las flores ornitófilas) no fue considerado en este análisis, ya que durante el invierno no se registraron flores

potencialmente visitadas por aves, haciendo evidente por sí mismo el efecto estacional e imposibilitando comparaciones estadísticas.

## RESULTADOS

Registramos un total de 16 especies vegetales que ofrecen frutos potencialmente consumidos por especies de aves durante el verano (Figura 2a; Apéndice 1). *Celtis ehrenbergiana* aportó 92% del total de frutos estimados para esa estación del año (Figura 2a). Respecto a las flores potencialmente visitadas por colibríes, registramos un total de 10 especies, y *Lycium cestroides* aportó 90% del total (Figura 2b; Apéndice 1). En cambio, durante el invierno, sólo registramos cuatro especies con frutos potencialmente consumidos por aves frugívoras, entre las que *Solanum argentinum* aportó ~99% del total de frutos estimados (Figura 2c). No se registraron especies de plantas que presenten flores ornitófilas en invierno.

### Fragmentación y abundancia de flores y frutos

La abundancia total de frutos no se vio afectada significativamente por el área de los fragmentos ni por el efecto borde (i.e., comparación de la abundancia de frutos entre el borde e interior). Este patrón fue consistente entre estaciones (Tabla 1; Figura 3, 4). Asimismo, la abundancia total de flores durante el

verano no se vio afectada por ninguno de los dos indicadores de fragmentación (Tabla 1; Figura 3). Sin embargo, cuando analizamos a cada especie en particular, la abundancia de frutos de *C. ehrenbergiana* aumentó con la reducción del área de los fragmentos, mientras que la abundancia de frutos de *L. cestroides* fue mayor en el interior de los fragmentos respecto a los bordes (Tabla 2). Por otro lado, observamos una mayor abundancia de flores de *Ipomea purpurea* en el borde de los fragmentos respecto al interior de los mismos y una relación positiva entre la abundancia de flores de *L. camara* y el área de los fragmentos (Tabla 2).

### Fragmentación y abundancia de semillas y artrópodos

La abundancia de semillas en el suelo aumentó con la reducción del área de los fragmentos, y se observó una mayor abundancia en el borde respecto al interior de los fragmentos. Este patrón fue consistente entre estaciones (Tabla 1; Figura 3, 4). La abundancia de artrópodos no se vio afectada por ninguno de los indicadores de fragmentación en verano, pero sí durante el invierno, ya que aumentó con la reducción del área de los fragmentos, y se observó una mayor abundancia en el borde respecto al interior de los fragmentos (Tabla 1; Figura 3, 4).

**Tabla 1.** Resultados de los modelos lineales mixtos donde se muestran las relaciones entre las variables explicativas (e.g., área de los fragmentos y relación entre el borde y el interior de los mismos) y la abundancia de cada uno de los recursos alimenticios que pueden ser potencialmente consumidos por aves durante el verano y el invierno. Estimado: indica la pendiente de la relación entre el área de los fragmentos y la abundancia de cada recurso (para el caso de la variable continua), y la diferencia entre la media en la abundancia de un ítem alimenticio en particular ("recurso") entre el interior y el borde de los fragmentos en el caso de la variable categórica. E.S.: error estándar; t-valor: estadístico del modelo; P-valor: valor de significancia estadística. Las diferencias significativas están destacadas con un asterisco.

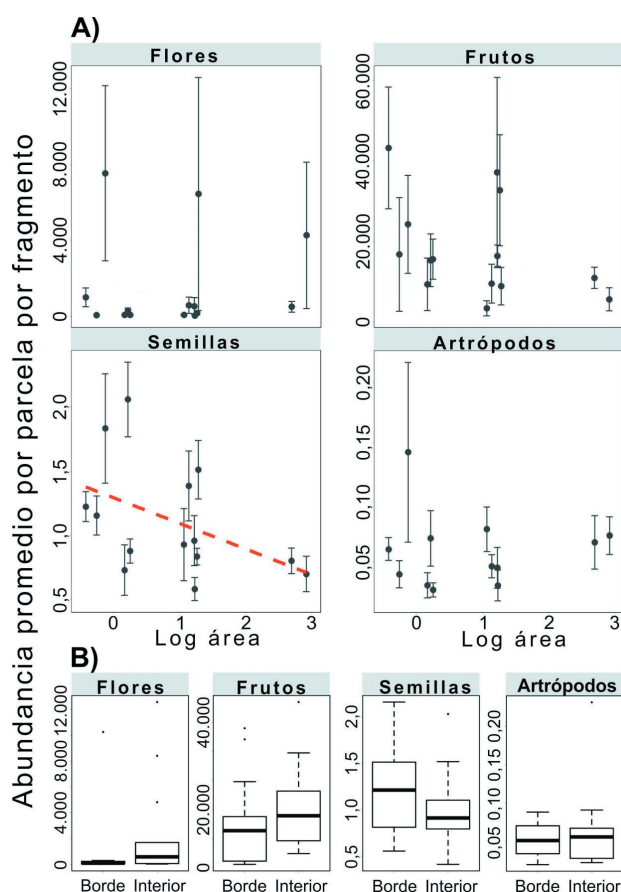
**Table 1.** Summary of linear mixed models showing the relationships between explanatory variables (patch size and relationship between edge and interior of the forest patches) and the abundance of each food item potentially consumed by birds during summer and winter. Estimate: indicates the slope between patch size and the abundance of each resource (in the case of the continuous variable); and the difference between the mean of each food item ("resource") between the interior and the edge of the forest patches in the case of the categorical variable. E.S.: standard error; t-value: statistic of the model; P-value: significance value. Significant differences are marked with an asterisk.

| Estación del año | Recursos                | Variables explicativas  | Estimado | E.S.   | t-valor | P-valor |
|------------------|-------------------------|-------------------------|----------|--------|---------|---------|
| Verano           | Flores                  | Log área                | 0.081    | 0.143  | 0.568   | 0.580   |
|                  |                         | Relación borde-interior | 0.256    | 0.262  | 0.982   | 0.329   |
|                  | Frutos                  | Log área                | -0.162   | 0.111  | -1.453  | 0.173   |
|                  |                         | Relación borde-interior | 0.282    | 0.219  | 1.285   | 0.203   |
|                  | Semillas                | Log área                | -0.074   | 0.026  | -2.868  | 0.015*  |
|                  |                         | Relación borde-interior | -0.085   | 0.041  | -2.074  | 0.041*  |
| Invierno         | Artrópodos              | Log área                | 0.032    | 0.042  | 0.760   | 0.463   |
|                  |                         | Relación borde-interior | 0.099    | 0.079  | 1.266   | 0.209   |
|                  | Frutos                  | Log área                | 0.436    | 0.295  | 1.479   | 0.166   |
|                  |                         | Relación borde-interior | -0.038   | 0.362  | -0.106  | 0.916   |
|                  | Semillas                | Log área                | -0.103   | 0.032  | -3.214  | 0.008*  |
|                  |                         | Relación borde-interior | -0.220   | 0.063  | -3.484  | 0.001*  |
| Artrópodos       | Log área                | -0.176                  | 0.059    | -2.953 | 0.013*  |         |
|                  | Relación borde-interior | -0.277                  | 0.117    | -2.363 | 0.022*  |         |

**Tabla 2.** Resultados de los modelos lineales que muestran las relaciones entre las variables explicativas (e.g., área de los fragmentos y relación entre el borde y el interior de los mismos) y la abundancia de frutos y flores de cada una de las especies de plantas que aportaron al menos el 1% del total del recurso estimado durante el verano. Estimado: indica la pendiente de la relación entre el área de los fragmentos y la abundancia de cada recurso (para el caso de la variable continua), y la diferencia entre la media en la abundancia de un ítem alimenticio en particular ("recurso") entre el interior y el borde de los fragmentos en el caso de la variable categórica. E.S.: error estándar; t-valor: estadístico del modelo; P-valor: valor de significancia estadística. Las diferencias significativas están destacadas con un asterisco.

**Table 2.** Summary of linear models showing the relationships between explanatory variables (patch size and relationship between edge and interior of the forest patches) and the abundance of fruits and flowers per plant species that produced at least 1% of the resource during the summer. Estimate: indicates the slope between patch size and the abundance of each resource (in the case of the continuous variable); and the difference between the mean of each food item ("resource") between the interior and the edge of the forest patches in the case of the categorical variable. E.S.: standard error; t-value: statistic of the model; P-value: significance value. Significant differences are marked with an asterisk.

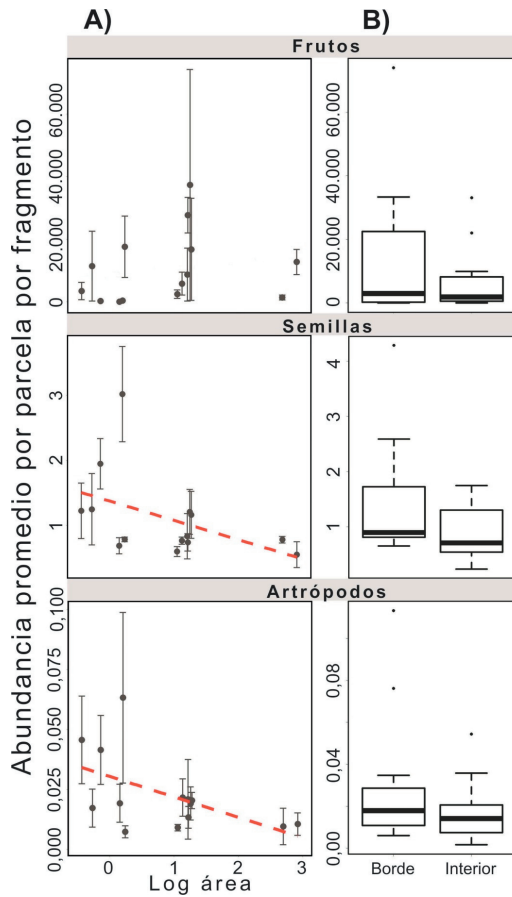
| Recursos                    | Variables explicativas  | Estimado | E.S.  | t-valor | P-valor |
|-----------------------------|-------------------------|----------|-------|---------|---------|
| <b>Frutos</b>               |                         |          |       |         |         |
| <i>Celtis ehrenbergiana</i> | Log área                | -0.188   | 0.086 | -2.173  | 0.039*  |
|                             | Relación borde-interior | 0.269    | 0.17  | 1.579   | 0.127   |
| <i>Condalia</i> spp.        | Log área                | 2.435    | 1.29  | 1.887   | 0.059   |
|                             | Relación borde-interior | 2.557    | 2.436 | 1.05    | 0.293   |
| <i>Lycium cestroides</i>    | Log área                | 0.077    | 0.226 | 0.342   | 0.735   |
|                             | Relación borde-interior | 1.324    | 0.445 | 2.974   | 0.006*  |
| <i>Schinus fasciculatus</i> | Log área                | -0.059   | 0.491 | -0.12   | 0.904   |
|                             | Relación borde-interior | -0.549   | 1.223 | -0.449  | 0.653   |
| <b>Flores</b>               |                         |          |       |         |         |
| <i>Lycium cestroides</i>    | Log área                | 0.067    | 0.272 | 0.249   | 0.806   |
|                             | Relación borde-interior | 0.851    | 0.534 | 1.593   | 0.124   |
| <i>Ipomoea purpurea</i>     | Log área                | -0.253   | 0.143 | -1.768  | 0.089   |
|                             | Relación borde-interior | -1.115   | 0.281 | -3.966  | 0.0005* |
| <i>Lantana camara</i>       | Log área                | 6.198    | 2.614 | 2.371   | 0.017*  |
|                             | Relación borde-interior | -2.688   | 3.017 | -0.891  | 0.373   |
| <i>Dicliptera squarrosa</i> | Log área                | 0.232    | 0.178 | 1.306   | 0.204   |
|                             | Relación borde-interior | 0.567    | 0.349 | 1.622   | 0.118   |



**Figura 3.** Relación entre la abundancia de recursos (abundancia promedio y error estándar para cada fragmento) potencialmente consumidos por aves registradas durante el verano y a) el área de los fragmentos, y b) la proporción entre el borde y el interior de los mismos.

**Figure 3.** Relationship between food abundance (average abundance and standard error per patch) potentially consumed by birds registered during the summer and a) patch size, and b) the edge-interior ratio.

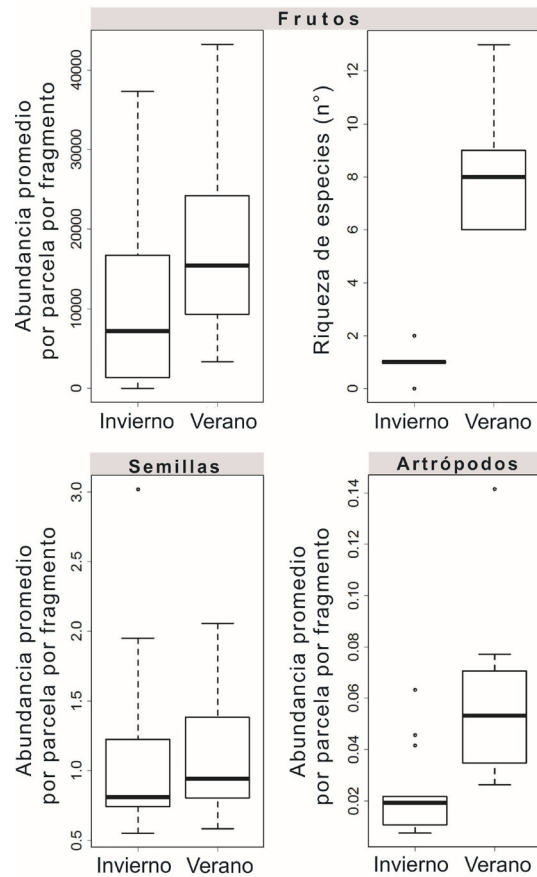




**Figura 4.** Relación entre la abundancia de recursos (abundancia promedio y error estándar para cada fragmento) potencialmente consumidos por aves registradas durante el invierno y a) el área de los fragmentos, y b) la proporción entre el borde y el interior de los mismos.

**Figure 4.** Relationship between food abundance (average abundance and standard error per patch) potentially consumed by birds registered during the winter and a) patch size, and b) the edge-interior ratio.

Con respecto a la estacionalidad de los recursos, la abundancia promedio de frutos por fragmento no disminuyó significativamente durante el invierno, si bien existe una tendencia a encontrarse una menor abundancia en dicha estación (prueba de Wilcoxon,  $P=0.15$ ; Figura 5). Sin embargo, la riqueza de especies que ofrecen frutos a las aves sí mostró una clara disminución durante el invierno; su valor medio (mediana) por fragmento fue de 1 especie para el invierno y de 8 para el verano (Figura 5). La abundancia promedio de artrópodos por fragmento fue significativamente mayor en verano que en invierno (prueba de Wilcoxon,  $P=0.001$ ; Figura 5), mientras que no hubo variación estacional



**Figura 5.** Comparación de la abundancia promedio de recursos potencialmente consumidos por aves entre estaciones. En particular para el caso de los frutos, también se muestra la comparación entre la riqueza de especies que ofrecen frutos durante el invierno y durante el verano.

**Figure 5.** Comparison of the average food abundance potentially consumed by birds between seasons. Particularly, for fruits, we also show the comparison between species richness that offer fruits during winter and summer is also shown.

en la abundancia promedio de semillas por fragmento (prueba de Wilcoxon,  $P=0.760$ ; Figura 5).

## DISCUSIÓN

De acuerdo con nuestro conocimiento, este es el primer trabajo que intenta conocer las posibles consecuencias de la fragmentación de la vegetación nativa sobre diferentes recursos alimenticios potencialmente utilizados por numerosas especies de aves en los remanentes de Bosque Chaqueño semiárido de Córdoba. Resulta sorprendente la marcada dominancia de *Celtis ehrenbergiana* y de *Lycium cestroides* durante el período de verano, que aportan

más de 90% de frutos ornitócoros y flores ornitófilas, respectivamente. De la misma manera, cabe destacar la dominancia de *Solanum argentinum*, que aporta casi la totalidad de frutos ornitócoros estimados durante el invierno. Estos resultados sugieren que estas especies podrían ser componentes clave para las aves frugívoras y nectarívoras en los remanentes de bosques con el actual estado de conservación dentro del área de estudio.

Contrario a nuestras predicciones, los indicadores de la fragmentación (i.e., disminución del área de los fragmentos de bosque, relación borde-interior) en este grupo de 14 sitios no afectarían negativamente la abundancia de artrópodos, frutos y flores. Los resultados aquí presentados sugieren que la abundancia de recursos potencialmente utilizados por aves en el área de estudio sería casi constante en el gradiente de fragmentación analizado, al menos en esta escala de análisis (escala de sitio). La abundancia de semillas se relacionó de forma negativa con el tamaño de los fragmentos y de manera positiva con la relación borde-interior (tanto durante el verano como el invierno), lo que concuerda con la segunda predicción. Este patrón podría estar dado por un aporte diferencial de semillas de especies ruderales o pioneras, que pueden ser beneficiadas por condiciones microclimáticas particulares presentes en pequeños fragmentos o en sus bordes (De Melo et al. 2006; Ewers and Banks-Leite 2013). Además, podría existir un menor consumo de semillas por parte de especies granívoras (e.g., hormigas y aves) en fragmentos más pequeños o en los bordes de los mismos (ver Marone et al. 1998a; Marone et al. 1998b).

Estos resultados resaltan la importancia de todos los remanentes de bosque en la región, incluso aquellos menores a una hectárea, que ofrecen variados recursos alimenticios en cantidades similares a los fragmentos de mayor tamaño para numerosas especies de aves registradas en los distintos sitios estudiados (ver Díaz Vélez et al. 2015; Verga et al. 2017; Apéndice 1). Sin embargo, como ya fue mencionado en la descripción del área de estudio, los fragmentos estudiados no representan el estadio maduro del bosque, por lo que ciertas respuestas negativas de la vegetación (relacionadas a los recursos estimados) podrían haber ocurrido anteriormente. Además, este estudio se restringió sólo a una de las fisonomías

del Chaco (i.e., bosque con cierto nivel de degradación), por lo que no sabemos qué relaciones podrían estar ocurriendo entre la fragmentación y los recursos potencialmente alimenticios para las aves en otras fisonomías de la vegetación natural del Bosque Chaqueño (ver Morello et al. 2005).

Resultó interesante encontrar tendencias significativas particulares y especie-específicas en algunas especies de plantas que producen frutos o flores, que no resultaron evidentes en el análisis general del conjunto de especies y las relaciones con el gradiente de fragmentación. En este sentido, la abundancia de frutos de *Lycium cestroides* y la abundancia de flores de *Lantana camara* mostraron una respuesta negativa a la fragmentación. Por el contrario, la abundancia de frutos de *Celtis ehrenbergiana* y la abundancia de flores de *Ipomea purpurea* mostraron una respuesta positiva a la fragmentación. Teniendo en cuenta que las especies de aves frugívoras y nectarívoras que habitan el área de estudio (ver Apéndice 1) no son especialistas en su dieta (ver de la Peña 2001), los resultados sugieren que éstas dispondrían al menos de algunos ítems abundantes que les permitirían subsistir en estos agro-ecosistemas. Es decir, la disminución de un ítem alimenticio podría estar compensada con el uso alternativo de otro (ver por ejemplo Lopez de Casenave et al. 2008). Por otro lado, estas tendencias opuestas frente al gradiente de fragmentación de varias de las especies frecuentes que ofrecen frutos y néctar en los sitios de estudios explicarían por qué no fue posible evidenciar las variaciones generales esperadas.

#### Variación estacional de los recursos

La abundancia total de frutos, si bien se observó una tendencia a disminuir durante el invierno, no varió significativamente durante las estaciones consideradas. Este patrón puede ser explicado considerando la gran producción de frutos en el sistema de estudio que tienen dos especies en momentos distintos del año: *Celtis ehrenbergiana*, dominante durante el verano en términos de cantidad de frutos producidos, y *Solanum argentinum*, que fue la principal productora de frutos ornitócoros durante el invierno. De todos modos, sería necesario ampliar la extensión espacial del estudio para comparar la producción estacional de frutos, ya que en otros sitios de la región ocurren otras especies de plantas

que producen frutos ornitócoros durante el invierno, como algunas incluidas dentro de la familia Loranthaceae (Galetto et al. 1990), y también especies exóticas invasoras como *Ligustrum* spp. (Tecco et al. 2006; Ferreras et al. 2008), *Lantana camara* (Grilli and Galetto 2009), *Pyracantha* spp. (Tecco et al. 2006, 2007), entre otras.

La estacionalidad mostró tener un marcado efecto sobre la abundancia relativa de artrópodos y presentó una disminución durante la estación invernal. Este patrón fue reportado en numerosos trabajos, en particular para regiones subtropicales (Pinheiro et al. 2002; Vasconcellos et al. 2010). Por el contrario, la abundancia relativa de semillas en el suelo no varió estacionalmente. Esto puede deberse a una asincronía en la fenología entre las distintas especies de plantas presentes en el área estudiada. Torres y Galetto (2011) mostraron que si bien existe un pico de floración durante la época húmeda, también se encuentran especies cuya fenología de dispersión de semillas coincide con la época seca. Los resultados sugieren que tanto el gremio de las aves insectívoras como nectarívoras serían los más expuestos a las variaciones estacionales de sus recursos alimenticios. En cambio, el gremio de las frugívoras lo estarían en una menor medida (al menos estarían expuestas a un marcado empobrecimiento en la diversidad de frutos durante el invierno), mientras que las aves granívoras aparentemente no lo estarían. Sin embargo, cabe aclarar que la estimación de los recursos realizados es una medida de cantidad (abundancia), pero no conocemos si

éstos están efectivamente disponibles para las especies de aves (ver Blendinger et al. 2012).

Algunos trabajos realizados en el Bosque Chaqueño o ambientes similares reportan una tendencia general negativa de la fragmentación del bosque sobre la comunidad o poblaciones de aves (Bucher et al. 2001; Mastrangelo and Gavin 2014; Verga et al. 2017). Considerando que las tendencias generales en este trabajo muestran que la abundancia de alimento no se relaciona negativamente con la fragmentación del bosque (al menos con los indicadores usados y en el área estudiada), es posible que existan otros factores que puedan explicar las respuestas negativas de las aves frente a la fragmentación del bosque (ver por ejemplo Henle et al. 2004; Bregman et al. 2014).

AGRADECIMIENTOS. A dos revisores anónimos por las sugerencias constructivas que hicieron sobre versiones anteriores de este trabajo, a V. Arcamone y Ma. L. Herrero por la ayuda en el campo. A C. Beluatti y a A. Orbe y su familia por su hospitalidad en el campo. A la Universidad Nacional de Córdoba (UNC), al IMBIV (UNC-CONICET) e IDEA (UNC-CONICET) por ser los organismos académicos en los cuales se enmarca esta investigación. Además, agradecemos al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET), a la Secretaría de Ciencia y Tecnológicas (SECyT-Universidad Nacional de Córdoba) y a FONCyT por el financiamiento aportado. L. Galetto y S. Peluc son miembros de la carrera de investigador del CONICET y profesores de la UNC. E. Verga y M. Landi son becarios del CONICET.

## REFERENCIAS

- Aguiar, A. V., and M. Tabarelli. 2010. Edge effects and seedling bank depletion: The role played by the early successional palm *Attalea oleifera* (Arecaceae) in the Atlantic forest. *Biotropica* **42**:158-166.
- Aguilar, R., and L. Galetto. 2004. Effects of forest fragmentation on male and female reproductive success in *Cestrum parqui* (Solanaceae). *Oecologia* **138**:513-520.
- Batalha, M. A., and W. Mantovani. 2000. Reproductive phenological patterns of Cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia* **60**:129-145.
- Blendinger, P. G., and R. A. Ojeda. 2001. Seed supply as a limiting factor for granivorous bird assemblages in the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology* **26**:413-422.
- Blendinger, P. G., R. A. Ruggera, M. G. Núñez Montellano, L. Macchi, P. V. Zelaya, M. E. Álvarez, E. Martín, O. O. Acosta, R. Sánchez, and J. Haedo. 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**:1298-1310.
- Bodrati, A., and S. A. Salvador. 2015. Termitas (Isoptera, Blattodea, Insecta) en la dieta de las aves argentinas. *Nuestras Aves* **5**:77-89.
- Bregman, T. P., C. H. Sekercioglu, and J. A. Tobias. 2014. Global patterns and predictors of bird species responses to forest fragmentation: Implications for ecosystem function and conservation. *Biological Conservation* **169**:372-383.
- Bucher, E. H. 1982. Chaco and Caatinga - South American arid savannas, woodlands and thickets. *Ecological Studies* **42**:48-79.

- Bucher, E., B. Costa Gorriz, and G. Leynaud. 2001. Bird diversity and forest fragmentation in the semiarid espinal woodland of Córdoba, Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 66:117-124.
- Burke, D. M., and E. Nol. 1998. Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on breeding Ovenbirds. *The Auk* 115:96-104.
- Codesido, M., and D. Bilenca. 2004. Variación estacional de un ensamble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco Argentino. *Biotropica* 36:544-554.
- da Silva, K. A., D. M. dos Santos, J. M. F. F. dos Santos, U. P. de Albuquerque, E. M. N. Ferraz, and E. de L. Araújo. 2013. Spatio-temporal variation in a seed bank of a semi-arid region in northeastern Brazil. *Acta Oecologica* 46:25-32.
- Dardanelli, S., M. L. Nores, and M. Nores. 2006. Minimum area requirements of breeding birds in fragmented woodland of Central Argentina. *Diversity and Distributions* 12:687-693.
- de la Peña, M. R. 2001. Observaciones de campo en la alimentación de las aves. *Rev. FAVE* 15:99-107.
- de la Peña, M. R. 2006. Observaciones de Campo en la Forma de Capturar el Alimento por Algunas Aves. *FAVE Sección Ciencias Veterinarias* 5:25-35.
- De Melo, F. P. L., R. Dirzo, and M. Tabarelli. 2006. Biased seed rain in forest edges: evidence from the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 132:50-60.
- del Castillo, R. F., and M. A. Pérez Ríos. 2008. Changes in seed rain during secondary succession in a tropical montane cloud forest region in Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 24:433-444.
- Díaz Vélez, M. C., W. R. Silva, M. A. Pizo, and L. Galetto. 2015. Movement patterns of frugivorous birds promote functional connectivity among Chaco Serrano woodland fragments in Argentina. *Biotropica* 47:475-483.
- Didham, R. K., V. Kapos, and R. M. Ewers. 2012. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos* 121:161-170.
- Evans, D. M., D. J. Levey, and J. J. Tewksbury. 2013. Landscape corridors promote long-distance seed dispersal by birds during winter but not during summer at an experimentally fragmented restoration site. *Ecological Restoration* 31:23-30.
- Ewers, R. M., and C. Banks-Leite. 2013. Fragmentation impairs the microclimate buffering effect of tropical forests. *PLoS one* 8.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487-515.
- Ferreras, A. E., and L. Galetto. 2010. From seed production to seedling establishment: Important steps in an invasive process. *Acta Oecologica* 36:211-218.
- Ferreras, A. E., C. Torres, and L. Galetto. 2008. Fruit removal of an invasive exotic species (*Ligustrum lucidum*) in a fragmented landscape. *Journal of Arid Environments* 72:1573-1580.
- Fischer, J., and D. B. Lindenmayer. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265-280.
- Galetto, L., and G. Bernardello. 2003. Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): an animal visitor's matter? *Plant Systematics and Evolution* 238:69-86.
- Galetto, L., L. M. Bernardello, and H. R. Juliani. 1990. Acerca del nectario, néctar y visitantes florales en *Ligaria cuneifolia* (Loranthaceae). *Darwiniana* 30:155-161.
- Galetto, L., R. Aguilar, M. Musicante, J. Astegiano, A. Ferreras, M. Jausoro, C. Torres, L. Ashworth, and C. Eynard. 2007. Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral* 17:67-80.
- Gavier, G. I., and E. H. Bucher. 2004. Deforestación de las Sierras Chicas de Córdoba (Argentina) en el período 1970-1997. *Academia Nacional de Ciencias* 101:1-27.
- Giraud, L., M. Kufner, R. Torres, D. Tamburini, V. Briguera, and G. Gavier. 2006. Avifauna del Bosque Chaqueño oriental de la provincia de Córdoba, Argentina. *Ecología Aplicada* 5:127-136.
- Githiru, M., L. A. Bennun, L. Lens, and C. Ogot. 2005. Spatial and temporal variation in fruit and fruit-eating birds in the Taita Hills, south-east Kenya. *Ostrich-Journal of African Ornithology* 76:37-44.
- González, E., A. Salvo, and G. Valladares. 2014. Arthropods on plants in a fragmented Neotropical dry forest: A functional analysis of area loss and edge effects. *Insect Science* 22:129-138.
- Grilli, G., and L. Galetto. 2009. Remoción de frutos de una especie invasora (*Lantana camara* L.) en el Bosque Chaqueño de Córdoba (Argentina). *Ecología Austral* 19:149-156.
- Grombone-Guaratini, M. T., and R. R. Rodrigues. 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18:759-774.
- Hansen, M. C., P. V. Potapov, R. Moore, M. Hancher, S. A. Turubanova, et al. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342:850-853.
- Henle, K., K. F. Davies, M. Kleyer, C. Margules, and J. Settele. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13:207-251.
- Hoyos, L. E., A. M. Cingolani, M. R. Zak, M. V. Vaieretti, D. E. Gorla, and M. R. Cabido. 2013. Deforestation and precipitation patterns in the arid Chaco forests of central Argentina. *Applied Vegetation Science* 16:260-271.
- Johnson, M. D. 2000. Evaluation of an arthropod sampling technique for measuring food availability for forest insectivorous birds. *Journal of Field Ornithology* 71:88-109.



- Johnson, M. D., and T. W. Sherry. 2001. Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica. *Journal of Animal Ecology* 70:546-560.
- Lopez de Casenave, J., V. R. Cueto, and L. Marone. 2008. Seasonal dynamics of guild structure in a bird assemblage of the central Monte desert. *Basic and Applied Ecology* 9:78-90.
- Malizia, L. R. 2001. Seasonal fluctuations of birds, fruits, and flowers in a subtropical forest of Argentina. *The Condor* 103:45-61.
- Marco, D. E., and S. A. Páez. 2002. Phenology and phylogeny of animal-dispersed plants in a Dry Chaco forest (Argentina). *Journal of Arid Environments* 52:1-16.
- Marone, L., B. Rossi, and D. López. 1998a. Granivore impact on soil seed reserves in the central Monte desert, Argentina. *Functional Ecology* 12:640-645.
- Marone, L., B. E. Rossi, and M. E. Horno. 1998b. Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert. *Plant Ecology* 137:143-150.
- Mastrangelo, M. E., and M. C. Gavin. 2014. Impacts of agricultural intensification on avian richness at multiple scales in Dry Chaco forests. *Biological Conservation* 179:63-71.
- Mayor, M. D., R. M. Bóo, D. V. Peláez, and O. R. Elýi. 1999. Seasonal variation of the seed bank of *Medicago minima* and *Erodium cicutarium* as related to grazing history and presence of shrubs in central Argentina. *Journal of Arid Environments* 43:205-212.
- Moorcroft, D., M. J. Whittingham, R. B. Bradbury, and J. D. Wilson. 2002. The selection of stubble fields by wintering granivorous birds reflects vegetation cover and food abundance. *Journal of Applied Ecology* 39:535-547.
- Morello, J., W. Pengue, and A. Rodríguez. 2005. Un siglo de cambios de diseño del paisaje: el Chaco Argentino. *Primeras Jornadas Argentinas de Ecología del Paisaje*. Buenos Aires. Pp. 1-31.
- Pinheiro J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar and R Core Team. 2015. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-120. URL: [CRAN.R-project.org/package=nlme](http://CRAN.R-project.org/package=nlme).
- Pinheiro, F., I. R. Diniz, D. Coelho, and M. P. S. Bandeira. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology* 27:132-136.
- Ponce, A. M., G. Grilli, and L. Galetto. 2012. Frugivoría y remoción de frutos ornitócoros en fragmentos del bosque chaqueño de Córdoba (Argentina). *Bosque* 33:07-08
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: [www.R-project.org](http://www.R-project.org).
- Robinson, R. A., and W. J. Sutherland. 1999. The winter distribution of seed eating birds: habitat structure, seed density and seasonal depletion. *Ecography* 22:447-454.
- Rodrigues, L. C., and M. Rodrigues. 2014. Flowers visited by hummingbirds in the open habitats of the southeastern Brazilian mountaintops: species composition and seasonality. *Brazilian Journal of Biology* 74:659-676.
- Sam, K., B. Koane, S. Jeppy, and V. Novotny. 2014. Effect of forest fragmentation on bird species richness in Papua New Guinea. *J. Field Ornithol* 85:152-167.
- Santos, D. M., K. A. Silva, J. M. F. F. Santos, C. G. R. Lopes, R. M. Pimentel, and E. Araújo. 2010. Variação espaço-temporal do banco de sementes em uma área de floresta tropical seca (caatinga)-Pernambuco. *Revista de Geografia (Recife)* 27:234-253.
- Schmidt, M. A. 2015. Política ambiental, avance de la frontera agropecuaria y deforestación en Argentina: el caso de la ley "de bosques." *Revista GeoPantanal* 18:121-139.
- Sérsic, A., A. Cocucci, S. Benítez-Vieyra, A. Cosacov, L. Díaz, et al. 2010. Flores del Centro de Argentina. Una Guía Ilustrada para conocer 141 especies típicas. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina.
- Sizer, N., and E. V. J. Tanner. 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia 91:135-142.
- Sodhi, N. S., L. H. Liow, and F. A. Bazzaz. 2004. Avian extinctions from tropical and subtropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:323-345.
- Soria, N. 2016. Invasión de plantas no nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba: Influencias de la fragmentación y uso ganadero. Tesis doctoral. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Pp. 151.
- Tecco, P. A., D. E. Gurvich, S. Díaz, N. PérezHarguindeguy, and M. Cabido. 2006. Positive interaction between invasive plants: the influence of *Pyracantha angustifolia* on the recruitment of native and exotic woody species. *Austral Ecology* 31:293-300.
- Tecco, P. A., S. Díaz, D. E. Gurvich, N. Perez Harguindeguy, M. Cabido, and G. A. Bertone. 2007. Facilitation and interference underlying the association between the woody invaders *Pyracantha angustifolia* and *Ligustrum lucidum*. *Applied Vegetation Science* 10:211-218.
- Torella, S., and J. Adámoli. 2006. Situación ambiental de la ecorregión del Chaco seco. Pp. 73-100 en: Brown, A., U. Martínez Ortiz, M. Acerbi, and J. Corcuera (eds.). Situación ambiental Argentina en el 2005. Buenos Aires, Argentina.
- Torres, C., and L. Galetto. 2011. Flowering phenology of co-occurring Asteraceae: a matter of climate, ecological interactions, plant attributes or of evolutionary relationships among species? *Organisms Diversity and Evolution* 11:9-19.
- Vasconcellos, A., R. Andreazze, A. M. Almeida, H. F. P. Araujo, E. S. Oliveira, and U. Oliveira. 2010. Seasonality of

- insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* **54**:471-476.
- Verga E. G., H. L. Sánchez Hüemöller, S. I. Peluc, and L. Galetto. 2017. Forest fragmentation negatively affects common bird species in subtropical fragmented forests. *Emu-Austral Ornithology* **117**:359-369.
- Wilson, M. C., X.-Y. Chen, R. T. Corlett, R. K. Didham, P. Ding, et al. 2016. Habitat fragmentation and biodiversity conservation: key findings and future challenges. *Landscape Ecology* **31**:219-227.
- Zak, M. R., M. Cabido, D. Cáceres, and S. Díaz. 2008. What drives accelerated land cover change in central Argentina? Synergistic consequences of climatic, socioeconomic, and technological factors. *Environmental Management* **42**: 181-189.
- Zanette, L., P. Doyle, and S. M. Trémont. 2000. Food shortage in small fragments: evidence from an area-sensitive passerine. *Ecology* **81**:1654-1666.
- Zarrilli, A. G., E. Gran, and C. Argentino. 2016. Transformaciones ambientales y producción agro- forestal: El Gran Chaco Argentino en el siglo XX. *História: Debates e Tendências* **16**:53-71.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. a. Saveliev, and G. M. Smith. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer.