

PATRONES DE SUBCONJUNTOS ANIDADOS DE AVES RAPACES EN FRAGMENTOS DE BOSQUE DEL SUR DE CHILE

Nested patterns of raptorial birds in forest fragments of southern Chile

JAIME R. RAU¹, ALBERTO GANTZ², SORAYA SADE^{2,3,4} & JOSÉ I. ORELLANA^{2,4}

¹Laboratorio de Ecología, Departamento de Ciencias Biológicas y Biodiversidad & Programa IBAM, Universidad de Los Lagos, Campus Osorno, Casilla 933, Osorno, Chile

²Laboratorio de Ecología, Departamento de Ciencias Biológicas y Biodiversidad, Universidad de Los Lagos, Casilla 933, Osorno, Chile

³Programa de Magister en Ciencias, Vicerrectoría de Investigación y Postgrado, Escuela de Postgrado, Universidad de Los Lagos, Edificio "José Manuel", Cochrane 1070, Osorno, Chile

⁴Centro de Estudios en Biodiversidad de Chile. Magallanes 1979, Osorno, Chile

Correspondencia: Jaime R. Rau, jrau@ulagos.cl

RESUMEN.- El ordenamiento de especies en subconjuntos anidados en un paisaje fragmentado puede estar reflejando una extinción diferencial de especies a escala local. Basándonos en un estudio previo (1996–1997) sobre el efecto de la fragmentación de hábitat en la comunidad de aves de bosque en el sur de Chile, evaluamos si la composición de especies de aves rapaces exhibe un patrón de subconjuntos anidados. Nuestro análisis comprendió seis especies y 18 fragmentos de bosque secundario. Los resultados fueron procesados usando los programas computacionales "Nested Temperature Calculator" y BINMATNEST. Ambos programas sugirieron un patrón de anidamiento estadísticamente significativo en la estructura del ensamble de aves rapaces. El primer programa mostró que la matriz de máximo empaquetamiento fue ocupada en un 22,2% y produjo una temperatura del archipiélago $T = 5,6^\circ$. BINMATNEST produjo una temperatura de anidamiento $T = 3,676^\circ$. El fuerte anidamiento observado parece ser una consecuencia de los rasgos de historia de vida de las especies estudiadas. El pequito (*Accipiter chilensis*) y el concón (*Strix rufipes*), especies especialistas de bosque, utilizaron sólo los fragmentos más grandes, exhibiendo temperaturas "idiosincrásicas" de hábitat y especie (i.e., picos de temperatura más alta que la temperatura de la matriz total). **PALABRAS CLAVES.-** Bosque laurifolio valdiviano, empaquetamiento de la matriz, fragmentación de hábitat, concón, pequito, subconjuntos anidados.

ABSTRACT.- The species clustering in nested subsets can be reflecting differential species extinction at local scale. Based in a previous study (1996–1997) of the effect of habitat fragmentation on the forest birds in southern Chile, we assess if the species composition of raptors exhibit a nested subset pattern. Our analysis comprised six species and 18 remnants of secondary forest. Our results were processed by using the computer programs "Nestedness Temperature Calculator" and BINMATNEST. Both programs suggested a statistically significant nested pattern in the raptor assemblage structure. The first program showed that the maximum packed matrix was occupied at a 22.2% and outputted an archipelago temperature $T = 5.6^\circ$. BINMATNEST outputted a nestedness temperature $T = 3.676$. The strong observed nestedness appears to be a consequence of the life history traits of the species studied. The Chilean Hawk (*Accipiter chilensis*) and Rufous-legged Owl (*Strix rufipes*) only used the larger fragments and exhibited "idiosyncratic" temperatures (i.e., peaks of temperature much higher than the temperature of all matrix) of habitat and species, respectively. **KEY WORDS.-** Chilean Hawk, forest fragmentation, nested subsets, Rufous-legged Owl, matrix packing, Valdivian broadleaf forest.

Manuscrito recibido el 29 de octubre de 2013, aceptado el 20 de julio de 2014.

INTRODUCCIÓN

La fragmentación y pérdida de hábitats nativos han recibido una atención considerable por parte de los biólogos de la conservación debido a que tales procesos arrastran una pérdida importante de la biodiversidad local y regional (e.g., Fahrig 2002). En el caso particular de las aves rapaces, las especies estrictas de bosque son las más sensibles a la pérdida del hábitat boscoso (e.g., Thiollay 1996). Por el contrario, las aves rapaces de hábitats abiertos son beneficiadas con la reducción de la cobertura boscosa (Jaksic & Jiménez 1986). Incluso, las especies más generalistas pueden cazar y anidar en los bordes e interior de los remanentes de bosque. Tales respuestas se deben a que en su condición de depredadores tope, las aves rapaces -cualquiera sea su especialización de hábitat- tienden a ocupar espacios extensos de hábitats para satisfacer sus requerimientos energéticos y reproductivos (Newton 1979, Begon *et al.* 1996).

Debido a que la fragmentación del hábitat puede alterar la distribución original de las especies, existe un gran interés por determinar hasta qué grado este proceso cambia los patrones de diversidad de las comunidades animales (e.g., Fischer & Lindenmayer 2005, Wethered & Lawes 2005, Feeley *et al.* 2007, Li *et al.* 2013). Similar a lo que ocurre con biotas insulares (Wright *et al.* 1998), uno de los patrones identificados en paisajes fragmentados es la tendencia a la formación de subconjuntos anidados de especies; i.e., los fragmentos de menor área contendrían

un subconjunto empobrecido en especies respecto de aquellos de mayor área y enriquecidos en especies (véase figura en <https://sites.google.com/a/fieldmuseum.org/bruce-pattersons-lab/Home/research-areas/nested-subsets>)

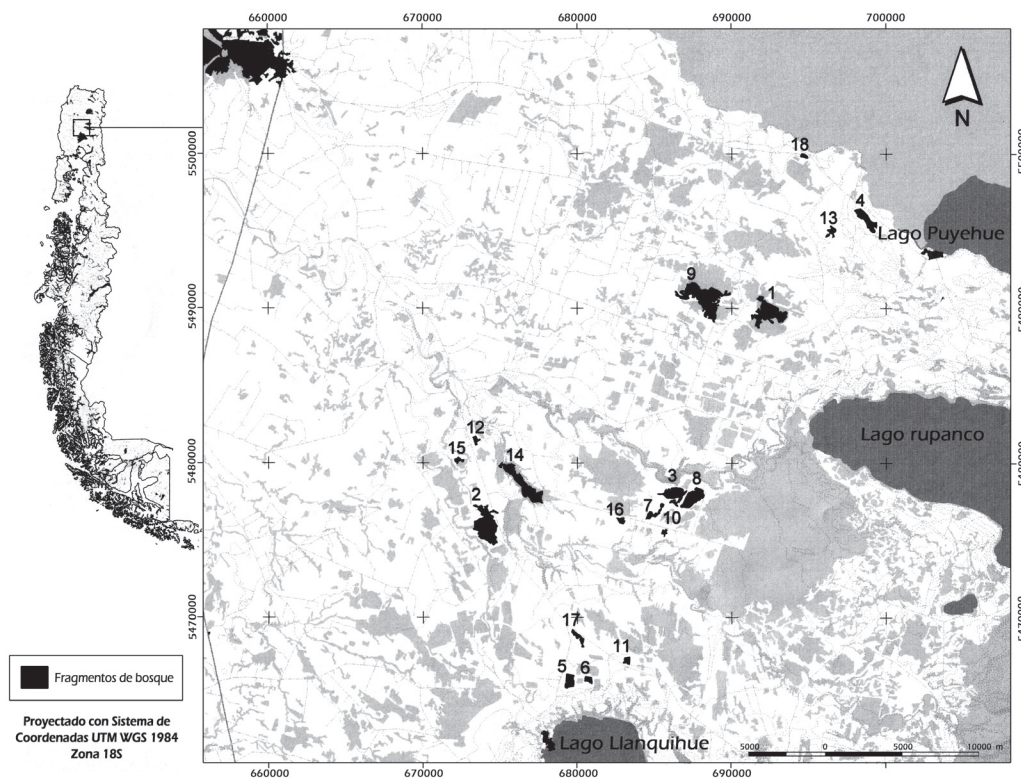
Aquí evaluamos si la composición de especies de aves rapaces en fragmentos de bosque nativo del sur de Chile responde a un patrón de distribución de subconjuntos anidados. Asumimos que el proceso de extinción es ordenado y predecible y que el grado de desorden (entropía) de un archipiélago de islas (i.e., fragmentos rodeados por matrices inhóspitas) puede medirse de manera análoga a la temperatura del sistema. Temperaturas más altas (hasta 100°) sugieren un grado menor de anidamiento, y temperaturas más bajas (hasta 0°) un mayor grado de anidamiento. Así, los fragmentos más pequeños con un subconjunto anidado y empobrecido en especies exhibirán una temperatura más baja ya que ésta se relaciona de manera inversa con el patrón de anidamiento (cf. Atmar & Patterson 1993, Patterson 1987, Presley *et al.* 2012).

MATERIAL & MÉTODOS

Área de estudio

Nuestra área de estudio está localizada en la depresión intermedia de la provincia de Osorno, sur de Chile (40° S, Fig. 1). La provincia de Osorno presenta un paisaje de bosques fragmentados rodeados por extensas matrices dominadas por campos agrícolas y ganaderos que consis-

Figura 1. Configuración espacial de la fragmentación del bosque nativo y ubicación de los 18 fragmentos de bosque secundario (destacados en negro) en la provincia de Osorno, Chile, analizados aquí y estudiados previamente por Gantz & Rau (1999) y Gantz & Rau (2001). Nótese la marcada fragmentación del paisaje (parches grises y negros) y la escasez de fragmentos grandes.



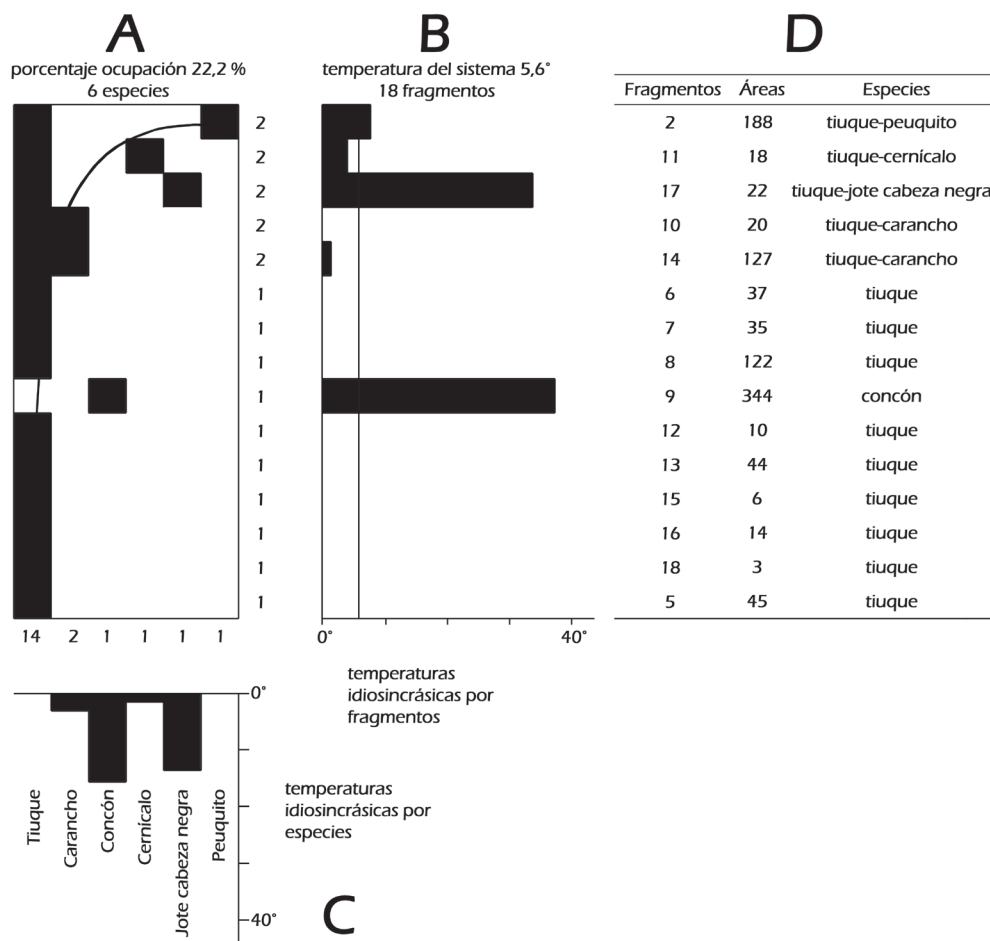


Figura 2. Matriz de máximo anidamiento para un ensamble de aves rapaces en un paisaje de bosque fragmentado en el sur de Chile. La matriz incluye la curva de extinción (A), las temperaturas idiosincrásicas para los fragmentos de bosque estudiados (B) y las especies de aves rapaces que en ellos habitan (C). La tabla D indica el tamaño de cada fragmento y las especies registradas en él. Los fragmentos son etiquetados numéricamente. La lectura de la figura es integrada a nivel de fila y de columnas.

ten principalmente de hierbas perennes y anuales de interés forrajero siendo éstas, por lo tanto, principalmente de origen alóctono (Luebert & Plissock 2006). Estas matrices presentan un ambiente hostil para el movimiento y sobrevivencia de aquellas especies endémicas del bosque y con limitada capacidad de dispersión (e.g., rinocriptidos; Castellón & Sieving 2006, 2007). Además, la provincia de Osorno tiene un historial más antiguo de perturbaciones humanas (> 1 siglo) comparada con otras provincias del sur de Chile. La vegetación original de la provincia está representada por el Bosque Laurifolio Valdiviano Templado Interior de robles (*Nothofagus dombeyi*) y ulmos (*Eucryphia cordifolia*), del que se ha perdido el 45,2% de su superficie original (c. 4610 km²; véase Luebert & Plissock 2006 para más detalles).

Diseño de muestreo

El presente análisis está basado en los resultados obtenidos previamente por Gantz & Rau (1999). Los muestreos de aves se realizaron en 18 fragmentos de bosque laurifolio valdiviano con desarrollo secundario cuya extensión varió entre 3 y 344 ha (Fig. 1 y 2). Este número y tamaño de los fragmentos corresponde a una selección

aleatoria de una muestra mayor de 50 fragmentos de un total de 171 fragmentos disponibles (ver Gantz & Rau 1999). Debemos destacar que la ausencia de fragmentos con tamaños intermedios y > 344 ha es un defecto del paisaje muestreado. Tal vez, esto podría ser una debilidad de nuestro análisis, ya que desconocemos cómo habrían respondido las aves rapaces en tales condiciones (i.e., ante fragmentos de tamaños intermedios y grandes)

Censo de aves

Entre 1996 y 1997, durante primavera y verano, realizamos censos mensuales de aves no replicados en todos los fragmentos seleccionados. En el centro de cada fragmento establecimos una estación de conteo con un radio efectivo de detección de 30 m. Dentro y fuera de este radio registramos toda ave escuchada o avistada. El método de estaciones auditivas de radio variable es considerado adecuado para hábitats boscosos (Bibby *et al.* 1992). Para evitar el efecto del muestreo pasivo (Wiens 1992) utilizamos sólo una estación de conteo en cada fragmento. Los conteos fueron hechos al inicio de la mañana (07:30–09:30 h) durante días despejados y/o nublados, pero sin viento. El periodo de contabilización duró 8 min,

un tiempo considerado apropiado para ecosistemas boscosos del sur de Chile (Rozzi *et al.* 1996, Willson *et al.* 1994, Jiménez 2000).

Análisis de la información

El estudio de la composición de especies tiene un enfoque centrado en sus rasgos de historia de vida y las interacciones entre ellas, pudiendo identificarse cuáles son más sensibles al proceso de fragmentación del hábitat. Teniendo esto en cuenta, nuestro análisis privilegió la composición de especies para explicar mejor los posibles patrones de anidamiento, puesto que el estudio aislado de la riqueza de especies tiene un enfoque más bien estadístico/matemático.

Para detectar la existencia de anidamiento en la composición de especies utilizamos el programa computacional "Calculador de Temperatura de Anidamiento" (nombre original en inglés "Nestedness Temperature Calculator") disponible en el sitio web <http://aics-research.com/nestedness/tempcalc.html> (Atmar & Patterson 1995). Este programa requiere de la construcción de una matriz de datos binarios en un archivo txt codificando con un "0" las ausencias y con un "1" las presencias de especies, manteniendo la primera línea en blanco. En nuestro caso, la matriz estuvo conformada por seis columnas (= seis especies) y 18 filas (= 18 fragmentos). El programa calcula (i) el porcentaje de ocupación de la matriz, (ii) su empaquetamiento máximo; i.e., reordenamiento de las filas y columnas de la matriz original minimizándose las ausencias y presencias no esperadas, (iii) las temperaturas idiosincrásicas; i.e., picos de temperatura respecto de un fragmento o especie en particular que son mucho más altos que la temperatura de toda la matriz, y (iv) las probabilidades del patrón de distribución y de ocupación de la matriz (esta última no considerada en este trabajo). Además, el programa provee de información sobre formato y teoría para cada uno de estos factores (véase Atmar & Patterson 1995).

Ya que el programa de Atmar & Patterson (1995) ha sido criticado (véanse Fischer & Lindenmayer 2002, Ulrich & Gotelli 2007a, b, Ulrich *et al.* 2009), utilizamos a modo de comparación, el programa computacional BINMATNEST, disponible en el sitio web <http://www.eeza.csic.es> (Rodríguez-Gironés & Santamaría 2006). Este programa emplea tres modelos nulos: el modelo 1 de Atmar & Patterson (1995), el modelo 2 de Fischer & Lindenmayer (2002) y el modelo 3, propio de ellos (Rodríguez-Gironés & Santamaría 2006). Según los propios autores, este último modelo es el más "robusto" estadísticamente, ya que aleatoriza el orden de los fragmentos, minimiza los errores estadísticos y toma en cuenta el muestreo pasivo. Los valores de la temperatura de anidamiento son obteni-

dos aleatorizando 100.000 veces las matrices originales (Rodríguez-Gironés & Santamaría 2006).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En estudios anteriores evaluamos la relación entre el área de los fragmentos boscosos y la riqueza de especies de aves en el sur de Chile de dos maneras: incluyendo y excluyendo aves rapaces (Gantz & Rau 1999, Rau & Gantz 2001). En el primer caso, el valor del exponente alométrico de un modelo de regresión potencial fue $z = 0,148 \pm 0,038$ ($p = 0,001$) y en el segundo caso, $z = 0,167 \pm 0,046$ ($p = 0,002$). Aunque ambas pendientes no difirieron estadísticamente (Rau & Gantz 2001), los resultados sugirieron un efecto menor del área en la probabilidad de ocupación de los fragmentos por aves rapaces. Esto se debería a la mayor movilidad de las aves rapaces y, por ende, a una capacidad de dispersión más alta que sus contrapartes de aves terrestres no rapaces. Sin embargo, notamos que algunos de los fragmentos más grandes fueron utilizados sólo por algunas especies de aves, principalmente dos especies de aves rapaces asociadas al interior del bosque: el concón (*Strix rufipes*) y el peuquito (*Accipiter chilensis*) (ver comentarios más abajo).

Evidencia de subconjuntos anidados de especies

Al considerar únicamente la composición de especies, encontramos que el porcentaje de ocupación de la matriz original por parte de las aves rapaces asociadas al bosque fue de un 18,5%, y por ende, el porcentaje de desocupación de la matriz fue de 77,8%. De acuerdo con Méndez (2004), hay que prestar una atención especial a la ausencia de especies, ya que sugieren una baja calidad de hábitat. Asumiendo que detectamos todas las especies presentes, algunos de los fragmentos de nuestra área de estudio no estarían cumpliendo los requerimientos para las aves rapaces aquí estudiadas.

El porcentaje de ocupación aumentó a 22,2% cuando el empaquetamiento de la matriz fue el máximo y la temperatura del archipiélago de fragmentos fue $T = 5,6^\circ$ (Fig. 2). Esto sugiere que la composición de especies de aves rapaces presentes en los fragmentos de bosque secundario del sur de Chile presenta la estructura de subconjuntos anidados.

De acuerdo a la curva de riesgo de extinción en la figura 2, las especies más propensas a la extinción local serían el cernícalo (*Falco sparverius*), el jote de cabeza negra (*Coragyps atratus*), el concón y el peuquito. Estas dos últimas especies son dependientes del bosque para reproducirse (e.g., Trejo *et al.* 2006, Trejo 2007) y, por lo tanto, son altamente vulnerables a la fragmentación de su hábitat. No obstante, la inclusión del cernícalo y jote de cabeza negra bajo la curva de extinción parece ser más bien una

consecuencia de la detección ocasional de tales especies en un fragmento en particular. Ambas especies son generalistas de hábitat pudiendo eventualmente ocupar el bosque para nidificar o pernoctar. En ambientes agrícolas arbolados del sur de Chile, el cernícalo ocupa oquedades de árboles en el borde de remanentes de bosque (R. A. Figueroa, com. pers.). El jote de cabeza negra, por otro lado, puede utilizar de manera oportunista los fragmentos de bosque como dormideros, sitios de anidamiento o refugio mientras utiliza la matriz agrícola-ganadera como hábitat de alimentación, donde tiene mayor acceso a carroña o basurales.

Aunque nuestras estaciones de conteo fueron visitadas al amanecer no detectamos la presencia del chuncho del sur (*Glaucidium nana*), una especie de búho típica de bosque (Ibarra *et al.* 2012, 2014, 2015) y que exhibe actividad vocal continua (Jiménez & Jaksic 1989, Figueroa *et al.* 2015). Es posible que su detectabilidad haya sido muy baja debido a que su actividad vocal tiende a disminuir en las primeras horas de la mañana (Norambuena & Muñoz-Pederos 2012). Por otra parte, el chuncho es un búho muy pequeño con un plumaje críptico y movimientos muy sigilosos dificultando su registro visual al interior del bosque (Figueroa *et al.* 2015).

Puesto que la máxima temperatura que entrega el programa corresponde a 100° (Atmar & Patterson 1995), puede estimarse por diferencia que el grado de anidamiento fue igual a un 94,4%; porcentaje que de acuerdo con Atmar & Patterson (1993) y Patterson (1987), sugiere diferencias en el riesgo de extinción en el caso de mantenerse el estado actual de la fragmentación del bosque en sur de Chile.

Nuestros resultados muestran la ocurrencia de un patrón de anidamiento para aquellas especies de aves rapaces asociadas al núcleo de los fragmentos boscosos. Estas especies ocuparon los fragmentos más grandes; el pequito ocupó el fragmento de 188 ha (aunque el hábitat y no la especie fue el idiosincrásico) y el concón el fragmento más grande (344 ha), apoyando así los resultados previos obtenidos por Martínez & Jaksic (1996) para esta última especie. Atmar & Patterson (1995) postulan que ello puede deberse a la heterogeneidad del hábitat o una historia biogeográfica diferente para cada hábitat (i.e., fragmentos de diferentes historias sucesionales). No obstante, en otras áreas del valle central de la provincia de Osorno, el concón ha sido registrado en el interior de fragmentos < 10 ha (R. A. Figueroa, com. pers.). Si esto último es una excepción o no, requiere confirmación y enfatiza la necesidad de más estudios sobre esta especie.

BINMATNEST y evaluación de modelos

La temperatura de anidamiento T obtenida por el programa BINMATNEST fue también baja (3,4). Los va-

lores promedio de la temperatura y sus varianzas (media $\pm$ var) fueron: $25,0 \pm 57,3$; $p = 0,000001$) para el modelo 1; $4,9 \pm 11,7$ ($p = 0,36$) para el modelo 2, y $14,5 \pm 57,8$ ($p = 0,02$) para el modelo 3. De esta manera, el “peor” modelo fue el 2 de Fischer & Lindenmayer (2012). El modelo 1 de Atmar & Patterson (1995) fue el “mejor” de todos, seguido por el modelo 3 de Rodríguez-Gironés & Santamaría (2006) el cual, no obstante, presentó una varianza menor que el modelo 2.

Efectos de la exclusión de una especie generalista omnipresente

Dado que el tiuque (*Milvago chimango*) es un ave rapaz ubicua y omnipresente en todo el paisaje boscoso del sur de Chile, realizamos el ejercicio de excluirla de la matriz de datos originales. En el caso del programa “Calculador de Temperatura de Anidamiento” encontramos que $T = 57,3^\circ$. En el caso del programa BINMATNEST, $T = 20,1$. Los valores promedio de la temperatura y sus varianzas (media $\pm$ var) fueron: $21,9 \pm 86,9$; $p = 0,520$) para el modelo 1; $22,1 \pm 88,2$ ($p = 0,500$) para el modelo 2, y $20,2 \pm 111,6$ ($p = 0,580$) para el modelo 3. Esto es, los tres modelos fueron no significativos y con varianzas altas (mayores en el modelo 3). La exclusión del tiuque hizo que el grado de anidamiento disminuyese y más aún en el caso en que se usó el programa de Atmar & Patterson (1995).

Contribución del estudio

Aunque el método de muestreo de aves rapaces utilizando estaciones de observación y escucha (Gantz & Rau 199, Rau & Gantz 2001) es discutible, ya que otros métodos más ad hoc existen (e.g., Márquez & Rau 2003), los dos programas computacionales usados aquí revelaron un patrón de anidamiento de la composición de especies del ensamble de aves rapaces del sur de Chile, particularmente en aquellas especies estrictas de bosque. La generalización de estos hallazgos dependerá del aumento de los tipos de paisajes a analizar ya que estos difieren en sus características de configuración (e.g., tipos de matrices circundantes) e historial de fragmentación (e.g., antigüedad de los fragmentos).

La utilidad potencial de nuestro análisis es que podría establecerse como un sistema de referencia para monitorear cambios temporales en el patrón de subconjuntos anidados del ensamble de rapaces en los fragmentos aquí estudiados, especialmente en aquellos fragmentos más grandes que aún persistan en el paisaje.

AGRADECIMIENTOS.- Los autores desean agradecer a los administradores de la Hacienda Rupanco, al Sr. Guillermo Gädicke, Sra. Ema Martin, Sr. Alfredo Chacón, Sr. Gustavo Geisse, Sr. Albert Kassel y Sr. Osbin Smith, por

autorizar el acceso a los fragmentos de bosque presentes al interior de sus predios. El primer autor (JR) agradece a Miguel A. Rodríguez Gironés por su ayuda con el uso del programa BITMATNEST y a su hijo Mateo Rau C., por su ayuda con la sintaxis del programa. También agradecemos (JR, SS & IO) a la Dirección de Investigación de la Universidad de Los Lagos por el financiamiento otorgado al proyecto interno N° 0309F. Ariel A. Farías, Ricardo A. Figueroa R. (Editor de este Número Especial) y dos revisores anónimos nos hicieron esclarecedores comentarios, atinentes correcciones al manuscrito y oportunos aportes editoriales. Finalmente, el primer autor (JR) agradece al Departamento de Geografía de la Universidad de Coimbra donde disfrutó de una estadía como profesor visitante financiada por el Programme of Exchange & Cooperation for International Studies (PRECIOISA) de la beca Erasmus Mundus y escribió las últimas versiones de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- ATMAR, W. & B. D. PATTERSON. 1995. The nestedness temperature calculator: a visual basic program, including 294 presence-absence matrices. AICS Research, Inc., University Park, NM and the Field Museum, Chicago, IL.
- ATMAR, W. & B. D. PATTERSON. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96: 373–382.
- BEGON, M., J. L. HARPER & C. R. TOWNSEND. 1996. Ecology: individual, population and community. Blackwell Scientific Publication, UK. 876 pp.
- BIBBY, C. J., N. D. BURGESS & D. A. HILL. Bird census techniques. Academic Press. London, UK. 257 pp.
- CASTELLON, T. D. & K. E. SIEVING. 2006. Landscape history, fragmentation, and patch occupancy: models for a forest bird with limited dispersal. *Ecological Applications* 16: 2223–2234.
- CASTELLON, T. D. & K. E. SIEVING. 2007. Patch network criteria for dispersal limited endemic birds of South American temperate forest. *Ecological Applications* 17: 2152–2163.
- FAHRIG, L. 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications* 12: 346–353.
- FEELEY, K., T. W. GILLESPIE, D. J. LEBBIN & H. S. WALTER. 2007. Species characteristics associated with extinction vulnerability and nestedness rankings of birds in tropical forest fragments. *Animal Conservation* 10: 493–501.
- FIGUEROA, R. A., S. A. ALVARADO, S. CORALES, D. GONZÁLEZ-ACUÑA, R. SCHLATTER & D. R. MARTÍNEZ. 2015. Los búhos de Chile. Pp. 173–273, *en* Enríquez-Rocha, P. L. (ed.). Búhos neotropicales: diversidad y conservación. El Colegio de la Frontera Sur (Ecosur), San Cristóbal de las Casas, México.
- FISCHER, J. & D. B. LINDENMAYER. 2002. Treating the nestedness temperature calculator as a “black box” can lead to false conclusions. *Oikos* 99: 193–199.
- FISCHER, J. & D. B. LINDENMAYER. 2005. Nestedness in fragmented landscapes: a case study on birds, arboreal marsupials and lizards. *Journal of Biogeography* 32: 1737–1750.
- GANTZ, A. & 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.
- IBARRA, J. T., N. GÁLVEZ, A. GIMONA, T. A. ALTAMIRANO, I. ROJAS, A. HESTER, J. LAKER & C. BONACIC. 2012. Rufous-legged Owl (*Strix rufipes*) and Austral Pygmy-Owl (*Glaucidium nanum*) stand use in a gradient of disrupted and old growth Andean temperate forest, Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 47: 33–40.
- IBARRA, J. T., T. A. ALTAMIRANO, K. MARTIN, F. H. VARGAS & C. BONACIC. 2014. Tree-cavity nesting of Austral Pygmy-owls (*Glaucidium nana*) in Andean temperate forests of southern Chile. *Journal of Raptor Research* 48: 82–85.
- IBARRA, J. T., T. A. ALTAMIRANO, G. VERGARA, A. VERMEHREN, F. H. VARGAS & K. MARTIN. 2015. Historia natural y autoecología del chuncho (*Glaucidium nana*) en el bosque templado andino de la Araucanía, sur de Chile. *Boletín Chileno de Ornitología* 21: 29–40.
- JAKSIC, F. M. & J. E. JIMÉNEZ. 1986. The conservation status of raptors in Chile. *Bird of Prey Bulletin* 3: 95–104.
- 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: 66–88.
- JIMÉNEZ, J. E. & F. M. JAKSIC. 1989. Biology of the Austral Pygmy-Owl. *Wilson Bulletin* 101: 377–389.
- LI, Z., Z. LU, X. SHU, G. JIANG, L. XU & F. ZHOU. 2013. Nestedness of bird assemblages in the karst forest fragments of southwestern Guangxi, China. *Chinese Birds* 4: 170–183.
- LUEBERT, F. & P. PLISCOFF. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile. Editorial Universitaria. Santiago, Chile. 307 pp.
- MARTINEZ, D. R. & F. JAKSIC. 1996. Habitat, abundance and diet of Rufous-legged Owls (*Strix rufipes*) in temperate forest of southern Chile. *Ecoscience* 3: 259–263.
- MARQUEZ, C. & J. RAU. 2003. Técnicas de detección, observación y censo de aves rapaces diurnas en Costa Rica. *Gestión Ambiental* 9: 67–77.
- MÉNDEZ, M. 2004. La composición de especies de aves en islas y paisajes fragmentados: un análogo ecológico de las muñecas rusas. *El Drake* 5: 199–212.

- NEWTON, I. 1979. Population ecology of raptors. T & AD Poyser, Berkhamsted, UK. 399 pp.
- NORAMBUENA, H. & A. MUÑOZ-PEDREROS. 2012. Diurnal activity of the Austral Pygmy Owl (*Glaucidium nana*) in southern Chile. Wilson Journal of Ornithology 124: 634–636.
- PATTERSON, B. D. 1987. The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. Conservation Biology 1: 323–334.
- PATTERSON, B. D. 1990. On the temporal development of nested subset patterns of species composition. Oikos 59: 330–342.
- PRESLEY, S. J., L. M. CISNEROS, B. D. PATTERSON & M. R. WILLIG. 2012. Vertebrate meta-community structure along an extensive elevational gradient in the tropics: a comparison of bats, rodents, and birds. Global Ecology and Biogeography 21: 968–976.
- RAU, J. R. & A. GANTZ. 2001. Fragmentación del bosque nativo del sur de Chile: efectos del área y la forma sobre la biodiversidad de aves. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción 72: 109–119.
- RODRÍGUEZ-GIRONES, M. A. & L. SANTAMARÍA. 2006. A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. Journal of Biogeography 33: 924–935.
- ROZZI, R., J. J. ARMESTO, A. CORREA, J. C. TORRES-MURA & M. SALLABERRY. 1996. Avifauna de bosques primarios templados en islas deshabitadas del archipiélago de Chiloé, Chile. Revista Chilena de Historia Natural 69: 125–139.
- THIOLLAY, J. M. 1996. Distributional patterns of raptors along altitudinal gradients in the northern Andes and effects of forest fragmentation. Journal of Tropical Ecology 12: 535–560.
- TREJO, A., R. A. FIGUEROA & S. ALVARADO. 2006. Forest-specialist raptors of the temperate forests of South America: a review. Revista Brasileira de Ornithología 14: 317–330.
- TREJO, A. 2007. Identificación de especies y áreas prioritarias para el estudio de la reproducción de aves rapaces de Argentina. Hornero 22: 85–96.
- ULRICH, W. & N. J. GOTELLI. 2007a. Null model analysis of species nestedness patterns. Ecology 88: 1824–1831.
- ULRICH, W. & N. J. GOTELLI. 2007b. Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. Oikos 116: 2053–2061.
- ULRICH, W., M. ALMEIDA-NETO & N. J. GOTELLI. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. Oikos 118: 3–17.
- WETHERED, R. & M. J. LAWES. 2005. Nestedness of bird assemblages in fragmented Afriomontane forest: the effect of plantation forestry in the matrix. Biological Conservation 123: 125–137.
- WIENS, J. 1992. The ecology of bird communities. Vol. 2. Cambridge University Press. UK. 336 pp.
- WILLSON, M. F., T. L. DE SANTO, C. SABAG & J. J. ARMESTO. 1994. Avian communities of fragmented south-temperate rainforest in Chile. Conservation Biology 8: 508–520.
- WRIGHT, D. H., B. D. PATTERSON, G. M. MIKKELSON, A. CUTLER & W. ATMAR. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. Oecologia 113: 1–20.