

## FRAGMENTACION DEL BOSQUE NATIVO DEL SUR DE CHILE: EFECTOS DEL AREA Y LA FORMA SOBRE LA BIODIVERSIDAD DE AVES

Fragmentation of the native rainforest of southern Chile: effects of the area and shape on the biodiversity of birds

JAIME RAU<sup>1</sup> Y ALBERTO GANTZ<sup>1,2</sup>

### RESUMEN

Presentamos evidencias del efecto del área y la forma de fragmentos sobre la biodiversidad de especies de aves del bosque nativo del sur de Chile.

Con tres ortofotos cubrimos 173 km<sup>2</sup> donde observamos un total de 171 fragmentos. Elegimos al azar 50, para conocer su distribución de frecuencias de tamaños y, de manera sistemática, 18 para realizar estimaciones de riqueza y abundancia de especies de aves en estaciones acústico-auditivas. Para relacionar el área (A) y la riqueza de especies (S) usamos cuatro modelos de regresión. Efectuamos un análisis de residuos del mejor modelo predictor y analizamos su poder estadístico. Para cuantificar el "efecto de borde" utilizamos tres índices de forma euclidianos y realizamos un análisis fractal.

Encontramos una densidad cercana a un fragmento/km<sup>2</sup>. El 70 % de los 50 fragmentos varió entre 0,01-0,2 km<sup>2</sup>. Los 18 fragmentos variaron entre 0,03-3,4 km<sup>2</sup> y presentaron entre 8-18 especies de aves. El "archipiélago" de fragmentos presentó un total de 26 especies. Los mayores coeficientes de determinación y poder estadístico fueron para la regresión logarítmica y la regresión de potencia:  $S=14,9A^{0,167}$ . Reducciones de un 90 % en el área de los fragmentos significan una pérdida cercana al 32 % de su riqueza de especies. La dimensión fractal del archipiélago ( $D_f=1,35$ ) sugirió que los fragmentos fueron de formas tortuosas y no euclidianas. Encontramos una correlación negativa entre el índice perimetral y la riqueza de especies de aves.

### INTRODUCCION

Debido al aumento de la frontera silvoagropecuaria,

### ABSTRACT

Herein, we present evidence of the effect of the area and shape of fragments on the biodiversity of bird species of native forest of southern Chile.

In three orthophotos we cover 173 sq. km. where we counted 171 fragments. To know its frequencies distribution we chose 50 fragments at random and, in a systematic way, another 18 to make estimations of bird species richness and abundance. These were estimated with points counts. To relate the area (A) and the species richness (S) we used four regression models. We carried out an analysis of residuals of the best predictor model of the regression and a power analysis. To assess "edge effect" we used three Euclidian indices of shape and a fractal analysis.

We found a gross density of near one fragment/sq. km. Seventy percent of the 50 forest remnants ranged between 0.01-0.2 sq. km. The 18 fragments varied between 0.03-3.4 sq. km. and support between 8-18 bird species. The "archipelago" of patches supports a total of 26 bird species. The logarithmic and the power regression model ( $S=14.9A^{0.167}$ ) provided the highest coefficients of determination and statistical power. A decrease of a 90 % in the area of fragments would mean the loss of near 32 % of their associated bird species richness. The fractal dimension of the archipelago ( $D_f=1.35$ ) suggested those patches were convoluted and tortuous and non-Euclidian in shape. We found a statistically significant negative correlation between the perimeter-to-area ratio and the total bird species richness.

KEYWORDS: Biodiversity. Birds. Fragmentation. Temperate rainforest. Z allometric exponent.

la ecorregión del bosque valdiviano, como otros biomas del mundo, ha sido fuertemente fragmentada en la última centuria (véase una revisión en Andrén 1994). Actualmente, el paisaje está estructurado por matrices antrópicas continuas, análogas a océanos, que rodean a fragmentos aislados discontinuos de bosque nativo secundario análogos a islas (*i.e.*, "islas virtuales" *sensu* Preston 1960, Diamond y May 1976).

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología, Departamento de Ciencias Básicas, Universidad de Los Lagos, Casilla 933, Osorno-Chile. E-mail: JRau@ULagos.Cl

<sup>2</sup>Dirección actual: Departamento de Biología Evolutiva, Universidad de Siena, Siena, Italia.

La teoría del aislamiento biogeográfico fue formalmente postulada por MacArthur y Wilson (1963, 1967) y aplicada a paisajes fragmentados por Harris (1984). Dicha teoría se basa en tres hipótesis: (a) del equilibrio o del área *per se*; (b) de la heterogeneidad del hábitat y (c) del muestreo pasivo (*cf.* Westman 1985).

La primera hipótesis postula una relación proporcional entre el área y la riqueza de especies (un descriptor grueso pero muy relacionado con la diversidad). Así, si el área aumenta un orden de magnitud la riqueza de especies se duplica (Wilson y Willis 1975, Caughley y Sinclair 1994). Alternativamente, si el área disminuye diez veces la riqueza de especies disminuye a la mitad (Diamond y May 1976, Caughley y Sinclair 1994). Generalmente, la relación especies-área ha sido explicada matemáticamente por el modelo potencial de Arrhenius (1921) y el modelo exponencial de Gleason (1922). El primero es el de mayor valor práctico, porque relaciona en un gráfico de escalas logarítmicas el área, A (variable independiente), versus la riqueza de especies, S (variable dependiente), pudiéndosele expresar en su forma alométrica como  $S=cA^z$ . En esta ecuación c es el intercepto y z es la pendiente. El exponente z varía generalmente entre 0,12-0,17 (islas de hábitat virtuales) y entre 0,20-0,35 (islas oceánicas reales) (MacArthur y Wilson 1967, Westman 1985).

Debido al estrecho rango de valores que ha presentado ese exponente, en estudios empíricos efectuados en diferentes hábitats y con diferentes especies vegetales y animales, es que ha sido criticado, aduciendo que sería sólo el resultado de la distribución normal logarítmica de la abundancia de especies, especialmente si se han utilizado muestras extremas, constituidas tanto por áreas muy pequeñas como por áreas muy grandes (May 1975, Martin 1981, véase revisión en Connor y McCoy 1979). Aun sabiéndose que otras funciones explican mejor la distribución de especies, las discrepancias han continuado. Como en el caso de toda teoría, ha habido seguidores (*e.g.*, Patterson 1991) y detractores de ella (*e.g.*, Boecklen *et al.* 1991). A nuestro juicio, el principal valor heurístico de la hipótesis del área *per se* es que, verificándose que el modelo alométrico se cumple, de ella es posible predecir, a partir del valor recíproco del antilogaritmo del exponente, la pérdida potencial de especies vía extinciones locales ante reducciones en las áreas de un orden de magnitud, *i.e.*, equivalente al 90 % de pérdida del hábitat original (*cf.* Caughley y Sinclair 1994, Pimm y Askins 1995, Myers 1997).

En Chile, varias investigaciones- observacionales-correlacionales recientes, realizadas en bosques

templado-húmedos primarios costeros o secundarios de la depresión intermedia del sur y en un bosque primario relicto en el Norte Chico del país, han demostrado que la disminución del área de los fragmentos boscosos remanentes es un predictor estadísticamente robusto de la disminución concomitante en la abundancia y riqueza de los ensambles taxonómicos de especies de aves que éstos contienen (Willson *et al.* 1994; Rozzi *et al.* 1995, 1996; Gantz y Rau 1999, Cornelius *et al.* 2000).

Aunque se ha sugerido que, además del área, la forma de los fragmentos es también otro factor a considerar, debido al "efecto península", que aumentaría a su vez el "efecto de borde" (véanse Harris 1988 y Yahner 1988, para definiciones de este último concepto), en áreas de formas elongadas o irregulares (*e.g.*, MacArthur & Wilson 1967, Diamond 1975, Diamond & May 1976, Wilson & Willis 1975), todavía existe poca evidencia empírica que sustente estas predicciones, derivadas también de la teoría del aislamiento biogeográfico; pero un estudio reciente sí ha encontrado una correlación negativa entre la riqueza de especies de aves y un índice de forma euclidiano, además de una dimensión fractal mayor que la unidad, sugiriendo que los fragmentos de formas irregulares y tortuosas contendrían menos especies que aquellos de formas más simples y regulares (Rau *et al.* 2000).

En este trabajo analizamos, con énfasis en los aspectos metodológicos, el efecto que tiene el área y la forma de fragmentos de bosques secundarios sobre la densidad relativa y riqueza de especies de aves asociadas a ellos en sur de Chile.

## MATERIALES Y METODOS

### 1.- Área de estudio

Nuestra área de estudio correspondió a la depresión intermedia de la provincia de Osorno, X Región, sur de Chile. Seleccionamos 18 fragmentos de bosque nativo secundario [ortofotos Quebrada Honda (3425), Nueva Esperanza (3246) y Río Rahue (3263); escala 1: 20.000; Instituto Geográfico Militar, 1993], de un total de 171 remanentes boscosos (*i.e.*, 10,5 %) existentes en una superficie de 173 km<sup>2</sup>, localizada entre los 40°45' S-72°45' W y 41°00' S-73°00' W (véase mapa en Gantz & Rau 1999). También elegimos al azar 50 fragmentos (*i.e.*, 29,2 %), para conocer la distribución estadística de sus frecuencias de tamaños. En el laboratorio, medimos las áreas, A (km<sup>2</sup>), de cada uno de los fragmentos con un planímetro digital.

## 2.- Densidad relativa y riqueza de especies de aves asociadas a los fragmentos boscosos

Para evitar el efecto del muestreo pasivo (*cf.* Coleman *et al.* 1982), y durante dos años consecutivos, (asumimos que no hubo variación estacional ni anual) determinamos la composición, riqueza y densidad instantánea de aves presentes en el núcleo de los fragmentos, empleando la metodología de las estaciones acústico-auditivas dentro y más allá de un radio fijo de detección, *r* (Bibby *et al.* 1992), que se estimó en 30 m (*i.e.*, cada estación tuvo un área de  $\pi r^2 = 0,003 \text{ km}^2$ ;  $\pi = 3,1416$ ) (para más detalles véase Gantz y Rau 1999). Si se asume que la detectabilidad declina exponencialmente ( $e = \text{base de los logaritmos naturales}$ ) con la distancia (*d*), según el modelo (Greenwood 1996):

$$e^{-kd^2} \quad (1)$$

donde *k* es una constante; la densidad relativa,  $D_r$  (puesto que las detecciones son específicas de especie, Bibby *et al.* 1992), puede obtenerse según la fórmula (Bibby *et al.* 1992, Greenwood 1996):

$$D_r = 10^4 [(n_1 + n_2 / \pi r^2 m) \ln(n_1 + n_2) / n_2] \quad (2)$$

donde *r* es el radio de la primera zona (la segunda se extiende desde *r* a infinito),  $n_1$  es el número de aves detectadas dentro de *r*,  $n_2$  es el número de aves detectadas más allá de *r*, *m* es el número de estaciones (una por fragmento, en nuestro caso) y  $10^4$  es un factor de conversión. Las aves vistas u oídas en las dos zonas de cada estación se registraron durante 8 minutos (*cf.* Schlatter y Murúa, Rozzi *et al.* 1996, Jiménez 2000). Para hacer comparables nuestros resultados con aquellos publicados por Willson *et al.* 1994, Rozzi *et al.* 1996, Cornelius *et al.* 2000), en este trabajo sólo consideramos a aves terrestres asociadas a ambientes boscosos y excluimos a las aves rapaces, sí consideradas en Gantz y Rau (1999).

## 3.- Forma de los fragmentos

Los perímetros, *p* (km), de cada uno de los fragmentos se midieron 2 a 3 veces con un curvómetro digital, utilizándose como valor final el promedio de las mediciones efectuadas. Se utilizaron índices de forma euclidianos cuya nomenclatura sigue a Forman (1997):

### (a) INDICE PERIMETRAL:

$$p/A \quad (3)$$

Entrega valores altos para fragmentos pequeños, de formas elongadas y perímetros dentados y valores bajos para fragmentos grandes, de formas compactas y perímetros no quebrados (Helzer y Jelinski 1999).

### (b) INDICE DE DIVERSIDAD DE PATTON

$$R = p/2(\pi A)^{1/2} \quad (4)$$

Varía entre uno (círculo perfecto) e infinito (formas no circulares) (Patton 1975). Es invariante de escala (*i.e.*, permite comparar parches de diferentes áreas y formas, Ripple *et al.* 1991). De acuerdo con Henao (1988) puede clasificarse en los siguientes rangos de clase: fragmentos redondos ( $R < 1,25$ ); ovals-redondos ( $R = 1,25-1,50$ ); ovals-oblongos ( $R = 1,51-1,75$ ); rectangulares-oblongos ( $R = 1,76-2,00$ ) e irregulares ( $R > 2,00$ ).

### (c) INDICE DE COMPACTACION

$$K_f = 1/R \quad (5)$$

Varía entre cero (fragmentos con mayor exposición periférica a la matriz) y uno (fragmentos compactos, menos expuestos a los presumibles efectos negativos de la matriz) (Unwin 1979).

Siguiendo los principios de la geometría no euclidiana (*sensu* Poincaré 1952), obtuvimos la dimensión fractal ( $D_f$ ) del conjunto de fragmentos (*i.e.*, el "archipiélago") a través de la regresión logarítmica entre *p* (variable independiente) y *A* (variable dependiente). Empleando este método,  $D_f$  se obtiene dividiendo a la constante dos por la pendiente obtenida (*cf.* McGarigal y Marks 1995). Expresando *p* y *A* en *m* y *m*<sup>2</sup>, respectivamente, también calculamos la dimensión fractal para cada fragmento discreto ( $D_f$ ) del archipiélago, mediante la fórmula (*cf.* McGarigal y Marks 1995):

$$D_f = 2 \log p / \log A \quad (6)$$

En ambos casos, para fragmentos bi-dimensionales,  $D_a$  y  $D_f$  varía entre uno (formas euclidianas) y dos (formas fractales).

La dimensión fractal, una medida cuantitativa de complejidad paisajística (Turner 1989), también invariante de escala y estadísticamente robusta (*cf.* Ripple *et al.* 1991), es considerada el descriptor más *ad hoc* para cuantificar la fragmentación de diferentes tipos de paisajes (*cf.* Robinette y Hargis 1995).

#### 4.- Análisis estadísticos

Para conocer la relación entre el área y la riqueza de especies se utilizaron cuatro modelos de regresión: (Véanse detalles en Gantz y Rau 1999).

Si se utilizan logaritmos base 10, la pérdida (%) potencial de especies predichas que se extinguirían ( $E$ ) puede calcularse a partir de  $z$ , resolviéndose:

$$E=100[1-(1/\text{antilog } z)] \quad (7)$$

Para establecer a cuáles de los diferentes modelos teóricos de regresión se ajustaron mejor los datos empíricos obtenidos se utilizaron los siguientes criterios: (a) que el exponente  $z$  fuese distinto de cero (*i.e.*, no nulo) y (b) que el valor del coeficiente de determinación fuese alto (más cercano a 100 % mejor predicción del modelo). También se obtuvo la desviación estándar de los residuos de las regresiones empleadas ( $\sigma$ ). A partir de los valores de  $z$  y  $\sigma$  se realizó un análisis de poder estadístico para cada modelo, utilizándose el programa computacional desarrollado por Dupont y Plummer (1990). El valor de  $S$  predicho por la ecuación alométrica (fórmula 10) se comparó con los valores de  $S$  observados para cada fragmento mediante una prueba de chi-cuadrado para bondad de ajuste ( $X^2$ ). Para comparar el exponente alométrico obtenido por Gantz y Rau (1999) y el calculado en este trabajo se usó la prueba "t" de Student (Zar 1974).

Cuando los datos obtenidos no se ajustaron a la distribución estadística normal de Gauss, y/o el tamaño de la muestra fue bajo (*i.e.*,  $n < 25$ ; cf. McGarigal y Marks 1995), se utilizaron para todos los análisis y comparaciones efectuadas pruebas estadísticas no paramétricas

estándar, *e.g.*, se empleó la mediana en vez de la media aritmética; se usó la prueba de correlación de rangos de Spearman y la prueba de Kolmogorov-Smirnov para una muestra, para comparar las frecuencias teóricas esperadas de acuerdo a una distribución versus las frecuencias empíricas observadas (Siegel 1956).

## RESULTADOS

### 1.- Efecto del área de los fragmentos sobre la densidad relativa y riqueza de especies de aves

Los 171 fragmentos presentes en los 173 km<sup>2</sup> del área de estudio representaron una densidad absoluta total de *ca.* un fragmento/km<sup>2</sup>. Los 50 fragmentos variaron entre 0,01-2 km<sup>2</sup>. De éstos, 35 (70 %) se distribuyeron en el intervalo menor de clases de frecuencias absolutas (0,01->0,2 km<sup>2</sup>). La distribución de estas frecuencias observadas (ver Fig. 3 en Gantz y Rau 1999) no difirió estadísticamente de las frecuencias teóricas esperadas de acuerdo a la distribución exponencial negativa (Prueba de Kolmogorov-Smirnov para una muestra;  $DN=0,354$ ;  $P=0,345$ ). Los 18 fragmentos estudiados variaron entre 0,03-3,4 km<sup>2</sup> y presentaron un área mediana igual a 0,4 km<sup>2</sup>. Es decir, hubo una diferencia de dos órdenes de magnitud entre el fragmento más pequeño y el más grande. Seis de los 18 fragmentos (33,3 %) estuvieron conectados por corredores ribereños, mientras que 12 (66,7 %) correspondieron a fragmentos aislados (más detalles serán publicados en un trabajo aparte, Rau *et al.*, ms. en preparación.). La mediana de la distancia promedio entre los fragmentos fue igual a 1,6 km y varió entre 0,9-5,1 km.

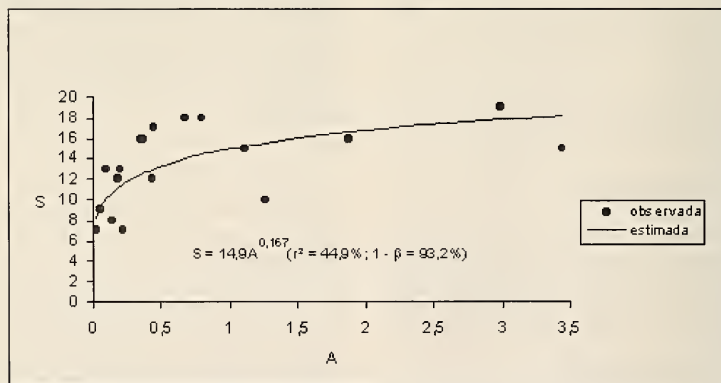


FIGURA 1. Riqueza observada y estimada de especies de aves ( $S$ ) en el sur de Chile de acuerdo a la regresión de potencia (Arrhenius 1921).  $A$  es el área (km<sup>2</sup>).



TABLA 1. Densidad relativa, riqueza de especies de aves observada por fragmento y riqueza de especies de aves esperada según el modelo alométrico definido por la regresión de potencia.

Área del fragmento (km <sup>2</sup> )	Densidad relativa (n° individuos/especie/ha)	Riqueza observada	Riqueza esperada
0,03	13,0	7	8,3
0,06	8,5	9	9,3
0,10	8,0	13	10,1
0,14	7,5	8	10,7
0,18	4,5	12	11,2
0,20	14,9	13	11,4
0,22	6,3	7	11,6
0,35	10,6	16	12,5
0,37	11,3	16	12,6
0,44	8,8	12	13,0
0,45	6,8	17	13,0
0,68	10,9	18	14,0
0,80	9,6	18	14,4
1,12	8,7	15	15,2
1,27	7,6	10	15,5
1,88	6,2	16	16,6
2,98	6,6	19	17,9
3,44	6,7	15	18,3

En general, los 18 fragmentos presentaron una composición florística similar (*e.g.*, en su diversidad de altura del follaje), aunque tuvieron algunas pequeñas diferencias en su estructura vegetacional, *e.g.*, en su densidad de árboles, cobertura del dosel y estructura etárea (Gantz *et al.*, ms. en preparación).

La riqueza de especies de aves terrestres no rapaces varió entre 8-18 con un valor mediano igual a 14 especies. El archipiélago de fragmentos de bosque secundario presentó una riqueza total igual a 26 especies. La lista con la composición de especies de aves (nomenclatura basada en Araya y Millie 1998) se pre-

senta en el Apéndice 1. Allí se observa que del total de especies una fue introducida, el mirlo argentino, *Molothrus bonariensis* (3,8 %), mientras que diez fueron especies residentes (38,5 %). Por otro lado, nueve géneros fueron monoespecíficos (34,6 %). Las familias dominantes fueron Rhinocryptidae (todas las especies residentes) y Tyrannidae (sólo una especie residente). Gantz y Rau (1999) se han referido ya a la identidad de las especies más afectadas por la fragmentación en bosques secundarios del sur de Chile.

La densidad relativa total varió entre 4,5-14,9 individuos/especie/fragmento, con un valor mediano

TABLA 2. Modelos de regresión y su ajuste para la relación entre el área, A (variable independiente), y la riqueza de especies de aves, S (variable dependiente). Se señalan el intercepto, c; la pendiente, z, y sus errores estándar (E.E.); el coeficiente de determinación, r<sup>2</sup> (%); la desviación estándar de los residuos ( $\sigma$ ) y el poder estadístico, 1 -  $\beta$ , para una probabilidad estadística, P, de un 95 %. A excepción de la regresión exponencial, que emplea logaritmos naturales (ln), las regresiones logarítmica y de potencia utilizan logaritmos base 10 (log).

Modelo de regresión	c $\pm$ E.E.	P	z $\pm$ E.E.	P	r <sup>2</sup>	$\sigma$	1 - $\beta$
Regresión lineal	11,88 $\pm$ 1,09	(***)	1,847 $\pm$ 0,858	(*)	22,5	3,5	0,538
Regresión logarítmica	15,21 $\pm$ 0,86	(***)	4,608 $\pm$ 1,272	(**)	45,1	3,0	0,936
Regresión de potencia (Arrhenius 1921)	1,17 $\pm$ 0,03	(***)	0,167 $\pm$ 0,046	(**)	44,9	0,1	0,932
Regresión exponencial (Gleason 1922)	2,43 $\pm$ 0,09	(***)	0,150 $\pm$ 0,072	(ns)	21,1	0,3	0,501

(\*) P &lt; 0,05

(\*\*) P &lt; 0,01

(\*\*\*) P &lt; 0,001

(ns) P &gt; 0,05

igual a 8,3 (Tabla 1). Ninguno de los cuatro modelos de regresión empleados predijo de manera significativa una relación entre el área de los fragmentos y la densidad relativa. El coeficiente de determinación más alto apenas alcanzó un 13,2 % (regresión lineal) y ninguna pendiente fue estadísticamente significativa. Tampoco hubo correlación entre la densidad relativa y la riqueza de especies de aves ( $r_s=0,059$ ;  $P=0,808$ ), sugiriendo la ausencia de una densidad compensatoria (*sensu* MacArthur *et al.*, 1972) para la disminución de especies en fragmentos pequeños.

También en la Tabla 1, y en la Fig. 1, presentamos la riqueza observada de especies y aquella predicha con el modelo alométrico que encontramos. Puede observarse el buen ajuste del modelo teórico a los datos empíricos ( $X^2=11,720$ ;  $P=0,817$ ).

En la Tabla 2 se presentan los cuatro modelos de regresión utilizados para establecer una relación entre el área y la riqueza de especies. De ellos sólo tres presentaron pendientes significativamente diferentes de cero (regresión lineal, logarítmica y de potencia). La pendiente para la regresión exponencial no fue estadísticamente diferente de cero. De los tres primeros modelos sólo la regresión logarítmica y la regresión de potencia (en ese orden) presentaron los coeficientes de determinación y el poder estadístico más altos. Dada la similitud de ambos modelos y, dada la ventaja práctica de la regresión de potencia, en lo que sigue nos referiremos sólo a este último modelo.

Recalculados los datos de Willson *et al.* (1994) los cuatro modelos de regresión presentaron pendientes estadísticamente diferentes de cero. Otra vez, la regresión logarítmica presentó un coeficiente de determinación ( $r^2=94\%$ ) ligeramente superior a la regresión de potencia ( $r^2=90\%$ ). Para este último modelo obtuvimos un coeficiente alométrico  $z=0,094 \pm 0,011$  ( $P=0,00003$ ). Cornelius *et al.* (2000) también recalcularon los datos de Willson *et al.* (1994) y obtuvieron un valor de  $z=0,101$ . La pequeña diferencia con el exponente obtenido por nosotros, se debe a que excluimos del análisis a una especie de ave rapaz (el tijuque, *Milvago chimango*), pero que Cornelius *et al.* (2000) sí consideraron en su análisis de regresión. Recalculados los datos de Rozzi *et al.* (1996) (ellos sólo emplearon el modelo logarítmico), encontramos el mismo patrón que para los datos de Willson *et al.* (1994). En el caso de la regresión de potencia coincidimos exactamente con Cornelius *et al.* (2000), en cuanto al valor encontrado para el exponente alométrico. Presentamos esos datos en la Tabla 3. Aun cuando en este estudio excluimos a las aves rapaces, el exponente alométrico calculado ahora ( $z=0,167 \pm 0,046$  ( $P=0,002$ ), a pesar de ser ligeramente mayor, no difirió ( $t=2,032$ ;

$P>0,50$ ;  $g.l.=34$ ) de aquel que calculamos antes (Gantz y Rau 1999), para todo el ensamble de aves terrestres incluyendo a las aves rapaces ( $z=0,148 \pm 0,038$ ;  $P=0,001$ ). Puede observarse en esa tabla que los valores para  $z$  variaron entre 0,094 (valor recalculado a partir de los datos de Willson *et al.* 1994) y 0,250 (Cornelius *et al.* 2000). El valor mediano de esos exponentes fue  $z=0,158$ . A partir de esos exponentes puede predecirse el porcentaje de pérdida de especies ante reducciones de un 90 % en el área de los fragmentos. Estos valores variaron entre 19,5 % (valor calculado a partir de los datos de Willson *et al.* 1994) y 43,8 % (valor calculado a partir de los datos de Cornelius *et al.* 2000). El valor mediano predicho para la pérdida potencial de aves en bosques relictos y bosques nativos chilenos fue igual a un 30,4 %.

## 2.- Efecto de la forma de los fragmentos sobre la densidad relativa y riqueza de especies de aves

En la Tabla 4 se presentan tres índices de forma euclidianos y la dimensión fractal para cada uno de los fragmentos estudiados. Como era esperable, en general el índice perimetral presentó los valores más altos en fragmentos pequeños (*i.e.*, un mayor perímetro por unidad de área) y los más bajos en fragmentos grandes (*i.e.*, un menor perímetro por unidad de área). El índice de diversidad de Patton, al estar estandarizados el área y perímetro para un círculo perfecto, entregó más información. En la misma tabla se observa que más del 70 % de los remanentes no fueron circulares y predominaron aquellos que fueron irregulares (*ca.* 40 % de aquellos que no fueron redondos). También, como era esperable, en general el índice de compactación presentó valores cercanos a la unidad para los parches pequeños y valores más cercanos a cero para los parches grandes. Todas las dimensiones fractales de los fragmentos discretos estudiados fueron mayores que la unidad, variando entre 1,219 y 1,334. La dimensión fractal mediana de estos fragmentos fue igual a 1,264. En el caso de la dimensión fractal para el archipiélago de parches el valor obtenido fue igual a 1,349. Ambas dimensiones fractales sugieren que los fragmentos fueron de formas irregulares, tortuosas y no euclidianas.

En la Tabla 5 se presenta una matriz de correlación entre los cuatro índices de forma utilizados versus la densidad relativa y riqueza de especies. Como se observa, la única correlación significativa (negativa) fue entre el índice perimetral y la riqueza de especies. Aun cuando este índice no es invariante de escala, para un mismo conjunto de datos sugiere que además del área la forma de los remanentes también afectó negativamente a la riqueza de especies de aves. De

las seis correlaciones posibles entre los tres índices de forma euclidianos y la dimensión fractal de cada parche, sólo esta última y el índice de diversidad de Patton se correlacionaron positiva y significativamente ( $r_s=0,794$ ;  $P=0,001$ ). El área se correlacionó mejor ( $r_s=0,887$ ;  $P=0,0003$ ) que el perímetro ( $r_s=0,714$ ;  $P=0,003$ ) con el índice perimetral. Sin embargo, el perímetro también se correlacionó positiva y significativamente con la riqueza de especies ( $r=0,599$ ;  $P=0,014$ ). Para un coeficiente de determinación igual a 36,1 % y un poder estadístico igual a un 82,6 % encontramos una relación alométrica significativa entre ambas variables:  $S=9,5p^{0,230}$ . Este último exponente (E.E.=0,077;  $P=0,008$ ) no difirió estadísticamente del que encontramos para la relación entre el área y la riqueza de especies ( $"r"=0,708$ ;  $P>0,05$ ;  $g.l.=34$ ).

## DISCUSION

### 1.- Efecto del área de los fragmentos sobre la densidad relativa y riqueza de especies de aves

En la depresión intermedia del sur de Chile no sólo hubo una baja densidad de remanentes de bosque secundario sino que también predominaron los fragmentos de menor tamaño, mientras que los fragmentos grandes presentaron una baja frecuencia de ocurrencia. Este hecho ya había sido notado tempranamente por Kelt (1989), autor que caracterizó el paisaje de esta zona como un mosaico de parches, con tamaños que predominan entre los 0,02-0,1 km<sup>2</sup>, aislados en el interior de una matriz de praderas antropogénicas (véase, también, Kelt 2000). Más al sur, en la Isla Grande de Chiloé, Willson *et al.* (1994) no pudieron encontrar parches de tamaño intermedio (0,2-0,7 km<sup>2</sup>). De acuerdo a nuestro modelo alométrico parches pequeños redundan en una baja riqueza de especies de aves asociadas al bosque nativo. De hecho, en la actualidad predominan en el sur de Chile las matrices (*e.g.*, de uso agrícola, ganadero y forestal) por sobre los fragmentos de bosques nativo y los bosques continuos están restringidos sólo a algunas áreas silvestres protegidas situadas en la pre-cordillera andina. Aun para arbustos y árboles, el contraste en la composición vegetacional de fragmentos de bosque secundario y la matriz aleadaña es abrupto y marcado, sugiriendo matrices "hostiles" (Montenegro y Rau, ms. en preparación). Por otra parte, la composición de especies de aves presentes en praderas agrícolas del sur de Chile (Reyes y Rau, ms. en preparación) presenta una muy baja similitud (*i.e.*, 46 %) con la de fragmentos de bosque secundario. En estos parches las especies de aves asociadas al bosque nativo utilizan principalmente el

núcleo o la interfase entre el núcleo y el borde (42 %; Gantz *et al.*, ms. en preparación). Aun en el caso de las especies de borde (58 %; Gantz *et al.*, ms. en preparación) éstas últimas no utilizan la matriz. Para el caso de las especies de aves asociadas al interior de los fragmentos boscosos del sur de Chile (*e.g.*, la familia Rhinocryptidae) se ha demostrado que el contraste estructural de estas matrices actúa incluso como una barrera que aumenta aún más su aislamiento al interior de los parches (Sieving *et al.* 1996). Así como predominan los fragmentos pequeños, también lo hace la frecuencia de parches no conectados por corredores ribereños. Se ha estimado que estos corredores deberían, además, tener un ancho mínimo que varía entre 25-50 m (*cf.* Sieving *et al.* 2000). Como se planteó en Gantz y Rau (1999), aunque los fragmentos sean grandes su biodiversidad también se pierde si el aislamiento entre ellos continúa. Al estudiarse la dinámica de pérdida de fragmentos conocidos para una serie de tiempo se tuvo que de  $N=165$  fragmentos iniciales en 1966 se registraron sólo  $N=121$  en 1996. Asumiéndose una distribución exponencial negativa puede estimarse la tasa de fragmentación para el sur de Chile en *ca.* 1 % anual (Bustamante y Castor 1998 han estimado un 8,15 % para el bosque de ruil, *Nothofagus alessandrii*, en Chile central). Además encontramos (Montenegro y Rau, ms. en preparación) que después de tres décadas aumentó la frecuencia de fragmentos pequeños (*i.e.*, 0,01-0,2 km<sup>2</sup>). Entre los descriptores cuantitativos del proceso de fragmentación, Bustamante y Grez (1995) mencionaron la abundancia, el área, la forma, la conectividad y los tipos de matrices circundantes a los fragmentos. A esta lista pueden agregarse también la distribución de frecuencias de clases de tamaños de los remanentes y su distribución espacial (no analizada en este trabajo).

Contrariamente a lo encontrado por Willson *et al.* (1994) y Rozzi *et al.* (1995, 1996) no hallamos relación entre el tamaño de los parches y la densidad relativa total de aves. Esta discrepancia puede deberse a que ellos usaron estimadores simples de abundancia y no calcularon densidades. Sin embargo, su resultado puede deberse además a un artefacto de tipo matemático. La razón para ello sería debido a que la segunda derivada de la riqueza de especies con respecto al área no es nunca nula. En otras palabras, el modelo alométrico carece de un punto de inflexión por lo que existe una tasa de desaceleración continua en el aumento de la riqueza de especies acumulada frente a los incrementos en el área de los fragmentos (*cf.* Harris y Silva-López 1992). De esta manera, la densidad declinará siempre a medida que el área aumente.

Para todos los estudios analizando el efecto de la fragmentación sobre la biodiversidad de aves en bosques nativos del sur de Chile, donde ha sido posible

TABLA 3. Valores del exponente alométrico  $z$  y predicción de la pérdida de especies para estudios realizados sobre el efecto de la fragmentación en aves de bosques chilenos.

Valor del exponente alométrico $z$	Predicción de la pérdida potencial de especies (%)	Número de fragmentos	Características de los fragmentos	Referencia
0,177-0,250	33,5-43,8	6	Islas virtuales de bosque relicto primario	Cornelius <i>et al.</i> (2000)
0,094	19,5	10	Islas virtuales de bosque primario	Willson <i>et al.</i> (1994)
0,096	19,8	13	Islas reales de bosque primario	Rozzi <i>et al.</i> (1996)
0,148	28,9	18	Islas virtuales de bosque secundario (incluyendo aves rapaces)	Gantz y Rau (1999)
0,167	31,9	18	Islas virtuales de bosque secundario (excluyendo aves rapaces)	Este estudio

calcular el exponente alométrico  $z$  (Gantz y Rau 1999, Cornelius *et al.*, 2000, este estudio), se han encontrado valores incluidos en el rango entre 0,12-0,17. Esto último significa que los fragmentos se han comportado como islas virtuales (aun las islas de bosques primarios estudiadas por Rozzi *et al.*, 1995, 1996). Para fragmentos pequeños que varían entre 0,01-0,2 km<sup>2</sup> nuestro modelo alométrico ( $S=14,9A^{0,167}$ ) nos permite predecir riquezas de aves terrestres no rapaces que variarán entre 7-11 especies. Sin embargo, la riqueza observada para bosques nativos continuos ha sido de 44 especies (*cf.* Rozzi *et al.*, 1995). Así, puede estimarse que en los fragmentos pequeños la riqueza observada de especies se reduce entre *ca.* 16-25 % (*cf.* con el rango de

19-32 % predicho por los diferentes modelos alométricos para bosques nativos del sur de Chile presentados en la Tabla 2; el valor más alto es para los fragmentos analizados en este trabajo). En el caso de nuestra área de estudio el bosque continuo andino más grande es el Parque Nacional Puyehue (1.100 km<sup>2</sup>). Usando nuestro modelo alométrico podemos predecir que su riqueza esperada de especies de aves terrestres no rapaces debería ser igual a *ca.* 48 (*i.e.*,  $S=14,9 \times 1.100^{0,167}$ ; compárese con las 44 especies estimadas por Rozzi *et al.* 1995 para los bosques siempreverdes australes). Estudios intensivos con réplicas espaciales y pseudo-réplicas temporales en este parque permitirán verificar o refutar nuestra predicción. Es impor-

TABLA 4. Índices de forma para 18 fragmentos de bosque secundario del sur de Chile. Los datos están ordenados por número de orden correlativo según área ascendente para cada fragmento (*cf.* Tabla 1).

Índice perimetral	Índice de diversidad de Patton	Clasificación de la forma de los fragmentos según Henao (1988)	Índice de compactación	Dimensión fractal de un fragmento discreto
27,3	1,34	Oval-redondo	0,8	1,302
15,7	1,08	Redondo	0,9	1,244
12,4	1,11	Redondo	0,9	1,237
11,9	1,25	Redondo	0,8	1,251
9,7	1,16	Redondo	0,9	1,233
16,3	2,05	Irregular	0,5	1,325
13,2	1,75	Oval-oblongo	0,6	1,296
14,3	2,38	Irregular	0,4	1,334
6,8	1,17	Redondo	0,9	1,222
8,3	1,56	Oval-oblongo	0,6	1,263
7,6	1,43	Oval-redondo	0,7	1,249
8,3	1,94	Rectangular-oblongo	0,5	1,287
5,9	1,48	Oval-redondo	0,7	1,244
4,3	1,30	Oval-redondo	0,8	1,219
7,8	2,47	Irregular	0,4	1,309
4,9	1,89	Rectangular-oblongo	0,5	1,264
4,3	2,11	Irregular	0,5	1,270
4,2	2,19	Irregular	0,5	1,272



TABLA 5. Correlación entre cuatro índices de forma versus la densidad relativa y riqueza de especies de aves en fragmentos de bosque secundario de la provincia de Osorno, sur de Chile.

(\*) Probabilidad significativa para un nivel de un 5 % de confiabilidad estadística.

	Densidad relativa especies de aves	Índice perimetral	Índice de diversidad de Patton	Índice de compactación	Dimensión fractal de un fragmento discreto
Densidad relativa especies de aves		$r_r = 0,390$ $P = 0,108$	$r_r = 0,003$ $P = 0,989$	$r_r = -0,003$ $P = 0,989$	$r_r = 0,190$ $P = 0,433$
Riqueza de especies de aves	$r_r = -0,059$ $P = 0,808$	$r_r = -0,625$ $P = 0,010$ (*)	$r_r = 0,301$ $P = 0,215$	$r_r = -0,301$ $P = 0,215$	$r_r = -0,132$ $P = 0,586$

tante destacar la robustez y poder estadístico de este modelo ya que con el mismo podemos predecir 23 especies de aves no rapaces (compárense con las 26 efectivamente registradas) para la superficie total del archipiélago constituido por los 18 fragmentos (14,7 km<sup>2</sup>).

Es interesante constatar que, efectivamente, el exponente alométrico para el bosque relicto de Fray Jorge lo hace análogo a islas oceánicas reales (Cornelius *et al.*, 2000). Lógicamente, pueden predecirse a futuro para ese ecosistema tasas más altas de pérdida de especies (33-44 %; compárense con el rango de 19-32 % para bosques nativos del sur de Chile), con el agravante que allá no existen otros bosques continuos que actúen como fuente de especies y que los corredores ribereños son prácticamente inexistentes. Nótese, sin embargo, que en comparación con el modelo de regresión logarítmica (donde sólo el área aumenta geoméricamente) el modelo de regresión de potencia es menos conservador a la hora de predecir reducciones en el número de especies. En el primer modelo la riqueza de especies aumenta y disminuye en una progresión aritmética.

## 2.- Efecto de la forma de los fragmentos sobre la densidad relativa y riqueza de especies de aves

La correlación negativa entre el índice perimetral y la riqueza de especies de aves sugiere que los fragmentos de formas irregulares (*i.e.*, fractales) mantendrían una riqueza de especies de aves menor que aquellos fragmentos de formas regulares (*i.e.*, euclidianos). La misma relación ha sido recientemente encontrada para aves de praderas húmedas nativas en Nebraska, EEUU (Helzer y Jelinski 1999). Esto último tal vez debido a que la forma de los fragmentos, junto con su área, sería finalmente la determinante de la cantidad de hábitat núcleo expuesto a los bordes de las matrices que rodean a los fragmentos (Helzer y Jelinski 1999, Rau *et al.*, 2000). Junto con sugerir un efecto de borde importante de las matrices circundantes a los fragmentos,

los índices de forma demostraron que el perímetro es un buen predictor de la riqueza de especies de aves asociadas al bosque nativo. La mayoría de los fragmentos estudiados no tuvieron la forma geométrica euclidiana circular, propuesta para el diseño óptimo de reservas naturales (*e.g.*, MacArthur y Wilson 1967, Diamond 1975, Diamond y May 1976, Wilson y Willis 1975). Además, para este conjunto de fragmentos la dimensión fractal fue mayor que uno. Este último valor estaría corroborando la irregularidad de la forma de dichos fragmentos. Se ha propuesto que a escala espacial amplia los paisajes naturales presentan dimensiones fractales mayores que los paisajes antropizados (Ripple *et al.*, 1991). Estos últimos ambientes (*e.g.*, campos de cultivo, plantaciones forestales) son más euclidianos y se presentan a escalas espaciales más reducidas. De esta manera, los fragmentos de bosque secundario analizados en este trabajo representan todavía lo que es esperable que ocurra en ambientes naturales, pero a escalas espaciales menores (Rau *et al.*, 2000). Sin embargo, estos fragmentos deberían ser idealmente circulares, para proveer áreas interiores abundantes, libres del impacto negativo de los bordes de las matrices circundantes (Heltzer y Jelinski 1999), y estar conectados por corredores ribereños (Sieving *et al.*, 1996, 2000), para disminuir su aislamiento y aumentar su área. Resulta preocupante, no obstante, que en un período de 30 años los fragmentos han aumentado la irregularidad de su forma (Montenegro y Rau, ms. en preparación). De esta manera, tanto la disminución del área de los fragmentos como la pérdida de la regularidad de su forma tendrán efectos negativos sobre la riqueza de especies de aves asociadas a ellos. A nivel de procesos ecológicos es predecible también un efecto negativo del mirlo argentino, abundante en el área de estudio, que podría parasitar los nidos y afectar la tasa reproductiva de las especies nativas residentes en los núcleos (y su interfase con el borde) de los remanentes boscosos aislados.

## CONCLUSIONES

Para finalizar, puede concluirse que los fragmentos de bosque secundario del sur de Chile se caracterizan por presentar una baja densidad y una alta frecuencia de tamaños de parche pequeños. Para aves terrestres no rapaces se elaboró un modelo de regresión de potencia, estadísticamente robusto, que permite predecir pérdidas elevadas (>30%) ante reducciones de un 90% en el área de los remanentes. El perímetro de los parches también se relacionó con la riqueza de especies. Se encontró, además, que la forma de los fragmentos boscosos (no euclidiana y fractal) se correlacionó negativa y significativamente con el número de especies asociadas a ellos. Esto último sugiere también que el "efecto de borde" de las matrices sobre los fragmentos tendría influencia negativa sobre la riqueza de especies.

## AGRADECIMIENTOS

Esta investigación ha sido posible gracias al proyecto 3150/96 financiado por la Dirección de Investigación y Post-grado de la Universidad de Los Lagos, Osorno-Chile. El primer autor agradece a D.A. Kelt (Universidad de California, Davis) por su ayuda con el "abstract" y estimulantes comentarios para el desarrollo de este trabajo. También a su hijo, M. A. Rau, por su ayuda en la confección de las figuras y en la edición del texto final. El segundo autor agradece a los administradores de la Hacienda Rupanco, a la Sra. Ema Martín y a los Sres. Alfredo Chacón, Gustavo Geisse, Albert Kassel y Osbin Smith, por permitirle trabajar en los fragmentos ubicados al interior de sus predios.

## BIBLIOGRAFÍA

Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.

Araya, B. y G. Millie. 1998. Guía de campo de las aves de Chile. Editorial Universitaria, Santiago.

Arrhenius, O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* 37: 274-288.

Bibby, C.J., N.D. Burgess & D.A. Hill. 1992. Bird census techniques. Academic Press, London, United Kingdom.

Boecklen, W.J. 1991. Theoretical and empirical biogeographic models in conservation: 150-166. *In* Mares, M.A. y D.J. Schmidly (Eds.) Latin American mammalogy: history, biodiversity, and conservation. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.

Bustamante, R.O. & C. Castor. 1998. The decline of an endangered temperate ecosystem: the nail (*Nothofagus alessandrii*) forest in central Chile. *Biodiversity & Conservation* 7: 1607-1626.

Bustamante, R. y A.A. Grez. 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ambiente y Desarrollo* 11: 58-63.

Caughley, G. & A.R.E. Sinclair. 1994. Wildlife ecology and manage-

ment. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, Massachusetts.

Coleman, B.D., M.A. Mares, M.R. Willig & Y.H. Hsieh. 1982. Randomness, area and species richness. *Ecology* 63: 1121-1133.

Connor, E.F. & E.D. McCoy. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist* 113: 791-833.

Cornelius, C., H. Cofré & P.A. Marquet (2000) Effects of habitat fragmentation on bird species in a relict temperate forest in semi-arid Chile. *Conservation Biology* 14: 534-543.

Diamond, J.M. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation* 7: 129-146.

Diamond, J. & R.M. May. 1976. Island biogeography and the design of natural reserves: 163-186. *In* May, R.M. (Ed.) Theoretical ecology: principles and applications. Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.

Dupont, W.D. & J.R. Plummer. 1990. Power and sample size calculations: a review and computer program. *Controlled Clinical Trials* 11: 116-128.

Forman, R.T.T. 1997. Land mosaics: the ecology of landscape and regions. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Gartz, A. y J. Rau. 1999. Relación entre el tamaño mínimo de fragmentos boscosos y su riqueza de especies de aves en el sur de Chile. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 24: 85-90.

Gleason, H.A. 1922. On the relation between species and area. *Ecology* 3: 158-162.

Greenwood, J.J.D. 1996. Basic techniques: 11-110. *In* Sutherland, W.J. (Ed.) Ecological census techniques: a handbook. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Harris, L.D. 1984. The fragmented forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. The University of Chicago Press, Chicago.

Harris, L.D. 1988. Edge effects and conservation of biotic diversity. *Conservation Biology* 2: 330-332.

Harris, L.D. & G. Silva-López. 1992. Forest fragmentation and the conservation of biological diversity: 192-237. *In* Fiedler, P. y S. Jain (Eds.) Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation, and management. Chapman and Hall, New York.

Heltzer, C.J. & D.E. Jelinski. 1999. The relative importance of patch area and perimeter-area ratio to grassland breeding birds. *Ecological Applications* 9: 1448-1458.

Henao, S. 1988. Introducción al manejo de cuencas hidrográficas. Universidad de Santo Tomás, Centro de Enseñanza Desescolarizada, Ediciones Usta, Bogotá.

Jiménez, J.E. 2000. Effect of sample size, plot size, and counting time on estimates of avian diversity and abundance in a Chilean rainforest. *Journal of Field Ornithology* 71: 66-87.

Kelt, D.A. 1989. Biogeography and assemblage structure of small mammals across a transition zone in southern Chile. Tesis de maestría no publicada. Northern Illinois University, DeKalb, Illinois.

Kelt, D.A. 2000. Small mammal communities in rainforest fragments in central southern Chile. *Biological Conservation* 92: 345-358.

MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387.

MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, New Jersey.

MacArthur, R.H., J.M. Diamond & J.R. Karr. 1972. Density compensation in island faunas. *Ecology* 53: 330-342.

Martin, T.E. 1981. Species-area slopes and coefficients: a caution on their interpretation. *The American Naturalist* 118: 823-837.

May, R.M. 1975. Patterns of species abundance and diversity: 81-120. *In* Cody, M.L. & J.M. Diamond (Eds.) Ecology and evolution of communities. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

McGarigal, K. & B.J. Marks. 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. General Technical Report PNW-GTR-351. Department of Agriculture,

Forest Service, Pacific Northwest Research Station.  
 Myers, N. 1997. Global biodiversity II: losses and threats: 123-160. *In* Meffe, G.K. & C.R. Carroll (Eds.) Principles of conservation biology. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.  
 Patterson, B.D. 1991. The integral role of biogeographic theory in the conservation of tropical forest diversity: 124-149. *In* Mares, M.A. & D.J. Schmidly (Eds.) Latin American mammalogy: history, biodiversity, and conservation. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.  
 Patton, D.R. 1975. A diversity index for quantifying habitat edge. *Wildlife Society Bulletin* 394: 171-173.  
 Pimm, S.L. & R.A. Askins. 1995. Forest losses predict bird extinctions in eastern North America. *Proceedings National Academy of Sciences USA* 92: 9343-9347.  
 Poincaré, H. 1952. Science and hypothesis. Dover Publications, Incorporated, Estados Unidos.  
 Preston, F.W. 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology* 41: 612-627.  
 Rau, J., A. Gantz y G. Torres. 2000. Estudio de la forma de fragmentos boscosos sobre la riqueza de especies de aves al interior y exterior de áreas silvestres protegidas. *Gestión Ambiental* 6: 33-40.  
 Ripple, W.J., G.A. Bradshaw & T.A. Spies. 1991. Measuring forest landscape patterns in the Cascade Range of Oregon, USA. *Biological Conservation* 57: 73-88.  
 Rozzi, R., D. Martínez, M.F. Willson y C. Sabag. 1995. Avifauna de los bosques templados de Sudamérica: 135-152. *En*: Armesto, J.J., C. Villagrán y M.K. Arroyo (Eds.) Ecología de los bosques nativos de Chile. Editorial Universitaria, Santiago.  
 Rozzi, R., J.J. Armesto, A. Correa, J.C. Torres-Mura y M. Sallaberry. 1996. Avifauna de bosques primarios templados en islas deshabitadas del archipiélago de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 125-139.  
 Schlatter, R.P. y R. Murúa. 1992. Control biológico de plagas forestales: bosque artificial y biodiversidad. *Ambiente y Desarrollo* 8: 66-67.  
 Siegel, S. 1956. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill Book Company, New York.  
 Sieving, K.E., M.F. Willson & T.L. De Santo. 1996. Habitat barriers to movement of understory birds in fragmented south-temperate rainforest. *The Auk* 113: 944-949.  
 Sieving, K.E., M.F. Willson & T.L. De Santo. 2000. Defining corridor functions for endemic birds in fragmented south-temperate rainforest. *Conservation Biology* 14: 1120-1132.  
 Turner, M.G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 171-197.  
 Unwin, D. 1979. Introductory spatial analysis. Methuen and Corporation, New York.  
 Westman, W.E. 1985. Ecology, impact assessment, and environmental planning. John Wiley and Sons, Inc., New York.  
 Wilson, E.O. & E.O. Willis. 1975. Applied biogeography: 522-534. *In* Cody, M.L. & J.M. Diamond (Eds.) Ecology and evolution of communities. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.  
 Willson, M.F., T.L. de Santo, C. Sabag & J.J. Armesto. 1994. Avian communities of fragmented south-temperate rainforests in Chile. *Conservation Biology* 8: 508-520.  
 Yahner, R.H. 1988. Changes in wildlife communities near edges. *Conservation Biology* 2: 333-339.  
 Zar, J.H. 1974. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.

APÉNDICE I. Composición de aves terrestres no rapaces nativas (\*) presentes en fragmentos de bosque secundario del sur de Chile. La nomenclatura sigue a Araya y Millie (1998) y el estatus de residencia-migración a Rozzi *et al.* (1995).

Ordnes y especies	Familias	Estatus de residencia-migración
<b>COLUMBIFORMES</b>		
<i>Columba araucana</i>	Columbidae	Parcialmente migratoria
<i>Zenaida auriculata</i>	Columbidae	Parcialmente migratoria
<b>PSITTACIFORMES</b>		
<i>Enicognathus leptorhynchus</i>	Psittacidae	Parcialmente migratoria
<b>APODIFORMES</b>		
<i>Sephanoides galeritus</i>	Trochilidae	Parcialmente migratoria
<b>PICIFORMES</b>		
<i>Colaptes pitius</i>	Picidae	<b>Residente</b>
<i>Picoides lignarius</i>	Picidae	Parcialmente migratoria
<b>PASSERIFORMES</b>		
<i>Anairetes parulus</i>	Tyrannidae	<b>Residente</b>
<i>Aphrastura spinicauda</i>	Furnariidae	Parcialmente migratoria
<i>Carduelis barbata</i>	Fringillidae	Migratoria
<i>Colorhamphus parvirostris</i>	Tyrannidae	Migratoria
<i>Curaeus curaeus</i>	Emberizidae	<b>Residente</b>
<i>Elaenia albiceps</i>	Tyrannidae	Migratoria
<i>Eugralla paradoxa</i>	Rhinocryptidae	<b>Residente</b>
<i>Phrygilus patagonicus</i>	Fringillidae	Parcialmente migratoria
<i>Pteroptochos tarnii</i>	Rhinocryptidae	<b>Residente</b>
<i>Pygarrhynchus albugularis</i>	Furnariidae	<b>Residente</b>
<i>Scelorchilus rubecula</i>	Rhinocryptidae	<b>Residente</b>
<i>Scytalopus magellanicus</i>	Rhinocryptidae	<b>Residente</b>
<i>Sicalis luteiventris</i>	Emberizidae	Migratoria
<i>Sturnella loyca</i>	Emberizidae	Parcialmente migratoria
<i>Sylvioorthorhynchus desmursii</i>	Furnariidae	<b>Residente</b>
<i>Tachycineta meyeri</i>	Hirundinidae	Migratoria
<i>Troglodytes aedon</i>	Troglodytidae	Migratoria
<i>Turdus falcklandii</i>	Muscicapidae	<b>Residente</b>
<i>Xolmis pyrope</i>	Tyrannidae	Parcialmente migratoria

(\*) *Molothrus bonariensis* (Passeriformes: Emberizidae) fue la única especie introducida registrada en este estudio.