

Variación Estacional de un Ensamble de Aves en un Bosque Subtropical Semiárido del Chaco Argentino¹

Mariano Codesido²

Sección Ornitología, Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/N° (1900) La Plata, Buenos Aires, Argentina
y

David Bilenca

Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4 Piso (1428) Buenos Aires, Argentina; e-mail: dbilenca@bg.fcen.uba.ar

ABSTRACT

We studied seasonal variation in bird assemblages in a Chaco subtropical semiarid forest, Santiago del Estero Province, Argentina. We carried out seven samplings during both breeding and non breeding periods, in order to assess the resident status and the trophic guild of each species. During the last four samplings we recorded bird populations using 30 fixed-radius points, in order to estimate bird density, species density, evenness, and species diversity. We found that: (1) the bird assemblage had 96 species (67 residents, 19 summer migrants, 1 winter migrant, 5 of doubtful residency and 4 species whose resident status was unknown); (2) higher values of species density, evenness and species diversity were found during breeding periods; and (3) higher community attributes were followed by higher densities of 4 trophic guilds: nectarivores, frugivores and short and long-flight insectivores during the breeding periods. Changes in guild densities were probably associated with the arrival of summer migrants and to seasonal fluctuations in food resources, which in turn promoted seasonal changes in species density and diversity. Different from observations in other avian assemblages of the Chaco, no temporal variations were observed in the terrestrial seedeaters guild. This could be due to the fact that our study site forests are located in a landscape matrix with agricultural fields and grasslands that may offer year-round seed supply. The Chaco subtropical semiarid forest seems to be an important breeding habitat for many migrant species from both Neotropical and Nearctic regions.

RESUMEN

Entre 1997 y 1999, se analizaron las variaciones estacionales de los atributos comunitarios (diversidad, densidad de especies y equitatividad) y de la densidad de gremios tróficos en un ensamble de aves del bosque subtropical semiárido del Chaco argentino. Se realizaron siete muestreos que abarcaron tanto los períodos reproductivos como los no reproductivos, lo que permitió clasificar a las especies según su estatus de residencia. En los cuatro últimos de esos siete muestreos se dispusieron 30 puntos de conteo de radio fijo dentro del bosque para hacer las estimaciones de densidad, densidad de especies, equitatividad y diversidad de aves. Los resultados indicaron: (1) que el ensamble estuvo compuesto por 96 especies (67 residentes, 19 migrantes estivales, 1 migrante invernal, 5 de residencia dudosas y 4 accidentales); (2) que los mayores valores de diversidad, densidad de especies y equitatividad se observaron durante períodos reproductivos; y (3) que los cambios en estos atributos comunitarios estuvieron acompañados por aumentos significativos en las densidades de los gremios de nectarívoros, insectívoros de vuelo corto, insectívoros de vuelo largo y frugívoros durante los períodos reproductivos. Es probable que los cambios estacionales observados en estos gremios estén asociados al aporte del componente migratorio estival y respondan a los incrementos en los niveles de recursos (néctar, frutos e insectos voladores) que tienen lugar en estos ambientes durante la estación húmeda. Estos cambios gremiales son los que en definitiva promueven los aumentos de los atributos comunitarios. A diferencia de lo observado para otros ensambles de aves en el Chaco, no detectamos variaciones temporales en el gremio de las semilleras terrestres. Esto podría deberse a que en el área de estudio los bosques están insertos en una matriz de paisaje que cuenta con áreas agrícolas y de pastizales que probablemente provean ofertas sostenidas de semillas a lo largo de todo el año. Es importante destacar la importancia de los bosques subtropicales semiáridos Chaqueños como hábitat de reproducción para las especies migrantes neotropicales y neárticas.

Key words: bird assemblages, trophic guilds, diversity, Chaco, Argentina, subtropical semiaridforest.

La mayor parte de los ambientes subtropicales son marcadamente estacionales y en general dicha es-

tacionalidad está asociada con los períodos de lluvias más que con las variaciones de la temperatura (Sarmiento 1972). Estas fluctuaciones estacionales afectan tanto a la estructura del hábitat como a la disponibilidad de los recursos, lo cual genera respuestas por parte de las especies de aves (Wiens

¹ Received 26 June 2002; revision accepted 11 May 2004.

² Autor para correspondencia; e-mail: marianolucas@hotmail.com

1989). Dos de las respuestas más notorias son los cambios en la composición específica del ensemble de aves y las variaciones en abundancia de sus poblaciones y gremios (*e.g.*, Herrera 1982, Avery & Van Ripper 1989, Loiselle & Blake 1991, Marone 1992a, Cueto & Lopez de Casenave 2000). En muchos casos, estos cambios obedecen al arribo de especies migrantes que se incorporan a ensambles residentes, mientras que en otros casos suelen estar asociados a variaciones estacionales en los usos de hábitats que localmente realizan las aves residentes.

En Argentina, los bosques subtropicales semiáridos del Chaco ocupan una superficie de 320,000 km² en la porción centro-norte del país, y en la actualidad son considerados una de las regiones de mayor prioridad de conservación en América del Sur (Janzen 1988, Beissinger *et al.* 1996). En lo que respecta a los estudios realizados sobre la avifauna del Chaco argentino, cabe mencionar que los aspectos biogeográficos están relativamente bien documentados (Short 1975, Nores *et al.* 1991), y en cuanto a los ensambles de aves ("assemblage"-sensu Fauth *et al.* 1996) se dispone de algunos estudios que describen aspectos ecológicos de los mismos (Capurro & Bucher 1982, 1986, Capurro 1985, Caziani 1996, Lopez de Casenave *et al.* 1998). Sin embargo, es poco lo que se conoce acerca de la variación estacional en la estructura de los ensambles de aves chaqueños (Capurro & Bucher 1988) y, hasta el momento, no se dispone de estudios que hayan analizado este aspecto para la zona del bosque subtropical semiárido del Chaco argentino. En este trabajo, reportamos en forma preliminar las variaciones estacionales de un ensemble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco argentino. Los objetivos del presente estudio fueron: (1) establecer si existen diferencias en la densidad de aves o en los atributos comunitarios del ensemble (diversidad, densidad de especies y equitatividad) a lo largo del año; (2) determinar cuáles son los gremios locales ("local guild" sensu Fauth *et al.* 1996) más sensibles a los cambios estacionales; y (3) inferir los factores que podrían estar produciendo los cambios observados.

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO.—El estudio se llevó a cabo en la estación experimental "La María" del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) en la provincia de Santiago del Estero, Argentina (28°03S, 64°15W). El clima es semiárido y continental, con una estacionalidad bien marcada (Ca-

brera 1976). La temperatura promedio anual es de 21°C con una mínima y una máxima promedio entre 14°C y 28°C, respectivamente. La precipitación promedio es de 550 mm anuales, de los cuales el 80 por ciento se concentran en primavera-verano durante los meses de octubre a marzo. La fisonomía del área está dominada por un bosque semiárido Chaqueño (Cabrera 1976), el cual comprende unas 4000 ha de bosque continuo, formando parte de una matriz de paisaje que también incluye áreas de bosque desarbustado (200 ha), y rodeando al bosque, hacia el norte y el oeste terrenos dedicados a la agricultura (1500 ha) y hacia el límite sur del bosque, áreas de pastizales naturales sobre antiguos cauces del Río Dulce (2000 ha). El bosque posee un estrato superior alto (mayor a 8 m), abierto, dominado por quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*, Apocynaceae) y quebracho colorado santiagueño (*Schinopsis quebrachocolorado*, Anacardiaceae). El estrato medio (de 4 a 8 m) lo integran ejemplares menos desarrollados de las dos especies mencionadas, además de algarrobo negro (*Prosopis nigra*, Fabaceae) y mistol (*Zizyphus mistol*, Rhamnaceae). El estrato arbustivo es muy denso y está compuesto por varias especies de garabatos (*Acacia praecox*, *Acacia furcatispina*, Fabaceae), brea (*Cercidium australis*, Fabaceae), atamisque (*Capparis atamisquea*, Capparidaceae), tala (*Celtis pallida*, Ulmaceae), tala blanca (*Achatocarpus praecox*, Achatocarpaceae) y sombra de toro (*Jodina rhombifolia*, Santalaceae). Finalmente, en el estrato herbáceo dominan *Trichloris crinita*, *Setaria* spp., *Gouinia paraguariensis* (Poaceae) y *Wissadula densiflora* (Malvaceae; Bilenca *et al.* 1999).

ESTATUS DE RESIDENCIA.—Entre marzo de 1997 y agosto de 1999 se llevaron a cabo siete muestreos de aves con el fin de establecer el estatus de residencia de cada especie. El primer muestreo se extendió desde el 7 al 15 de marzo de 1997, el segundo muestreo desde el 30 de julio al 6 de agosto de 1997, el tercer muestreo desde el 15 al 23 de diciembre de 1997, el cuarto muestreo desde el 22 al 30 de marzo de 1998, el quinto muestreo desde el 27 de julio al 3 de agosto de 1998, el sexto muestreo desde el 10 al 17 de diciembre de 1998 y el séptimo y último muestreo desde el 14 al 22 de agosto de 1999. Los muestreos se realizaron tanto dentro del bosque, sobre un área de 400 ha, como en los hábitats circundantes que conforman la matriz del paisaje. Cada muestreo tuvo una extensión de 8–9 días, comenzando desde el amanecer hasta las 1100 h de la mañana y por la tarde desde las 1400 h hasta las 1900 h totalizando en

promedio 9 horas diarias de observación. En cada día de observación se registraron todas las especies vistas y oídas, el ambiente donde se encontraban y cuando correspondía, el comportamiento de forrajeo y el ítem consumido. De acuerdo con las propuestas de Marone (1992b) y Juárez (1995), las aves fueron clasificadas en: (1) residentes, especies registradas durante todo el año; (2) migrantes estivales, especies registradas en el bosque únicamente durante primavera y verano (setiembre-marzo); (3) migrantes invernales, especies únicamente registradas durante otoño e invierno (abril-agosto); (4) dudosas, especies que aparecen ocasionalmente en el bosque, sin embargo, no son migrantes ya que se las puede encontrar a lo largo de todo el año presentes en otros hábitats vecinos (*e.g.*, pastizales, cultivos y hábitats riparios); y (5) accidentales, especies que, por contar con un único registro, no pudieron ser incluidas en ninguna de las categorías anteriores. A partir del análisis de diversas fuentes bibliográficas (Rappole *et al.* 1983, Chesser 1994, De graaf & Rappole 1995, Hayes 1995), y de acuerdo a la región de procedencia, se distinguió a su vez a las especies migrantes estivales entre (1) migrantes neotropicales, especies que nidifican en áreas templadas de América del Sur y migran hacia el norte durante el invierno austral; y (2) migrantes neárticas, especies que se reproducen en la región Neártica y en el invierno boreal migran hacia el Neotrópico.

CLASIFICACIÓN EN GREMIOS LOCALES.—A partir de observaciones de campo y de datos bibliográficos (Short 1975, Capurro & Bucher 1982, 1986, Davis 1993, Kratter *et al.* 1993, Caziani 1996, Lopez de Casenave *et al.* 1998), se agruparon a las especies de acuerdo a la principal característica de su dieta, del microhábitat donde encuentran su alimento o de las técnicas que utilizan para capturarlo en los siguientes gremios locales: omnívoras, depredadoras, carroñeras, semillas terrestres, semillas arbóreas, nectarívoras, insectívoras de corteza, insectívoras terrestres, insectívoras de follaje, insectívoras de vuelo corto, insectívoras de vuelo largo y frugívoras.

ATRIBUTOS COMUNITARIOS Y DENSIDAD DE GREMIOS LOCALES.—Entre marzo de 1998 y agosto de 1999 se realizaron cuatro muestreos (que corresponden al cuarto, quinto, sexto y séptimo muestreos ya descritos en Estatus de Residencia), dos de ellos durante el período reproductivo (octubre-marzo), que coincide con la estación húmeda, y los otros dos durante el período no reproductivo (abril-setiem-

bre), que coincide con la estación seca. Las poblaciones de aves fueron muestreadas mediante conteos en puntos de radio fijo de 25 m de radio y 20 m de altura, con una duración de 10 minutos (Hutto *et al.* 1986, Codesido & Bilenca 2000). Para ello, se distribuyeron 30 puntos de muestreo, separados entre sí por no menos de 150 m, dentro de una porción del bosque de una extensión de 200 ha. Los mismos 30 puntos fueron visitados en cada uno de los cuatro muestreos. Los conteos de aves fueron realizados por la mañana en las cuatro horas siguientes a la salida del sol. Cada muestreo se inició con el arribo al centro del punto y las aves que volaban fuera del punto de conteo al arribar el observador fueron consideradas presentes en el mismo (Hutto *et al.* 1986). No se incluyeron en los muestreos las especies de los gremios locales depredadoras (Accipitridae y Falconidae) y carroñeras (Cathartidae), ya que éstas normalmente sobrevolaban por encima de los 20 m establecidos como límite superior de los registros.

La abundancia de cada especie y de los gremios locales fueron estimadas mediante el número promedio de individuos por punto, sobre un total de 30 puntos de muestreo (Hutto *et al.* 1986). Seguidamente, se estimaron los atributos comunitarios y la densidad de los gremios locales correspondientes a las estaciones reproductiva y no reproductiva, para lo cual se calcularon los valores promedios de cada uno de los atributos y de las densidades obtenidas para los mismos 30 puntos durante los muestreos de 1998 y 1999.

Para cada punto de muestreo se calculó la diversidad de aves a través del complemento del índice de Simpson (Hill 1973), $Diversidad = 1/(\sum p_i^2)$ donde p_i es la proporción de la i -ésima especie en el total de individuos de la muestra. La densidad de especies fue expresada como el número promedio de especies por punto, sobre un total de 30 puntos de muestreo (Gotelli & Colwell 2001). La equitatividad en cada punto fue calculada con el índice propuesto por Alatalo (1981), usando la corrección descrita en Molinari (1989):

$$\text{Equitatividad} = (\arccoseno F_{2,1}/90)F_{1,2}$$

cuando $F_{2,1} > \sqrt{1/2}$ ó

$$\text{Equitatividad} = F_{2,1}^3$$

cuando $F_{2,1} < \sqrt{1/2}$, donde

$$F_{2,1} = (N_2 - 1)/(N_1 - 1);$$

$$N_1 = e^{(-\sum p_i \ln p_i)}; \quad \text{y} \quad N_2 = 1/(\sum p_i^2)$$

ANÁLISIS DE LOS DATOS.—Para comparar las proporciones de las especies insectívoras y semilleras que forman parte del ensemble de aves residentes con respecto a las especies insectívoras y semilleras que forman parte de las migrantes estivales se utilizó una prueba de χ^2 (Zar 1996).

Para comparar los atributos comunitarios y la densidad de los gremios locales entre los períodos reproductivos y no reproductivos se realizó la prueba no paramétrica de Wilcoxon para muestras apareadas (Siegel & Castellan 1988), debido a que los datos no ajustaron a una distribución normal, aún luego de haber probado diversas transformaciones. En todas las pruebas aplicadas se utilizó un nivel de significancia de 0.05.

RESULTADOS

ESTATUS DE RESIDENCIA Y GREMIOS LÓCALES.—Se registraron un total de 96 especies, de las cuales 67 fueron residentes, 19 migrantes estivales, una especie migrante invernal, 5 especies de residencia dudosa y 4 accidentales (Tabla 1). Dentro de las especies residentes, los gremios locales con mayor número de especies fueron las insectívoras de follaje, seguidas por las semilleras terrestres, las insectívoras de corteza y las depredadoras, quienes en conjunto representaron el 70 por ciento de las especies. La mayor parte de las especies estivales que arribaron durante la época reproductiva fueron insectívoras de follaje, insectívoras de vuelo corto e insectívoras de vuelo largo (79%; Tabla 2). De las 19 especies migrantes estivales, 18 fueron migrantes Neotropicales y sólo una (*Coccyzus americanus*) responde al sistema Neártico de migración (Tabla 1).

Durante el período reproductivo se observaron especies pertenecientes a gremios locales que no fueron detectados durante el período no reproductivo, como las frugívoras y las nectarívoras (Tabla 2). El ensemble de especies migrantes estivales tuvo una composición marcadamente distinta a la del ensemble residente en cuanto a sus hábitos alimentarios, con una sobrerrepresentación de especies insectívoras y una subrepresentación de especies semilleras (15 insectívoras y ninguna semillera para las migrantes estivales versus 36 insectívoras y 17 especies semilleras para las especies residentes; $\chi^2 = 4.96$; $P < 0.05$).

ATRIBUTOS COMUNITARIOS.—Tanto la diversidad como la equitatividad y la densidad de especies fueron significativamente mayores durante el período reproductivo que en el no reproductivo ($P < 0.01$; Tabla 3). La densidad total del ensemble de aves

alcanzó valores máximos durante el período reproductivo y los mínimos en el período no reproductivo, pero esta diferencia no fue estadísticamente significativa (Tabla 3).

DENSIDAD DE GREMIOS LÓCALES.—Los análisis a nivel de gremios locales revelaron una mayor densidad de nectarívoras, frugívoras, insectívoras de vuelo corto e insectívoras de vuelo largo durante el período reproductivo (Tabla 4). Por el contrario, no se observaron diferencias significativas en las densidades de semilleras entre ambos períodos, como así tampoco entre las insectívoras de corteza, las insectívoras terrestres o las insectívoras de follaje (Tabla 4).

Para el período reproductivo, la especie más abundante entre las nectarívoras fue *Chlorostilbon aureoventris* (0.94 ± 0.38 ind/ha; media y error estándar) y entre las frugívoras las especies más abundantes fueron *Elaenia parvirostris* (1.27 ± 0.49 ind/ha) y *Turdus amaurochalinus* (0.26 ± 0.25 ind/ha). Las especies más abundantes dentro de las insectívoras de vuelo corto fueron *Euscarthmus meloryphus* (1.36 ± 0.45 ind/ha), *Camptostoma obsoletum* (0.42 ± 0.28 ind/ha) presentes solamente en el período reproductivo y *Hemitriccus margaritaceiventer* (0.76 ± 0.33 ind/ha y 0.34 ± 0.29 ind/ha; período no reproductivo y reproductivo respectivamente) y *Suiriri suiriri* (0.17 ± 0.12 ind/ha y 0.68 ± 0.34 ind/ha) que fueron encontradas en ambos períodos. En tanto que *Myiarchus tyrannulus* (0.51 ± 0.32 ind/ha) y *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* (0.36 ± 0.22 ind/ha) fueron las especies más abundantes entre las insectívoras de vuelo largo para el período reproductivo. Entre las semilleras terrestres, las especies más abundantes fueron *Poospiza melanoleuca* (2.46 ± 1.07 ind/ha; 0.85 ± 0.52 ind/ha) y *Zonotrichia capensis* (0.34 ± 0.27 ind/ha y 0.68 ± 0.21 ind/ha), en tanto que *Saltator aurantirostris* (0.51 ± 0.30 ind/ha; 0.42 ± 0.26 ind/ha) fue la más abundante entre las semilleras arbóreas. *Lepidocolaptes angustirostris* (0.17 ± 0.12 ind/ha; 0.42 ± 0.30 ind/ha) fue la más abundante para los insectívoros de corteza, y las especies *Poliptila dumicola* (3.40 ± 1.31 ind/ha y 2.21 ± 0.87 ind/ha) y *Stigmatura budytoides* (1.78 ± 0.82 ind/ha y 1.02 ± 0.56 ind/ha) lo fueron entre las insectívoras de follaje.

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio preliminar sugieren que existen variaciones estacionales en la estructura del ensemble de aves del bosque subtropical semiá-

TABLA 1. *Continued.*

Especie	FAM	GL	ER	1997			1998			1999	
				Marzo	Agosto	Diciembre	Marzo	Agosto	Diciembre	Agosto	Agosto
<i>Molothrus bonariensis</i>	ICT	IT	?	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Agelaiodes badius</i>	ICT	IT	RE	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Caprimulgus parvulus</i>	CAP	VL	RE	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Hydropsalis torquata</i>	CAP	VL	?	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Knipolegus aterrimus</i>	TYR	VL	AC	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Knipolegus striaticeps</i>	TYR	VL	RE	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Knipolegus tyrannulus</i>	TYR	VL	ME-NEO	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Mjiarcbus tyrannulus</i>	TYR	VL	ME-NEO	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Mjiarcbus swainsoni</i>	TYR	VL	ME-NEO	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Griseotyrannus aurantiothrocrisatus</i>	TYR	VL	ME-NEO	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Tyrannus melancholicus</i>	HIR	VL	ME-NEO	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Progne tapera</i>	BUC	VC	RE	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Nysalrus maculipectus</i>	BUC	VC	RE	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Pachyrhamphus polychopterus</i>	TYR	VC	ME-NEO	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Camptostoma obsoletum</i>	TYR	VC	ME-NEO	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Sublegatus modestus</i>	TYR	VC	ME-NEO	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Suiriri suiriri</i>	TYR	VC	RE	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Serpophaga</i> spp. (4)	TYR	VC	RE	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Euscarthmus melorophus</i>	TYR	VC	ME-NEO	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	TYR	VC	RE	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Myiophobus fasciatus</i>	TYR	VC	RE	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Myiodynastes maculatus</i>	TYR	VC	RE	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Elaenia parvirostris</i>	TYR	FR	ME-NEO	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Turdus amaurochalinus</i>	TUR	FR	ME-NEO	*	*	*	*	*	*	*	*

¹ TIN: Tinnidae; CAT: Cathartidae; ACC: Accipitridae; COL: Columbidae; PSI: Psittacidae; CUC: Cuculidae; SRR: Strigidae; CAP: Caprimulgidae; TRO: Trochilidae; BUC: Buccconidae; PIC: Picidae; FUR: Furnariidae; DEN: Dendrocolaptidae; THA: Thamnophilidae; RHI: Rhinocryptidae; TYR: Tyrannidae; VIR: Vireonidae; HIR: Hirundinidae; TRO: Troglodytidae; POL: Polioptilidae; TUR: Turdidae; PAR: Parulidae; THR: Thraupidae; EMB: Emberrizidae; ICT: Icteridae.

² OM: omnivoras; CA: carroñeras; PR: depredadoras; ST: semilleras terrestres; SA: semilleras arbóreas; NE: nectarívoras; IC: insectívoras de corteza; IF: insectívoras de follaje; IT: insectívoras terrestres; VC: insectívoras de vuelo corto; VL: insectívoras de vuelo largo; FR: frugívoras.

³ RE: residente; MI: migrante estival neotropical; ME-NEO: migrante estival neotropical; ME-NEA: migrante estival neotropical; ? : dudosas; AC: accidental.

⁴ Incluyendo a *Serpophaga subristata* y *S. griseiceps*

TABLA 2. Número de especies por gremio local para el ensamble de aves residentes y para el ensamble de aves migrantes estivales del bosque de la estación experimental "La María" Pcia. Sgo. del Estero, Argentina.

	RESIDENTES	MIGRANTES
Insectívoras de follaje	15	5
Semilleras terrestres	13	
Insectívoras de corteza	9	
Depredadoras	9	
Insectívoras de vuelo corto	5	5
Insectívoras terrestres	5	
Semilleras Arbóreas	4	
Omnívoras	3	
Carroñeras	2	
Insectívoras de vuelo largo	2	5
Nectarívoras		2
Frugívoras		2
Total	67	19

ruido del Chaco que fue muestreado. Parte de esta variación está asociada al arribo de especies migrantes estivales durante el período reproductivo, las cuales constituyen, desde el punto de vista trófico, un subconjunto particular de especies de hábitos alimentarios diferentes a las que forman parte del ensamble de aves residentes. En efecto, durante la estación reproductiva arriban al bosque especies migrantes que crean gremios nuevos (*i.e.*, nectarívoras y frugívoras) en tanto que otras se incorporan a gremios preexistentes. Este arribo de especies migrantes contribuye al mismo tiempo a incrementar la riqueza específica y la equitatividad del ensamble durante la estación reproductiva.

La aparición de las nectarívoras estuvo estrechamente asociada al pico de floración de las especies herbáceas y arbustivas que se produce durante la estación húmeda (M. Codesido, obs. pers.; Poulin *et al.* 1993; Lefebvre *et al.* 1994; Brooks 1997). Por su parte, el aumento en la densidad de las aves frugívoras coincidió con la época de mayor abundancia de frutos que tiene lugar

durante los meses de la estación húmeda. La producción de frutos en especies como *Capparis atamisquea*, *Celtis pallida*, *Achatocarpus praecox* y *Jodina rhombifolia* comienza en primavera y finaliza en verano (Protomastro 1988). A fines de otoño se observó que las especies frugívoras *Elaenia parvirostris* y *Turdus amaurochalinus* abandonaron el área de estudio, coincidiendo con el periodo en que los frutos se vuelven escasos en este tipo de bosque (Protomastro 1988, Caziani 1996). Estos resultados coinciden con los de Levey (1988), de Loiselle y Blake (1991, 1994) y Malizia (2001), quienes han señalado que la disponibilidad de frutos incide sobre los cambios temporales en la densidad de aves frugívoras.

Los otros dos gremios que mostraron mayores densidades durante la estación reproductiva fueron las insectívoras de vuelo corto y las de vuelo largo, aunque en este caso, y a diferencia de las nectarívoras y frugívoras, estos gremios también cuentan con representantes entre las especies residentes del ensamble. El aumento de las insectívoras de vuelo

TABLA 3. Promedios y error estándar (entre paréntesis) para la diversidad, densidad de especies (especies/ha), equitatividad y densidad total (ind/ha) obtenidos de ensambles de aves durante el periodo no reproductivo y el periodo reproductivo, en la estación experimental "La María" Pcia. Sgo. del Estero, Argentina.

	PERIODO		
	No reproductivo	Reproductivo	
Diversidad	1.38 (0.24)	2.27 (0.26)	**
Densidad de especies	7.98 (1.56)	12.90 (1.61)	**
Equitatividad	0.50 (0.10)	0.84 (0.10)	***
Densidad Total	13.43 (2.72)	17.43 (2.46)	NS

** P < 0.01; *** P < 0.001 (Prueba no paramétrica de Wilcoxon para muestras pareadas; N = 30)

TABLA 4. Promedios y error estándar (entre paréntesis) para las densidades gremiales expresados como individuos/hectárea, obtenidos de ensambles de aves durante el periodo no reproductivo y reproductivo en la estación experimental "La María" Pcia. Sgo. del Estero, Argentina.

Densidad Gremial (ind/ha)	Riqueza	PERIODO		
		No reproductivo	Reproductivo	
Semilleros terrestres	7	3.57 (0.96)	3.23 (0.76)	NS
Semilleros arbóreos	1	0.51 (0.23)	0.43 (0.31)	NS
Nectarívoras	2	0	0.94 (0.31)	*
Insectívoras de corteza	3	0.51 (0.28)	0.77 (0.28)	NS
Insectívoras terrestres	1	0.09 (0.09)	0.17 (0.17)	NS
Insectívoras de follaje	18	7.82 (1.73)	6.72 (1.21)	NS
Insectívoras de vuelo corto	4	0.94 (0.29)	2.81 (0.65)	*
Insectívoras de vuelo largo	3	0	0.85 (0.33)	*
Frugívoras	2	0	1.53 (0.38)	**

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ (Prueba no paramétrica de Wilcoxon; $N = 30$)

coincide con el incremento de la disponibilidad de insectos voladores que forman parte de su dieta durante esa temporada (Protomastro 1988, Caziani 1996, Brooks 1997). Los insectos constituyen el recurso más diverso en el bosque subtropical semiárido, no sólo en diversidad sino también desde el punto de vista de los microhábitats (corteza, suelo, follaje y espacio aéreo) en que están disponibles para las aves insectívoras (Caziani 1996). En este sentido, cabe destacar que el 79 por ciento de las especies migrantes que arribaron al área de estudio son insectívoras, constituyendo el 62 por ciento de la densidad total de las especies migrantes. Estos resultados son consistentes con la hipótesis de Karr (1976) que predice que las mayores variaciones estacionales se presentarán en el gremio de las insectívoras.

Por otra parte, no se notaron variaciones estacionales en la densidad total del ensamble, ni tampoco en los gremios de semilleras, insectívoras de corteza, insectívoras terrestres e insectívoras de follaje. Llamativamente, las semilleras terrestres no variaron temporalmente sus abundancias en este bosque, en contraste con el patrón descrito por Capurro *et al.* (1982, 1986), quienes detectaron incrementos significativos en las abundancias de semilleras durante los periodos no reproductivos en bosques del Chaco árido de la provincia de La Rioja. Una posible explicación de esta diferencia puede ser que en nuestra área de estudio los bosques estudiados están insertos en una matriz de paisaje que cuenta con pastizales y zonas agrícolas que probablemente provean ofertas sostenidas de semillas a lo largo del año, y que de este modo permitirían a

las semilleras terrestres no tener que realizar movimientos migratorios entre periodos.

Consideramos que las características climáticas de la zona, con una estacionalidad hídrica marcada y concentrada durante primavera y verano podría estar fomentando los cambios en la disponibilidad de los recursos y promoviendo los aumentos que se observan en diversidad, densidad de especies y equitatividad del ensamble de aves durante el período reproductivo. Estos cambios en la disponibilidad de los recursos, asociado al fuerte componente migratorio estival, estarían promoviendo las variaciones estacionales en los gremios de nectarívoras, frugívoras e insectívoras de vuelo corto y de vuelo largo que forman parte del ensamble. Es necesario realizar nuevos estudios que se extiendan por periodos más prolongados y a otras áreas del Chaco para corroborar el alcance temporal y espacial de los patrones presentados en este trabajo.

Por último, la importancia del aporte migratorio estival destaca la relevancia de los bosques semiáridos chaqueños como hábitat de reproducción de muchas especies migrantes Neotropicales, e incluso de migrantes Neárticas.

AGRADECIMIENTOS

A la Lic. Andrea Drozd y al Lic. Patrick Gado de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata quienes proveyeron una considerable asistencia en la logística y en los trabajos de campo. A los ingenieros R. Renolfi, A. Fumagalli, H. y A. Pérez, C. Kunst y a los Sres. L. Ibañez y Cejas y al personal que trabaja en el INTA -EEA Santiago del Estero- por su hospitalidad y por la colaboración brindada para la realización de este trabajo. Al Dr. V. Cueto, al Dr. J. Lopez

de Casenave y al Lic. G. Marateo por las revisiones realizadas al manuscrito. Al Dr. Rosendo Fraga por la revisión realizada a la lista de especies. Este trabajo ha sido parcialmente financiado por el Consejo Nacional de In-

vestigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) PIA No. 6278, y por la American Bird Conservancy y la U.S. Fish and Wildlife Service, Grant #P-98D031.

LITERATURA CITADA

- ALATALO, R. V. 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos* 37: 199–204.
- AVERY, M., y C. VAN RIPPER III. 1989. Seasonal changes in bird communities of the Chaparral and blue oak-woodlands in central California. *Condor* 91: 288–295.
- BEISSINGER, S. R., E. C. STEADMAN, T. W. WOHLGENANT, G. BLATE, y S. ZACK. 1996. Null models for assessing ecosystem conservation priorities: threatened birds as titres of threatened ecosystems in South America. *Conserv. Biol.* 10: 1343–1352.
- BILENCA, D. N., R. RENOLFI, M. CODESIDO, P. BALLA, M. BRASSIOLO, A. FUMAGALLI, y P. ARAUJO. 1999. Evaluación preliminar de un sistema silvopastoril en el Chaco Semiárido Santiagueño. *Gerencia Ambiental* 20: 204–211.
- BROOKS, D. M. 1997. Avian seasonality at a locality in the central Paraguayan Chaco. *Hornero* 14: 193–203.
- CABRERA, A. L. 1976. *Regiones Fitogeográficas Argentinas*. Editorial ACME, Buenos Aires, Argentina.
- CAPURRO, H. A. 1985. *Ecología de las comunidades de aves semilleros en el bosque chaqueño occidental*. Tesis de doctorado, Univ. Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- , y E. H. BUCHER. 1982. Poblaciones de aves semilleros y disponibilidad de semillas en el bosque chaqueño de Chamental. *Ecosur* 9: 117–131.
- , y ———. 1986. Variación estacional en la comunidad de aves del bosque chaqueño de Chamental. *Physis*, Secc. C, 44: 1–6.
- , y ———. 1988. Lista comentada de las aves del Bosque Chaqueño de Joaquin V. González, Salta, Argentina. *Hornero* 13: 39–46.
- CAZIANI, S. M. 1996. *Interacción plantas-aves dispersoras en un bosque chaqueño semiárido*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- CODESIDO, M., y D. N. BILENCA. 2000. Comparación de los métodos de transectas de faja y de conteos de puntos de radio fijo en una comunidad de aves del bosque semiárido santiagueño. *Hornero* 15: 85–91.
- CUETO, V. R., y J. LOPEZ DE CASENAVE. 2000. Seasonal changes in bird assemblages of coastal woodlands in east-central Argentina. *Stud. Neotrop. Fauna & Environm.* 35: 173–177.
- CHESSER, R. T. 1994. Migration in South America: an overview of the austral system. *Bird Conserv. Int.* 4: 91–107.
- DAVIS, S.E. 1993. Seasonal status, relative abundance, and behavior of the birds of Concepción, Departamento Santa Cruz, Bolivia. *Fieldiana, Zoology*, N.S., N° 71.
- DEGRAAF, R. M., y J. H. RAPPOLE. 1995. *Neotropical migratory birds. Natural history, distribution, and population change*. Cornell University Press, New York.
- FAUTH, J. E., J. BERNARDO, M. CAMARA, W. J. RESETARITS, J. VAN BUSKIRK, y S. A. MCCOLLUM. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. *Am. Nat.* 147: 282–286.
- GOTELLI, N. J., y R.K. COLWELL. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 4: 379–391.
- HAYES, F. E. 1995. Definitions for migrant birds: What is a neotropical migrant? *Auk* 112: 521–523.
- HERRERA, C. M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63: 773–785.
- HILL, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427–432.
- HUTTO, R. L., S. M. PLETCHET, y P. HENDRICKS. 1986. A fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding season use. *Auk* 103: 593–602.
- JANZEN, D. H. 1988. Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. In: E. O. Wilson (Ed.), *Biodiversity*, pp. 130–137. National Academic Press, Washington, D.C.
- JUAREZ, M. C. 1995. Estatus de residencia y categorización trófica de las aves en la reserva natural isla Martín García, Río de la Plata superior. *Neotrópica* 41: 83–88.
- KARR, J. R. 1976. Seasonality, resource availability and community diversity in tropical bird communities. *Am. Nat.* 110: 337–343.
- KRATTER, A. W., T. S. SILLET, R. T. CHESSER, J. P. O'NEILL, T. A. PARKER III, y A. CASTILLO. 1993. Avifauna of a Chaco locality in Bolivia. *Wilson Bull.* 105(1): 114–141.
- LEFEBVRE, G., G. POULIN, y R. McNEIL. 1994. Temporal dynamics of mangrove bird communities in Venezuela, with special reference to migrant warblers. *Auk* 111: 405–415.
- LEVEY, D. J. 1988. Spatial and temporal variations in Costa Rican fruits and fruit-eating bird abundance. *Ecol. Monogr.* 58: 251–269.
- LOISELLE, B., y J. BLAKE. 1991. Temporal variations in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72: 180–193.
- , y ———. 1994. Annual variations in birds and plants of a tropical second growth woodland. *Condor* 96: 368–380.
- LOPEZ DE CASENAVE, J., J. P. PELOTTO, S. M. CAZIANI, M. MERMOZ, y J. PROTOMASTRO. 1998. Responses of avian assemblages to a natural edge in a Chaco semiarid forest in Argentina. *Auk* 115: 425–435.

- MALIZIA, L. R. 2001. Seasonal fluctuations of birds, fruits and flowers in a subtropical forest of Argentina. *Condor* 103: 45–61.
- MARONE, L. 1992. Seasonal and year to year fluctuations of bird populations and guilds in the Monte Desert, Argentina. *J. Field Ornithol.* 63: 294–308.
- . 1992. Estatus de residencia y categorización trófica de las especies de aves de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán, Mendoza. *Hornero* 13: 207–210.
- MOLINARI, J. 1989. A calibrated index for the measurement of evenness. *Oikos* 56: 319–326.
- MAZAR BARNETT, J., y M. PEARMAN. 2001. Lista comentada de las aves Argentinas. Lynx Editions. Barcelona, España.
- NORES, M., D. YZURIETA y S. SALVADOR. 1991. Lista y distribución de las aves de Santiago del Estero, Argentina. *Bol. Acad. Nac. Cienc., Córdoba* 59: 157–196.
- PROTOMASTRO, J. J. 1988. Fenología y mecanismos de interacción en un bosque chaqueño occidental. Tesis Doctoral Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- POULIN, B., G. LEFEBVRE, y R. McNEIL. 1993. Variation in bird abundance in tropical arid and semiarid habitats. *Ibis* 135: 432–441.
- RAPPOLE, J. H., E. S. MORTON, T. E. LOVEJOY, y J. L. RUOS. 1983. Neartics avian migrants in the Neotropics. U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington D.C.
- SARMIENTO, G. 1972. Ecological and floristic convergence between seasonal plant formations of Tropical and Sub-tropical South America. *J. Ecol.* 60: 367–410.
- SHORT, L. L. 1975. A zoogeographic analysis of the South American Chaco avifauna. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 154: 163–352.
- SIEGEL, S., y N. CASTELLAN. 1988. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. Second edition. McGraw-Hill International, Singapore.
- WIENS, J. A. 1989. The ecology of bird communities. Vol. 1. Foundations and patterns. Cambridge Univ. Press, Cambridge, England.
- ZAR, J. H. 1996. Biostatistical analysis. 3rd ed. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
-